

POPULATSIOONIDE VÖRDLEVAST UURIMISEST EVOLUTSIOONITEOORIA ALUSEL*

H. HABERMAN,

Eesti NSV Teaduste Akadeemia akadeemik

Lõikeriist taiduri käes meid ei haava,
mõte tal õpetab, aga ei vigasta,
käsi tal suunab, kuid maha ei rõhu,
teisi ta tarkuse hiilgus ei pimesta...

Lao-Tsõ (IV saj. e. m. a.)

Charles Darwini evolutsiooniõpetus on sajandi vältel vallutanud inimeste meeli ja mõistust. Tõelise teadusliku teoriana on ta arendanud inimkonna teadmisi objektiivselt oleva elava looduse ehitusest, omadustest ja seadustest. Sellel alusel suurendab ta meie kontrolli ja võimu looduse üle.

Kaasajal käsitame kogu realiteeti ühtse evolutsiooniprotsessina. Seda pöördumatut protsessi iseloomustab pidev uue tekkimine üha kasvava mitmekesisuse ja organisatsioonitaseme tõusu hoovuses.

Darwini poolt avastatud, kirjeldatud ja põhjendatud bioloogiline evolutsioon on selle universaalse protsessi koostisosa. Bioloogiale on ta aga keskseks ja lõppkõikumuseks — õpetuseks kogu elava, ka inimese saamisloost.

Darwini teaduslik toodang mahub hulgalt umbes kolme miljoni sõnaga 8000 trükileheküljele (Huxley, 1958). Kvaliteedilt on see saanud põhiliseks bioloogiliseks mõtlemisjuhendiks, alusmüüriks, millele rajatakse kaasaegse bioloogia tohutut ja kiirelt kasvavat ehitist. Sajandi lõõsanud asjaliku ja ebaasjaliku kriitika tules on evolutsiooniteooria säilinud kummutamatu loodusteadusliku põhitõena. Säärasena on ta läbinud ja läbib veelgi nii mõninga ühiskondliku formatsiooni, kinnitades teaduse pidevuse printsiibi tõhusust.

«On üllus selles maailmavaates, ... et aegade vältel, kui meie planeet on ringelnud ja ringelnud rangete gravitatsiooniseaduste kohaselt, on nii lihtsast algmest arenenud ja arenevad praegugi kõige kaunimad ja imetlusväärsemad lõputud eluvormid» (Darwin, 1859).

Nõnda hindab Darwin ise oma teooriat «Liikide tekkimise» lõpploikes.

Kaasajal pole organismide evolutsiooni ja fülogeneesi probleem mitte ainult bioloogiliste teaduste pärisosaks. See on saanud lahutamatuks lõiguks dialektilis-materialistlikus arengu käsituses ja inimkonna uue, kommunistliku kultuuri loomisel. Nimelt asetab organismide maailm kui objektiivselt eksisteeriva maailma kõrgeim ning komplitseeritum arenguaste (Федотов, 1959) ka teadusele kõrgeimad ning komplitseeritumad uurimisülesanded.

* Ettekanne Eesti NSV Teaduste Akadeemia, Tartu Riikliku Ülikooli ja Eesti Põllumajanduse Akadeemia poolt korraldatud teaduslikul sessioonil Tartus 29. novembril 1959, pühendatud Ch. Darwini mälestusele tema teose «Liikide tekkimine» ilmumise 100. aastapäeva puhul.

Darwini klassikalisest käsitlusest jäeldub täie selgusega kaks põhitõde. Esiteks: mistahes organismi põhilised morfoloogilised ja funktsionaalsed omapärad — fenotüüp — on loodusliku valiku loova toime tulemuseks evolutsiooniprotsessis. Teiseks: ilma liigisisese evolutsioonikäigu uurimiseta pole võimalik mõista liikide evolutsioonilist muutumist koguulatuses.

Darwin ennetas erakordsel määral rea kaasaegseid vaateid, ja seda ajastul, mille teaduslikku mõtlemist iseloomustas oskuse puudus kvantitatiivseks, kompleksseks ja ajalooliseks mõtlemiseks.

Darwin pani suurimat rõhku areneva liigi poolt asustatud ala suurusele ja liigi arvukusele, väites:

«Suurem arvukus annab enam võimalusi soodsate variatsioonide tekkimiseks; suurem ja mitmekesisem areaal toob endaga kaasa tugevama olemisvõitluse ja ka suuremad võimalused ajutiseks isoleerumiseks. Järelikult — kiirema evolutsiooni, milles järgnevad tüübid omavad suuremaid võimeid levikuks ja jätkuvaks evolutsiooniliseks diferentseerumiseks» (Darwin, 1859).

Tähtsa printsiibina liikide organisatsiooni olu mõistmiseks tõstis Darwin esile organismide omavahelised suhted, väites:

«Iga orgaanilise olese ülesehitus on kõige olulisemal, olgugi puhuti varjatud moel, seostatud kõigi teiste orgaaniliste olestega, kellega ta astub võitluse toidu või elupaiga pärast, kellest ta toitub või kelle eest otsib ise pääsu» (Darwin, 1859).

