

ГОМОЛОГИЧЕСКИЕ РЯДЫ И ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ¹

Г.С. Розенберг

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

Эл. почта: genarozenberg@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 24.10.2022; принята к печати 21.11.2022

Рассмотрены различные варианты параллельной изменчивости (гомологичности) экологических объектов разной природы. Показана принципиальная возможность использования закона гомологических рядов Н.И. Вавилова на уровне популяций (вариант периодической системы группового поведения популяций животных), сообществ (на примере как близких, так и отдаленных типов растительных сообществ) и теоретических конструкций современной экологии (схемы «соподчинения» основных понятий, которые призваны описать «ядро экологической теории» или «центральное понятийное звено»).

Ключевые слова: гомологическая изменчивость, популяция, сообщество видов, теоретические конструкции.

HOMOLOGICAL SERIES AND THEORETICAL ECOLOGY

G.S. Rozenberg

Institute of Ecology of Volga River Basin, Togliatti, Russia

Email: genarozenberg@yandex.ru

Different variants of the parallel variability (homology) of ecological objects referred to different classes are considered. Envisioned is an in-principle possibility of using the N.I. Vavilov's law of homological series at the levels of populations (a variant of the periodic system of group behavior of animal populations), communities (exemplified with both close and distant types of plant communities), and theoretical constructs of modern ecology (subordination schemes of the basic concepts that are meant to describe the «core of ecological theory» or «central conceptual link»).

Keywords: homological variability, population, community of species, theoretical constructs.

Понятие «гомология»² (сходство, единство или близость объектов) достаточно широко используется в естествознании – в неорганической химии (химические элементы главной подгруппы каждого вертикального столбца *Периодической системы Д.И. Менделеева*), в органической химии (вещества, сходные по химическим свойствам, – системы предельных и непредельных углеводородов), в сравнительной анатомии (органы, имеющие общее происхождение), при изучении изменчивости признаков культурных растений (*закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова*)³. В молекулярной биологии и генетике можно усмотреть гомологии на уровне триплетов (состоят из четырех нуклеотидов), генов (семейства генов, несущих информацию о структуре родственных белков, имеют очень высокое сходство последовательностей триплетов), хромосом (одинаковый набор и по-

рядок генов) и генома (по геномному критерию родом считается группа близкородственных видов, имеющих специфический первичный геном или полиплоидный геном, состоящий из двух или более копий этого специфического первичного генома).

Гомологические ряды видов. Примеров такого рода рядов на основе параллелизма изменчивости имеется предостаточно – об этом пишет и сам Н.И. Вавилов [2, с. 52–53]; некоторые из этих примеров представлены в табл. 1. Не буду на этом долго останавливаться, так как такого рода исследования многочисленны и многообсуждаемы (см., например, [5, 6]).

Гомологические ряды популяций. Интересный вариант периодической системы группового поведения популяций животных был предложен Ю.К. Рошеским в 1978 году [12] и представлен в табл. 2. Обратим внимание на то, что эти пять уровней поведен-

¹ По материалам сообщения на II Международной научно-практической конференции «Проблемы экологии и сельское хозяйство в XXI веке», посвященной 135-летию со дня рождения Н.И. Вавилова. Москва, 3–6 октября 2022 года.

² Это понятие в биологию ввел британский зоолог и палеонтолог Ричард Оуэн (Richard Owen; 1804–1892) в 1840-е годы.

³ История появления этого закона кратко и познавательным изложена в статье В.Д. Есаковой [4].

ческой индивидуальности практически совпадают с пятью принципами усложняющегося поведения систем Б.С. Флейшмана [15, с. 22].

Ю.К. Рощевский [12] различает пять уровней поведенческой индивидуальности:

- нулевой (0) – усложнение химической организации, приведшее к возникновению на земле простейших организмов;
- кинезный (k) – конструкция моновидовых групп основана на врожденных внутриклеточных механизмах; это самый простой уровень поведенческой индивидуальности;
- инстинктивный (i) – безусловно рефлекторное поведение особей в группах с использованием сигнальных индивидуальных приспособлений; поведение таких животных «приводится» в соответствие с изменяющимися факторами среды путем естественного отбора;
- самообучаемый (d) – связан с высшей формой сигнальных приспособлений; животные самообучающегося уровня обладают перцептивной психикой;

- рассудочный (r) – высший уровень поведенческой индивидуальности; этого уровня достиг только человек.