1844. aastal kirjutas Hooker'ile sõnastas Darwin lamarkismi hinnangu:

«Kaitsku mind taevast Lamarcki jaburduste eest — «tendentsist progressile», loomade tõntsist tahtevalmidusest tulenevast kohanemisest jne.»

Ärgem unustagem, et neil aegadel oli Darwini peamine tähelepanu suunatud evolutsiooniprotsessi faktilisele tõestamisele, meil aga kaasajal evolutsiooni tegeliku kulgemise nähtustele ja mõjustamisele.

Rea uute teaduslikkude distsipliinide vahendamisel on Darwini õpetus aegade vältel arenenud ja diferentseerunud Darwini enese poolt täpsustatud põhiliste küsimuste lahendamiseks. Need oleksid:

- 1) organismide muutlikkus ja selle põhjused;
- 2) olemisvõitluse konkreetset avaldused looma- ja taimeriigis;
- 3) looduslik ja kunstlik valik liigi populatsioonides selle areala ulatuses;
- 4) liikide lahknemise põhjused ja teed.

Suuremas üldistuses oleks nende küsimuste kokkuvõttev formuleering — uute eluvormide tekkimise seaduspärasused.

Darwinismi pidev areng ja õitseng kestis häireteta kuni 1890. aastani. Stimuleerides evolutsioonilise ja võrdleva morfoloogia, embrüoloogia, fülogeneetika, ökooloogilise biotsönoloogia ja lõpuks geneetika kujunemist, tagas darvinism loodusliku valiku mõistele keskse koha bioloogilises mõtlemises. Esimeseks tõsisemaks häireks selles on teadupärast Batesoni võitlus Darwini vastu, mis kestis ligikaudu veerand sajandit ja on nüüd vaibumas XX sajandi tormiliselt arenevas geneetikas. Eksperimentaalse meetodi ja täpse kvantitatiivse arvestuse rakendamine geneetikas põhjustas taotluse kindlaks teha ja määratleda evolutsiooniprotsessi aluseks olevaid elementaarnähtusi. Liigi tekke konkreetsete mehhanismide ehk moodsa nimetusega «mikroevolutsiooni» uurimise põhiline väide on, et evolutsiooni — nüüd ka «makroevolutsiooniks» nimetatud — uurimise klassikalised meetodid on ammendatud. Käsitledes suuri protsesse suurtel aladel ja pikkades ajavahemikkudes, kirjeldavad need meetodid fülogeneetilise diferentseerumise põhinähtusi fenomenoloogiliselt ega võimalda täpselt lahendada küsimusi evolutsiooniprotsessi tegelikest mehhanismidest ja evolutsiooninähtuste formeerumise teedest (Тимофеев-Ресовский, 1958).

Et teised bioloogilised distsipliinid pole geneetikaga samavõrdset arenenud, siis puudub praegu võimalus bioloogia üksikute distsipliinide harmooniliseks sünteesiks evolutsiooninähtuste uurimisel. Seetõttu taotleb «mikroevolutsioon» loodusliku valiku geneetilise teooria näol neelata «makroevolutsiooni» uurimised hoopis.

On õigustatult juhitud tähelepanu asjaolule, et geneetiline teooria ei haara vajalikul määral fenotüüpide valiku kaudu toimuvat organismide individuaalse arengu küsimusi ja materjale (Шмальгаузен, 1958). On kritiseeritud mutatsioonismi liialdatud omnipotentsi (Remane, 1959). Uurides populatsioonides kulgevaid protsesse unustavad geneetikud pahatihti evolutsiooni põhilised seaduspärasused, põhilised protsesse määravad bioloogilised mehhanismid ja kompleksuse vajaduse süstemaatikaga, ökoloogiaga ja biogeograafiaga (Rensch, 1954).

Eriti drastiliselt väljendub see kaasajal ameerika «new systematics» pooldajate ja ka mõnede teiste bioloogide tavas käsitada organismi keskkonna funktsioonina, objektina, mida vormib peaaegu ainult keskkond. Gnoseoloogiliselt ilma pikemata väärana hinnatav võte — mõista kõrgemat evolutsioonitaset madalama otsese funktsioonina — väljendub bioloogias võõrastavate auto- ja ortoevolutsiooniteooriate taassünnina, mis on ja jäävad katseliselt tõestamatuteks (Stammer, 1959). Ortogeneetilise arengu mõttele juhivad autoreid tavaliselt paralleelsed organismide arengus ja suunatud evolutsiooniread ehk nn. «trendid» (Kosswig, 1959). Siia kaasub organismide endi spetsiifika, neile omaste arengu sisemiste seaduspärasuste eitamine mitmesugustel, sageli maailmavaatelistel põhjustel.

Peaks olema selge, et evolutsiooniprotsesse reguleerivate mehhanismide uurimine vajab hädasti uut lähenemist ja uusi meetodeid. Vajame uue teadusliku materjali alusel ontogeneetilise arengu kontrolli ja regulatsiooni põhjustavate suhete analüüsi.

Teame, et füüsikud ja keemikud kontrollisid oma teaduse meetoditega enam kui sajandi vältel atomaarset teooriat. Selle tulemuseks oli täppisteaduste uus õitseng, mis rajas aatomienergia ajastu.

Darwini teooria kontroll sajandi vältel bioloogide poolt on loonud samuti eeldused uueks õitsenguks bioloogias, mis seni on teaduste ajaloos vahetult järgnenud täppisteaduste õitsengule.

Selle õitsengu elementideks kaasaja bioloogilise mõtlemise süsteemis on materialistlike kujutluste areng elavate süsteemide evolutsioonilisest tervikkusest ja biosfääri ühtsusest. See oluliselt uus, millele tuleb uurijate tähelepanu suunata, on kvantitatiivse ja dialektilis-materialistliku mõtlemise kandel arenenud kujutus organismide ja nende juhtivate elutingimuste ühtsusest. Uute tunnuste pärilikkuse ökoloogilise sõltuvuse avastamine ja eriti nukleiinhapete geneetilise osatähtsuse konstateerimine lubavad läheneda bioloogilise evolutsiooni lätetele, milleks on isereprodutseeriva aine kujunemine.

Metoodikavallas on seni valitsenud empiirilistele uuringutele iseloomustav tulemuste vahetu võrdlemine ja üldistamine. Uueks on siin näit. märgitud aatomite rakendamine paljude keeruliste bioloogiliste suhete dešifreerimisel, elektron- ja röntgenmikroskoopia ja võimalused komplitseeritud suhete analüüsil kerkivate küsimuste kiireks lahendamiseks küberneetika vahenditega.

Uusi lähenemisviise vajab ka spetsiifiline darvinismi metoodika — looduslike populatsioonide koosseisu igakülgne analüüs —, mida kasutatakse uue teadusliku materjali saamiseks evolutsiooniprotsesside konkreetse kulgemise ja selle tegurite väljaselgitamise teel erinevates olustingimustes.

Kaasaegses tervikkus looduse kujutuses ei eksisteeri ükski osa väljaspool seost üldisega. Üksikliikide ja nende mitmesuguste koosluste sügavaks

evolutsiooniliseks mõistmiseks on seepärast tingimata vaja käsitleda neid konkreetse miljöö ja lahutamatus seoses elutingimustega. Säärane menetlus on süvenenud biotsöonooliliste (Doflein, 1914:20), ökoloogiliste (Handlirsch, 1929:194), ökoloogilis-zoogeograafiliste (Dahl, 1921: Hesse, 1924) või geobiotsöonooliliste (Сукачев, 1947) uurimiste programmide viimistlemisega ja täitmisega. See on sõnastatud ka mitšuurinliku bioloogia põhiteesina (Лысенко, 1948).

Looduslike populatsioonide uurimise seisukohalt omavad need uurimismenetlused veel küllalt palju meetoodilisi ja teoreetilisi murrangulõhesid, mida paljudel juhtudel maskeeritakse käepäraste vahenditega, eeskätt teooriate autorite poolt, kes ei taha endale võtta tõestuste koorma kandmist. Kuid ümberlülkkamata tees pole veel sugugi tõestatud või põhjendatud teooria, vaid, nagu ütleb Remane (1959): «Nende [lõhede] katmine loogiliselt ebapuhta kitiga tekitab küll sileda fassaadi, kuid vigastab uurimusi.»

Eriti on teoreetiline populatsioonide ökoloogia seni arenenud enam matemaatiliste üldistuste, üldistatud mudelite ja hüpoteetiliste kujutluste kui konkreetse materjali meetoodilise ja eksperimentaalse dešifreerimise kaudu (Allee jt., 1950; Davidson, 1952; Dice, 1952; Thalenhorst, 1952; Läck, 1954; Schwertfeger, 1953/54; Ford, 1958; Nicholson, 1933, 1954; Milne, 1958). Tema põhilised küsimused on olnud sündimus, suremus ja levik. Teaduslikult kõige nõrgemini käsitletuks ja dokumenteerituks on jäänud populatsioonide evolutsiooni kandvad suhted looduslikes biotsöonoosides.

Samal ajal püsivad populatsioonid kaasaja süstemaatikute ja ökoloogide tähelepanu keskuses põhiliste perspektiivsete uurimisobjektidena (Арнольди, 1957).

Mõistet «populatsioon» käsitatakse õige erinevalt. Allee jt. (1950) esitavad selle kohta 4 põhilist määrangut:

- 1) isendite koguarv mingil alal;
- 2) organismid, mis kollektiivselt asustavad teatavat ala või piirkonda;
- 3) elavate indiviidide rühmitus aja ja ruumiga piiritletud raamides;
- 4) kogu organismide rühm, millest on võetud analüüsid mõõdistamiseks (biomeetria).