В конструкции моновидовых групп Ю.К. Рощевский также различает пять уровней по степени усиления целостности:

- *протоинтегративный (P*, от греч. *protos* – первый) – целостность системы определяется только близостью составляющих ее особей (механическая целостность); пример – скопление муравьев-фуражиров возле только что налитого сиропа;
- *эквипотенциальный (A*, от лат. *aequus* – равный) – целостность определяется поведенческим группированием, все особи такой системы равноценны (миграционные стаи саранчи, шеренги муравьев-воинов, летящий за маткой рой пчел – примеры **Ai**, прохожденные строем солдат – пример **Ar**; **Ad** – подражание в прыжках в воду – «волна бегства» – прудовой лягушки *Rana esculenta*);
- *возвратно-дифференциальный (R*, от лат. *refero* – нести назад) – группировка особей осуществляется

Табл. 1

Примеры гомологических рядов, образованных биологическими видами*

Автор	Год	Объект изменчивости (параллельные ряды)
Фишер Э. (Fisher Ed.)	1896	Аксомицетовые и базидомицетовые грибы Tuberaceae и Gastromycetes
Шимкевич В.М. ⁴	1906	Морские членистоногие – пантоподы (морские пауки)
Соболев Д.Н.	1913	Ископаемые головоногие моллюски – гониотиты (Goniatitida)
Вавилов Н.И.	1920	Культурные и сорные растения
Виттенберг Г.Г.	1923	Трематоды сем. Cyclocoelidae
Догель В.А.	1923	Инфузории сем. Ophryoscolecidae
Терентьев П.В.	1923	Класс земноводных – Amphibia
Морозова-Водяницкая Н.В.	1925	Род зеленых водорослей <i>Pediastrum</i> Meyen
Шванвич Б.Н.	1926	Булавоусые чешуекрылые Rhopalocera
Добжанский Ф.Г. (Dobzhansky Th.)	1933	Жуки божьи коровки сем. Coccinellidae

* Ссылки приведены у Н.И. Вавилова (1967, с. 52–53).

Табл. 2

Вариант периодической системы группового поведения популяций

Уровень индивидуальности	Конструктивный уровень группы				
	P	A	R	O	I
Рассудочный (r)	Pr	Ar	Rr	Or	
Самообучаемый (d)	Pd	Ad	Rd	Od	
Инстинктивный (i)	Pi	Ai	Ri	Od	
Кинезный (k)	Pk	Ak	Rk	Ok	Ik
Нулевой (0)					Io

⁴ Систему, предложенную В.М. Шимкевичем (см. табл. 1) для пантопод, правильнее назвать решетчатой, а не периодической.

по социальным функциям; поведение разных функциональных групп различно и взаимозаменяемо (**Ri** – поведение муравьев в муравейнике, **Rd** – пожалуй, самый совершенный способ группового поведения животных);

- **облигатно-дифференцированный (O)**, от лат. *obligatus* – обязательный) – каждая социальная общность индивидуумов выполняет только один комплекс поведенческих реакций, определяющих конструкцию группы, и не может выполнять никакой другой (вариант **Od** – семья, **Oi** – полиморфизм пчел, муравьев, термитов);

- **организменный (I)**, от лат. *individuus* – неделимый) – элементы системы (особи) перестают функционировать как самостоятельные организмы, «высокая интегрированность системы входит в такое сильное противоречие с индивидуальностью ее элементов, что полностью блокирует всякую возможность проявления у них каких-либо поведенческих реакций» [12, с. 38].