Vastavalt sellele kõneldakse liikidevahelisest ehk segapopulatsioonist ja ühe liigi populatsioonist. Viimase all mõistetakse kõige avaramalt liigi kõigi olemasolevate populatsioonide tervikut, kogusummat. Säärane käsitlus on aga enamiku liikide suhtes praktiliselt rakendamatu. Tegelikult käsitletakse uuringutes kõige enam nii liikide kui ka segapopulatsioone üksikute looduslike komplekside (biotoopide, bio(geo)tsönooside) raamides, millega piirduakse ka alljärgnevas.

Organismide evolutsiooni iseloomustab eelkõige nende muutuvus nähtuste korduse reas. Selle korduse elementideks on ontogeneesi üksikprotsesside lõplikkus ajas liitse fülogeneesiprotsessi kestvas hoovuses. Evolutsioonitegureid, mis sellesse korduste ritta toovad vajaliku muutuvuse, saab käsitada ainult nende toime kaudu organismide elutegevusse, suhetesse. Nende suhete laadid muutuvad ajaloolises plaanis seaduspäraselt igas organismis endas, organismide populatsioonides, samuti organismide ja keskkonna vahel. Tegelikult toimub mistahes liigi elu ja areng eelkõige liigi isendite omavaheliste suhete süsteemis. Esmaseks säärase suhete süsteemiks ongi liigi konkreetne populatsioon. Ja kuna iga liik areneb vaid populatsioonidena, on järelikult populatsioonide kujunemise ning arengu seadused ka põhilisteks liigi evolutsiooni kujundavateks seadusteks.

Uute vormide kujunemine liigi piirides toimub alati mingis kindlas populatsioonis. Seda põhjustavad organismide elutegevusprotsessis nii

väliskeskkonna tegurid (Правдин, 1957:15) kui ka liigi enda ajalooliselt kujunenud konstitutsioon ja suhete laadid mõlema ühtsuses. Erilist tähtsust omavad tegurid, mis eelnevas liigi ajaloolises kujunemises pole osalenud.

Nendele ümberkujundavatele faktoritele allub iga loomaorganism nii embrüonaalses kui ka individuaalses arengus — kogu elutegevustsükli. Fülogeneetiliselt on välismõjutuste suhtes kõige paremini kaitstud embrüonaalse arengu ehk pärilikkuse realiseerimise järk. Siin on saavutatud suurim isoleeritus, mida võivad häirida ainult teravalt normist kõrvalekalduvad miljöömõjutused.

Individuaalarengu tsükkel populatsioonides, mille jälgimisega alljärgnevas piirdume, on seevastu iseloomustatav tiheda sõltumusega välistingimustest, mis on kujunenud olemasolu lahutamatuks koostisosaks.

Siin tegutsevates ümberkujundavates faktorites orienteerumiseks on otsustavkohane liigitada neid toime ja omapära järgi.

Keskonnast tulenevad välismõjutused kas tõstavad või pärssivad isendite aktiivsust. Aktiivsust tõstvad tegurid (bioloogilises optimumis olevad) soodustavad isenditel elutsükli edukat läbimist. Pärssivate tegurite toime väljendub tavaliselt teatava hulga populatsioonide isendite valitud hukkamises.

See diferentseeritud hukkumine omab evolutsiooni seaduspärase dünaamilise teguri iseloomu alles suhetes populatsiooni spetsiifiliste teguritega. Nendeks on eeskätt populatsiooni isendite käitumise aktiivsus, mille põhilised laadid on püüdlus elu soodustavate tegurite poole ja ebasoodsatest eemaldumine.

Järelikult moodustab teise ümberkujundavate tegurite kategooria darvinlik olelusvõitlus, võitlus põhiliste elutingimuste, elutarvete tagamise eest. Ka see toimub erinevates populatsioonides, mille liikmete individuaalne käitumine erineb omavahel nii laadi, aktiivsuse taseme kui ka suhete ulatuse poolest teiste sama biotsönoosi liikmetega. Vaid need isendid, kelle käitumine on taganud nende sattumise kõigiti soodsamasse olukorda — nimetame neid ka kõige paremini kohanenuteks antud elutingimustega —, toodavad enesetaolisi järglasi ja jätkavad sellega liigi evolutsiooni.

Ümberkujundavate tegurite mõlema eespool käsitletud kategooria põhimingust kujuneb põhilise evolutsiooni dünaamilise jõuna kolmas kategooria. Nimetame selle Darwini järgi looduslikuks valikuks. Looduslik valik oleks eelkõige tulemus isendite spetsiifiliste talituste suhtest välismõjutustega.