Гомологические ряды сообществ [12, 13, 17] – синтаксоны (*единица систематики растительных сообществ. – Г.Р.*) как близких, так и отдаленных типов растительных сообществ, характеризуются параллельными рядами изменчивости флористического состава. «Свойства, присущие объектам, составляющим различные типы гомологических рядов, прослеживаются также и в растительности и отражающих ее разнообразие синтаксонах. В синтаксономии под общим планом строения мы будем понимать участие во флористическом составе близких синтаксонов одних и тех же групп диагностических видов, индицирующих определенный набор факторов среды. Группы диагностических видов в данном случае выступают в качестве однотипных, повторяющихся в разных синтаксонах и более простых по отношению ко всему флористическому составу синтаксонов элементов. Если в двух или более синтаксонах имеется не одна, а несколько повторяющихся групп видов, то изменчивость таких синтаксонов может быть представлена в

Табл. 3

Гомологические ряды изменчивости у трех ассоциаций сфагновых болот*

Ассоциация	<i>Sphagno-Rhynchosporum</i>							<i>Caricetum limosae</i>							<i>Caricetum lasiocarpae</i>				
	77	11	110	76	20	92	57	66	153	146	338	110	70	23	4	3	6	19	3
Число описаний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Номер синтаксона																			
Диагностические виды ассоциаций и субассоциаций																			
<i>Rhynchospora alba</i>	V	V	V	V	V	V	V	II	I	II	II	II	II						
<i>Carex limosa</i>	I	IV	I	III	I	I	II	V	V	V	IV	V	V	I	I	II	I		
<i>Carex lasiocarpa</i>	I		I	I		I	II	II	I	II	I	II	II	V	V	V	V	V	V
<i>Sphagnum pulchrum</i>	V							V	I	I	I								
<i>Sphagnum lindbergii</i>		V						I	V	I			I						
<i>Sphagnum fallax</i>			V					I	I	V	I		I	V					II
<i>Sphagnum majus</i>	I	I		V					III	II	II	III	I		V				
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	III	I	I	I	III	II	I	I	I	I	V		I	I		V			
<i>Sphagnum balticum</i>	I	III	I	II	V	I		II	I	I	II	I				III	V		I
<i>Sphagnum papillosum</i>	III	III	II	I	I	V	I	II	I	I	I	V	I						V
<i>Sphagnum subsecundum</i>	I		I	I		I	V	I	I				V						
<i>Sphagnum angustifolium</i>														III			V		

* Примечание. Субассоциации: колонки 1, 8 – *sphagnetosum pulchri*; 2, 9 – *sph. lindbergii*; 3, 10 – *sph. fallacis*; 4, 15 – *sph. maji*; 5, 17 – *sph. baltici*; 6, 12, 18 – *sph. papilloso*; 7, 13 – *sph. subsecundi*; 11, 16 – *sph. cuspidati*; 19 – *sph. Angustifolii*; римские цифры – постоянство видов в синтаксонах: I – 1–20%; II – 21–40%; III – 41–60%; IV – 61–80% и V – 81–100%; штриховка – общее проективное покрытие: без штриховки – до 25%, далее – 26–50, 51–75 и более 75%.

виде рядов с параллельно меняющимся флористическим составом, которые мы будем называть гомологическими рядами изменчивости растительных сообществ» (Соломеш, 1995, с. 427).

В качестве примера (табл. 3) рассмотрим гомологические ряды изменчивости у трех ассоциаций сфагновых болот (две первые – из Западной Европы, последняя – из северо-западных районов России [14] класса Scheuchzerio-Caricetea, порядка Scheuchzerietalia Nordh. 1936, союзов Rhynchosporion albae Koch 1926 и Caricion lasiocarpae Van. Bergh. in Lebr. et al. 1949. Каждая из трех ассоциаций имеет сходный набор субассоциаций, выделяемых по доминированию сфагновых мхов и образующих параллельные ряды изменчивости. Представленный результат достаточно нагляден, и здесь прокомментируем только одно свойство гомологических рядов – прогностическую роль, то есть способность предсказывать существование новых, еще не описанных типов растительных сообществ.

Если в классификационной системе в одной из ассоциаций выявлен полный ряд изменчивости, следует ожидать, что и другие близкие к ней ассоциации будут иметь такие же ряды. Так, в сообществах олигомезотрофных болот (см. табл. 3) ассоциации *Caricetum limosae*, описанных в Центральной и Северо-Западной Европе [16], отсутствуют субассоциации (в таблице они отмечены пунктирным овалом) *sphagnetosum maji* и *shp. baltici*, а в ассоциации *Sphagno-Rhynchosporietum* – субассоциация *sph. cuspidati*. «Возникает вопрос: связано отсутствие этих субассоциаций с какими-либо экологическими или фитосоциологическими ограничениями, или объясняется неполнотой данных? Поиск сообществ для заполнения пустующих мест в данных рядах показал, что такие синтаксоны были описаны на северо-западе России и на Южном Урале. Основанием для прогноза служит предположение, что близкие синтаксоны подчинены одному закону преобразования» [14].

Заметим, что в синтаксономии с конца 80-х годов [7; 8, с. 158] используется понятие «рефрен» (*от фр.*

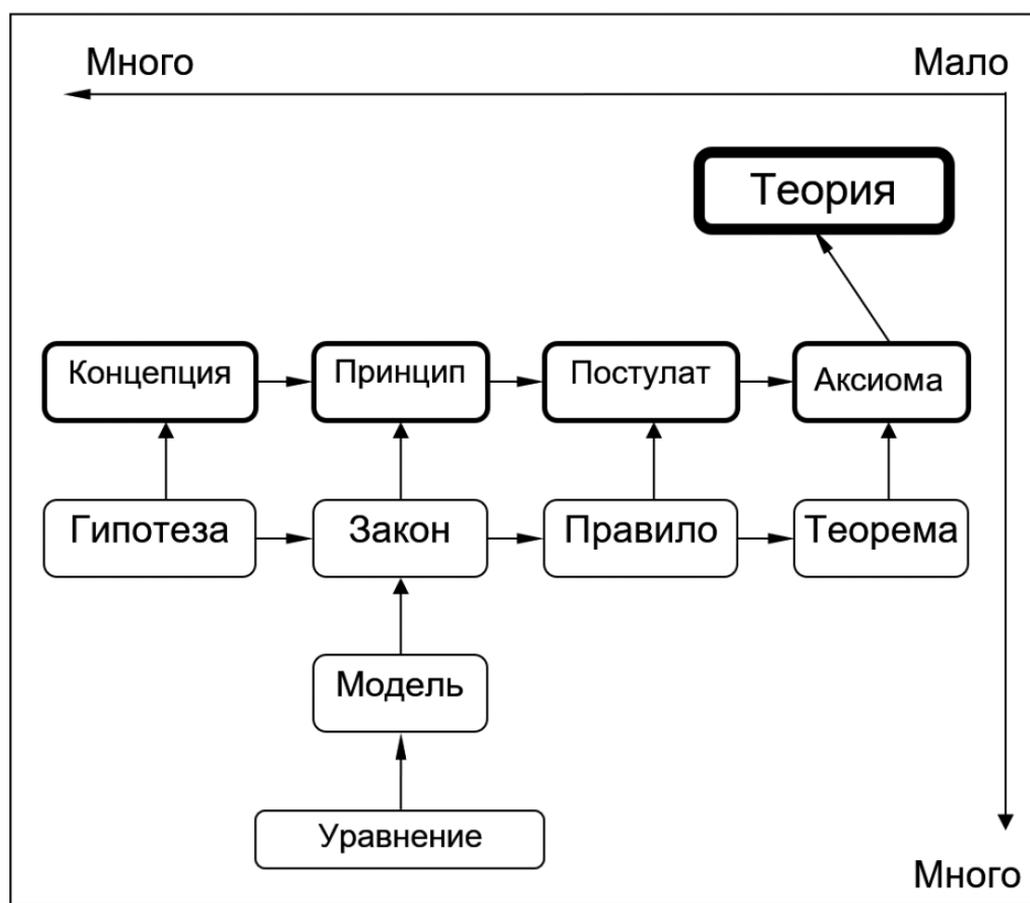


Рис. 1. Схема «сподчинения» основных понятий, которые призваны описать «ядро экологической теории» или «центральное понятийное звено»

refrain – припев) – повторяющиеся синтаксоны-аналоги в параллельных экологических рядах (например, ряды по отношению к фактору засоления при разных режимах увлажнения). В этом контексте рефрены являются полным аналогом гомологических рядов в понимании А.И. Соломеша [13, 14].