Need talitused on passiivsema laadiga, kaitseks keskkonna kahjulikkude mõjutuste (temperatuuri-, pinnase- ja veerežiimid, mikroorganismid, parasitidid, haigused ja röövlomad) vastu. Eriti aktiivse laadiga on nad aga evolutsiooniks kasulikkude tegurite suhtes, nagu võitlus elutarvete rahuldamiseks põhiliste elutingimuste osas, toidu hankimisel ja paljunemisvõimaluste tagamisel. Loodusliku valiku põhiline toime on järelikult iga populatsiooni isendite fenotüüpide võrdlev hindamine nende aktiivses elutegevuses, suhetes keskkonnaga. Toime seaduspärane tulemus hinnatavate isendite suhtes on kaheline — kas eliminatsioon või endataoliste järglaste tootmine. Evolutsiooniprotsessis tähendab see enam kohanenud isendite aktiivsustüübi säilitamist ja jätkamist.

Ümberkujundavate tegurite toime säärane uurimine on teostatav ainult konkreetsetes biotsönoosides ja populatsioonides ja on eriti edukas nende võrdleval käsitlemisel. Nagu populatsioon on liigi, nii on ta ka biotsönoosi põhiliseks struktuuriüksuseks. Igas konkreetsetes biotoobis kuulub mistahes

liigi populatsioon konkreetsele biotsünoosi. Seetõttu on tavaliselt liigi populatsioonide piirideks nende biotsünooside piirid, millesse liik kuulub (Гиляров, 1954). Enamiku liikide areaalid hõlmavad aga hulga erinevaid biotsünoose. Seega on iga liigi reaalne kogupopulatsioon nii ruumiliselt kui ka ajas diferentseerunud erinevalt mõjutatavateks ja erineva aktiivsustüübiga osapopulatsioonideks. Eeldatavasti on võimalik neid osapopulatsioone klassifitseerida ka teatavasse geneetilisse ritta, milleks on vajalik nende omapära standardite kindlakstegemine. Võib eeldada, et sellesuunalisel liikide looduslike populatsioonide uurimisel on üheks viljakamaks meetodiks seni suhteliselt tagasihoidlikult praktiseeritud võrdlev biotsünooside uurimine (Achard, 1956; Franz, 1952).

Kõige ägedam diskussioon bioloogias keerleb nimelt liike ümberkujundavate põhifaktorite käsitluste ümber, eriti miljöotegurite või liigi spetsiifilise konstitutsiooni primaadi küsimustes.

Diskuteeritavate probleemide asjalik lahendamine vajab paratamatult uut, kaalukat ja ulatuslikku teaduslikku tõestusmaterjali ja suunab uurijate tähelepanu selle hankimiseks tulemusrikkamate meetodite otsimisele. Looduse tegelikkuses toimuvate protsesside osas tagab seda kahtlemata mitmekülgne populatsioonide võrdlev uurimine.

Nimelt suunab võrdlemismeetodiga kogutud aines uurija tähelepanu kahele põhjuslike tegurite suurühmale. Need on esiteks aktuaalsetest elukohatingimustest, teiseks maakera ajaloolisest arengukäigust ja mõlema muutustest tulenevad ökoloogilised muutused ja populatsioonide reaktsioonid nendele muutustele. Määrates organismide koosluste kui suhete süsteemide erinevused, määravad need põhjuslike tegurite suurühmad selle kaudu ka organismide evolutsiooni konkreetseid järgud ja käigu. Iga biotsünoosi liikide valik, erinevate loomarühmade arvukuse suhted, üksikliikide populatsiooni kujunemine ja arvukuse dünaamika, isendite käitumislaid ja aktiivsuse määr on mainitud erinevuste ilmekateks näitajateks. Tekkeoluliselt sugulasbiotsünooside liigilise struktuuri ja selle dünaamika võrdlemisel saame tuletada mõnedki objektiivsed ja olulised järeldused, milleni teistel teedel on lootusetu jõuda. Ökoloogiliselt ja biogeograafiliselt võrreldavate loomakoosluste juures selguvad näiteks erineva liigirikkuse ja üksikliikide isendite arvukuse laad ja põhjused, sarnase leviku ja ökoloogiaga liikide rühmitused ja kindlatesse biotsünoosidesse koondumise seaduspärasused, samuti alale omase ekstensiivse ja intensiivse kohanemise määrad ja põhisuunad. Säärane materjal aga võimaldab koostada alale tüüpiliste biotsünooside, järelikult ka iseloomustavate liikide populatsioonide evolutsioonilise rea ja tuua esile selle kujunemist juhtivad seaduspärasused. Lõppastmes võib jõuda sel teel biosfääri diferentseerumise ja kujunemisjärkude evolutsioonilise käigu lahtimõtestamisele.

Populatsioonide suhete süsteemina kujundavad tegurid on seega oma olemuselt organismide muutlikkuse kujundamise ja suunamise allikaks ja nende evolutsiooniprotsessi määravaiks põhjusteks. Nende tegurite toime uurimine looduslike populatsioonidele rikastab süvendatud viljelemise puhul tõhusalt üldise evolutsiooniteooria arendamist uute andmete ja järeldustega. See omab ka tunnetusteoreetilist väärtust, süvendades uurija kvantitatiivse mõtlemise praktikat.

Alljärgnevalt illustreerime eespool esitatud teoreetilisi aluseid mõningate näidetega looduslike populatsioonide uurimise esialgsetest tulemustest Eesti regionaalse materjali põhjal, eeskätt mardikaliste osas.

Biotsünooside loomkonna koosseisu analüüsimisel on erinevate lähene misjärkudena kasutatav mitmesugustesse seltsidesse või sugukondadesse kuuluvate liikide esindajate suhete kvantitatiivne (isendite arv) või kvali-

tatiivne (liikide arv) hindamine vastava koosluse struktuuri iseloomustamiseks.

Avaste soos kolme vaatlusaasta vältel toimunud vaatlused kinnitavad, et ala mesofauna struktuuri kõige stabiilsemaks ilmestajaks on nimelt erinevate loomarühmade liikide populatsioonide kvantitatiivne suhe. Väljendatuna aastakeskmistes protsentarvudes isendite üldarvust moodustavad kindlad seltsid hulgaliselt alati määrava tuumiku — 75—80%. Soo rohurindes kuulub sellesse tuumikusse tsikaade, ämblikke ja kahetiivalisi — igaüht 25%. Ülejäänud rühmad annavad kokku ainult 25% kogu mesofaunast. Mardikalised on isendite ohtruselt teiste seltside esindajate seas keskmiselt 3%-ga kaheksandal kohal.

Soo samblarinde fauna struktuuris aga moodustavad 79% kogu mesofaunast väheharjasussid (23%), ämblikud (15%), mardikad (14%), lestad (10%), limused (9%) ja sipelgad (9%). Mardikad on ohtruselt kolmandal kohal.

Eesti rabades seevastu on puhmarinde mesofauna struktuuris esikohal mardikad (60%), teisel liblikad ja kolmandal kahetiivalised (kokku kuni 40%) (Maavara, 1955).

Eesti loopealsetes okasmetsades moodustavad kahe aasta vaatluste keskmisena kokku 80% rohurinde mesofaunast tsikaadid (20%), kahetiivalised (12%), parasiitsed kiletiivalised (12%), ämblikud (11%), mardikad (10%), limused (10%) ja lutikalised (7%). Mardikad on hulga poolest viiendal kohal.

Samblarindes aga jõuavad mardikad esikohale. Samblarinde mesofauna 80%-lises tuumikus esineb mardikaid (24%), lesti (16%), limuseid (15%), ämblikke (15%) ja väheharjasusse (10%).

Piirdudes mardikalistega näeme, et nende hulk eri biotsünooside rohurindes kõigub 3—60% vahel ja samblarindes 14—24% vahel kogu mesofauna isendite hulgast. Vastavalt sellele on nad hulgaliselt, võrreldes teiste loomarühmadega, biotsünooside mesofaunas esimesel kuni kaheksandal kohal. See fakt iseloomustab valiku erinevat intensiivsust ja laadi eri biotsünoosides.

Sääraste etafoonide võrdlemine toob esile uuritavate komplekside karakterjooned ja võimaldab määrata nii biotsünooside diferentseeritud «iõudluse» üldises elumassi toodangus kui ka üksikute organisatsioonitüüpide osatähtsuse selles. Iseloomustades biotsünoosis valitsevaid põhilisi toitumis- ja muid suhteid kvantitatiivselt, pakub meetod võimalusi ka järgneva suhete ökoloogilise dešifreerimise seostamiseks üldisega.

Regionaalsete tegurite spetsiifika leiab täiendava väljenduse nii kogu biotsünoosi loomastiku kui ka selle üksikute koostisosade arvukuse aastadünaamikas. Palearktise olukorras on see kõigepealt selgelt väljakujunenud arengu tsüklilisus (Martini, 1941). Peatumata konkreetsetel näidetel (Haberman, 1955, 1956, 1959a, b; Maavara, 1958; Maavara, 1955) viitame vaid talvitustingimuste olulisele osatähtsusele fauna kvantitatiivse struktuuri ja talvituskohanemiste kujunemisel. Talvitustingimused tõusevad elimineerivatest teguritest silmapaistvale kohale ja vääriavad sellistena senisest kaugelt põhjalikumalt uurimist. Madalsoodes hukkub keskmiselt 45% talvituma siirdunud isendeist, rabades — sõltuvalt talvituspaigast — 27—98%. Rabades talvitub mardikaliste liike valmikuna 70% (Maavara, 1959a, b), soodes 52%.