Зонально-ландшафтные гомологические ряды. Основными факторами географической зональности являются солнечная радиация и показатели количества влаги. Именно на этих параметрах основаны многочисленные индексы, оценивающие различия и сопоставляющие величины тепла и влаги в разных территориях. В настоящее время наибольшей популярностью пользуется *радиационный индекс сухости* М.И. Будыко, предложенный в 1948 году и имеющий, по мнению многих географов, наиболее общий биогеографический смысл. Имеет место *концепция периодической географической зональности Григорьева–Будыко* – со сменой физико-географических поясов аналогичные ландшафтные зоны и их некоторые общие свойства периодически повторяются. В частности, наблюдается повторение индекса Будыко [3].

Гомологические ряды общеэкологического плана. Фактически, такого рода рядами, по мнению Розенберга и соавт. [9–11], представляются схемы «соподчинения» основных понятий (рис. 1), которые призваны описать «ядро экологической теории» или «центральное понятийное звено».

Горизонтальные связи на этой схеме указывают направление возрастания «истинности» тех или иных положений теории, вертикальные – возрастание «важ-

ности», «главенства этих положений». Координатные оси указывают количественное соотношение различных понятий (очевидно, что частных уравнений будет значительно больше, чем принципов, а гипотез – больше, чем теорем). Все теоретические конструкции современной экологии составляют фундамент «теоретической экологии» и объединены в 12 основных концепций современной экологии [11].

«Обобщая сказанное, можно назвать следующие общие свойства объектов, формирующих гомологические ряды. Члены одного гомологического ряда:

- состоят из более простых однотипных элементов;
- имеют общий план строения;
- различаются между собой по составу, количеству или взаимному расположению этих элементов» (Соломеш, 1995, с. 427).

А закончить эти заметки о гомологических рядах в экологии (вид – популяция – сообщество – ландшафт – экологическая теория) хочется цитатой Н.И. Вавилова из его работы 1921 года: «Закон гомологических рядов не есть прокрустово ложе, ограничивающее изменчивость; наоборот, он вскрывает и вскрыл практически огромные возможности изменчивости, констатируя лишь, что в целом, при сопоставлении выполненных систем, путем исчерпывающего изучения всех звеньев, составляющих вид (как показано, и не только. – Г.Р.), ряды изменчивости, характерные для видов, проявляют не беспорядочный процесс, а определенные правильности, вытекающие по существу из эволюционного развития» (см. [2, с. 54–55]).

Литература

1. Вавилов НИ. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Сельское и лесное хозяйство. 1921;(1-3):84-99.
2. Вавилов НИ. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. В кн. Вавилов НИ. Избранные труды. Т. 1. Л.: Наука; 1967. С.7-61.
3. Григорьев АА, Будыко МИ. О периодическом законе географической зональности. Доклады АН СССР. 1956;110(1):129-32.
4. Есакова ВД. Закон гомологических рядов. Известия ТСХА. 2012;(4):71-81.
5. Медников БМ. Закон гомологической изменчивости (К 60-летию со дня открытия Н.И. Вавиловым закона). М.: Знание; 1980.
6. Медников БМ. Еще раз о законе гомологических рядов в наследственной изменчивости. Природа. 1989;(7):27-35.
7. Мейен СВ. Введение в теорию стратиграфии. М.: Наука; 1989. 216 с.
8. Миркин БМ., Розенберг ГС, Наумова ЛГ. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука; 1989.
9. Розенберг ГС. К построению системы концепций современной экологии. Журн. общ. биол. 1991;52(3):422-40.
10. Розенберг ГС. Эколого-гомологические ряды разных масштабов. Изв. Самар. НЦ РАН. 2000;2(2):185-90.
11. Розенберг ГС, Мозговой ДП, Гелашвили ДБ. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). Самара: Самарский НЦ РАН; 1999.
12. Рошчевский ЮК. Особенности группового поведения животных. Куйбышев: Куйбыш. гос. ун-т; 1978.