Niisiis on loomastiku kvantitatiivne struktuur edukalt kasutatav biotsünooside iseloomustamisel, võrdlemisel ja süstematiseerimisel. Järgnev kausaalne analüüs nõuab aga kvalitatiivsete küsimuste lahendamist. Siin

tuleb tööpraktikas pahatihti piirduda mõne seltsiga, mille esindajate takso-
noomia, ökoloogia ja levik on küllaldaselt läbi uuritud. Eriti sobiv on sel-
leks liigirikas ja ökoloogiliselt hästi diferentseerunud mardikaliste selts.

Võrreldes mõningaid avamaastiku biotsünoose nende faunasse kuulu-
vate mardikaliste liikide arvu põhjal saame tabelis 1 esitatud pildi.

Võrdlus näitab, et biotoobi ja seda asustava biotsünoosi vahel on olemas ökoloogiliselt tingitud suhted, mis teravalt väljenduvad ka organismide süstemaatiliste rühmade liigirikkuses: Mererannikul on see mardikalistel ümmarguselt kaks korda suurem, madalsoode omast ja madalsoodes kolm korda suurem rabade omast. Liikide arv väheneb päripidi elupaiga ekstreemsuse suurenemisega ehk — niitmeakesisemate elutingimustega elupaigas on suurem ka siia kuuluva elukoosluse liigirikkus (Thienemann, 1939).

Liigilise koosseisu diferentseerumise suunda illustreerivad põhiliste kohanimete (toitespektri ja humiidsussuhete) kohta tabelis 2 avaldatud andmed (%-des liikide üldarvust).

Tabel 1

Ala	Seni konstateeritud mardikaliste liikide	
	absoluutarv	protsent
Kogu Eesti NSV territooriumil	2773	100
Mererannikul	1146	41
Madalsoodes	584	21
Rabades	230	9

Tabel 2

Toitespektrid				Humiidsussuhted			
Toitumislaad	Mererannikul	Madalsoodes	Rabades	Humiidsuslaad	Mererannikul	Madalsoodes	Rabades
Skisofaage	17	16	9	Hüdrofiile	14	7	12
Fütofaage	20	48	43	Hügrofiile	46	47	41
Zoofaage	63	34	48	Mesofiile	34	43	48
Segatoidulisi	—	2	—	Kserofiile	6	3	2

Üldise liikide arvu vähenemise kõrval, võrreldes mererannikuga (tab. 1), näeme toitekohanemise osas fütofaagide osatähtsuse tõusu soodes ja rabades rohkem kui kahekordseks (tab. 2) skisofaagide ja zoofaagide tunduva vähenemise arvel. Viimaste osatähtsus on rabas madalsoode omast 14% võrra kõrgem. Samuti langeb hüdro- ja kserofiilide ning tõuseb mesofiilide osatähtsus.

Erineva liigirikkuse ja kohanemissuhted määrab biotoopide elutingimuste normaalsest kõrvalekaldumise ulatus. Ekstreemsed biotsünoosid, kujunedes liigivaesemaks, muutuvad karaktersemaks just juhuslike ubikvistide arvu vähenemise tõttu, nagu näitab tabel 3, kus kokkuvõtte liikide arvudest on esitatud protsentides ökoloogiliste rühmade kaupa.

Mererannikust rabadeni võrdlemisi püsiva karakterliikide protsendi kõrval kasvab fakultatiivsete liikide protsent kolme- ja väheneb juhuslike liikide oma kahekordselt. Liikide arvu vähenemisega suureneb aga massliikide protsent, mis madalsoodes on 2, mererannikul 3,4 ja rabades 5,2. Edukad kohanemissuunad on eeskätt zoofaagia, soodes ja rannikul ka skisofaagia, rabades fütofaagia (kanarbik).

Tabel 3

Mardikalised	Karakterliigid	Fakultatiivsed liigid	Juhuslikud liigid
Mererannikul	6	17	77
Madalsoodes	8	30	62
Rabades	6	54	40

Biotoopide ökoloogiline liigestus ja selle areng määrab ka fauna detailsema diferentseerumise kohanemise põhisuundade valiku ja sellest tuleneva eluvormide rikkuse näol. Rannikul, kus põhiliseks toitebaasiks on mereheidis ja

sellest toituv loomakooslus, kujunevad need suunad eeskätt pinnase struktuuri ja soolsusrežiimi järgi; soodes ja rabades aga eeskätt taimkatterinnete järgi, sest ohtra veesisaldusega turbapinnas pakub väga vähestele liikidele sobivaid elutingimusi. Mererannikul mikrokavernikoolide ja kiire jooksuga röövloomade kõrval ohtrasti esindatud kaevav eluvorm puudub soodes ja rabades täiesti. Siin levivad peale samblarinde mikrokavernikoolide taaklevad ja liikuva eluviisiga rohuning metsarindevormid, nende seas suhteliselt palju hüplevaid. Soodes on mardikaliste liikide arv suurim rohu- ja väikseim võsarindes. Võrreldes teiste putukatega on mardikalisi isendite arvu poolest kõige enam sambla-, seejärel võsarindes. Rohurindes ületab teiste putukaliikide isendite arv mardikaliste oma. Rabades domineerivad mardikalised arvuliselt kõigis rinnetes: lageräbas sambla- ja rohu-puhmarindes leidub neid kuni 60%, puisrabades kuni 75% (Maabara, 1955). Üldiselt suurenevad isendite- ja liigirikkus soo ja rabamassiivide serva-alade suunas. Populatsioonide kvantitatiivsete ja kvalitatiivsete näitajate järgi on võimalik neid diferentseerida ja süstematiseerida ka rinnete evolutsioonilises reas, määrates ära põhilised kohanemissuunad igas rindes.