13. Соломеш АИ. Гомологические ряды изменчивости растительных сообществ: значение для синтаксономии. Докл. РАН. 1994;339(5):710-3.
14. Соломеш АИ. Гомологические ряды растительных сообществ: их природа и значение для классификации. Журн. общ. биол. 1995;56(4):425-35.
15. Флейшман БС. Основы системологии. М.: Радио и связь; 1982.
16. Dierssen K. Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas. Genève: Publ. Hors-Sér. Conservatoire Jard. Bot.; 1982.
17. Foucault B. Extention a la phytosociologie d'un concept botanique: la variation parallele. Candollea. 1994;49:121-7.
8. Mirkin BM, Rozenberg GS, Naumova LG. Slovar' Poniatiy i Terminov Sovremennoy Fitotseologii. [Dictionary of Concepts and Terms of Modern Phytocenology]. Moscow: Nauka, 1989. (In Russ.)
9. Rozenberg GS. [Towards the construction of a system of concepts of modern ecology]. Zhurnal Obshchey Biologii. 1991;52(3):422-40. (In Russ.)
10. Rozenberg GS. [Ecological-homological series of different scales]. Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 2000;2(2):185-90. (In Russ.)
11. Rozenberg GS, Mozgovoy DP, Gelashvili DB. Ekologiya. Elementy Teoreticheskikh Konstruktsiy Sovremennoy Ekologii (Uchebnoye Posobiye). [Ecology. Elements of Theoretical Constructions of Modern Ecology (Tutotial)]. Samara: Samarskiy Nauchnyi Tsentr Rossiyskoy Akademii Nauk; 1999. (In Russ.)

References

1. Vavilov NI. [The law of homologous series in hereditary variability]. Selskoye i Lesnoye Khoziaystv. 1921;(1-3):84-99. (In Russ.)
2. Vavilov NI. [The law of homologous series in hereditary variability]. In: Vavilov NV. Izbrannye Trudy. T. 1 [Selected Works. Vol. 1]. Leningrad: Nauka; 1967. P. 7-61. (In Russ.)
3. Grigoriev AA, Budyko MI. [On the periodic law of geographical zoning]. Doklady AN SSSR. 1956;110(1):129-32. (In Russ.)
4. Yesakov VD. [The Law of homologous series]. Izvestiya TSKhA. 2012;(4):71-81. (In Russ.)
5. Mednikov BM. [The law of homological variability (to the 60th anniversary of the discovery of the law by NI Vavilov). Moscow: Znaniye; 1980. (In Russ.)
6. Mednikov BM. [Once again about the law of homologous series in hereditary variability]. Priroda. 1989;(7):27-35. (In Russ.)
7. Meyen SV. Vvedeniye v Teoriyu Stratigrafii [Introduction to the Theory of Stratigraphy. Moscow: Nauka; 1989. 216 p. (In Russ.)
12. Roshevsky YuK. Osobennosti Gruppovogo Povedeniya Zhivontnykh. [Specific Features of Group Behavior of Animals]. Kuibyshev: Kuibyshevskiy Gosudarstvennyi Universitet; 1978. (In Russ.)
13. Solomesh AI. [Homological series of variability of plant communities: implications for syntaxonomy]. Doklady RAN. 1994;339(5):710-3. (In Russ.)
14. Solomesh AI. Homological series of plant communities: their nature and significance for classification. J. Total Biol. 1995;56(4):425-35. (In Russ.)
15. Fleishman BS. Osnovy Sistemologii. [Fundamentals of Systemology]. Moscow: Radio i Sviaz'; 1982. (In Russ.)
16. Dierssen K. Die wichtigsten Pflanzengesellschaften der Moore NW-Europas. Geneve: Publ. Hors-Sér. Conservatoire Jard. Bot.; 1982.
17. Foucault B. Extention a la phytosociologie d'un concept botanique: la variation parallele. Candollea. 1994;49:121-7.