Võrreldavate mardikaliste koosluste põhituumiku moodustavad fakultatiivsed liigid, kes on võimelised vastavas biotoobis läbima kogu oma elutsükli. Mererannikul moodustavad levinud stenotoopsed liigid savimudaja liivapinnasel ning mereheidises edukate liikide rühma, eriti progressiivse halofiilse ja pelofiilse kohanemisega. Mereheidises on massliike 10% võrra rohkem kui avarannikul. Regressiivne on halobiontide ja kserofiilide osatähtsus. Rikastumine eluvormidega toimub päripidi pinnasematerjali peenemiselega.

Madalsoode fakultatiivsete liikide seas tõuseb samblarindevormide osatähtsus, kuigi hulga poolest on esikohal rohurindeliigid. Nagu rabades, nii tõuseb ka siin eluvormide rikkus vastavalt taimkatte rikkusele. Kõige edukam on kohanemine rohu-puhmarindes, kuhu kuulub 51% arvukaid liike. Rabades on eriti iseloomustav 69% fakultatiivsete liikide kohanemine kanarbikuga. 12 puhmarindeliiki moodustavad siin valdava osa kõigist mardikaliste isenditest.

Kõigi kolme vaadeldava biotsünoosi karakterliikide enamik elab Eesti tingimustes oma leviku piiril, olles kohanenud tõenäoliselt ubikvistide konkurentsi suhtes vabamatel aladel. Mererannikul tõuseb karakterliikide seas termofiilide, halofiilide ja boreaalsete petrofiilide osatähtsus. Soodes on valdaval kohal samblarinde asukad, kusjuures rohusoodele on iseloomustavamad leviku lõunapiiri saavutavad, luhasoodele — leviku põhjapiiril asuvad liigid. Rabadele on iseloomustavamad boreaalse fauna reliktid, kellele, nagu soodeski, seltsib rida regionaalselt rabalembeseid liike. Väide, et liigid on oma areaali piiril kõige konkurentsitundlikumad (Hayмов, 1945), peab hästi paika karakterliikide osas.

Faunistiliste seoste osas teiste biotsünoosidega domineerivad mereranniku kompleksis 75% ulatuses veeäärsete elupaikade liigid. Mereline

element moodustab ainult 3,7%. Mereheidises elab hulk soode ja rabade samblarindes esinevaid liike. Mereranniku biotsönoosi tuleb vaadelduist hinnata kõige vanemaks ja primitiivsemaks. Madalsoodes on ülekaalus suhted veeäärsete biotsönoosidega (55% liigilisest koosseisust): 31% ulatuses metsade ja võsade, 23% ulatuses rabadega ja 13% piirides niitudega. Rabades on kõige tugevamini elimineerunud hüdrofiilne faunakomponent ja faunistilised seosed on kõige tugevamad soode ning kanarbikunõmmede faunaga. Kui soode fauna karakterjooned on teravamalt väljendatud samblarinde asurkonna poolt, on rabade ilme kantud rohu-puhmarinde liikidest. Ka selles väljendub soofauna kõrgem vanus, võrreldes rabaga.

Rabadele ja soodele ühiste tugevamate populatsioonidega 28 liigi seas on 13 liiki, peamiselt taimetoidulised, umbes võrdsete populatsioonidega. Tüüpilisemad neist on *Cryptobium fracticorne* Payk., *Lochmaea capreae* L., *Corymbites sjaelandicus* Müll., *Cryptocephalus labiatus* L., *Luperus longicornis* L., *Chaetocnema concinna* Marsh. ja *Apion seniculus* Kirby. Soodes on rabadega võrreldes arvukamate populatsioonidega eeskätt röövtoidulised liigid; neist kolmekordse arvukusega esinevad *Pterostichus diligens* Sturm., *Myllaena intermedia* Er. ja *Cantharis figurata* Mannh., kahekordse arvukusega näit. *Astilbus canaliculatus* F. ja *Chaetocnema sahlbergi* Gyll. Rabades arvukamad on enamasti puhmarinde massliigid, nagu *Haltica britteni* Shrp. (kuni 125 isendit püügis), *Lochmaea suturalis* Thoms., *Micrelus ericae* Gyll., *Phyllotreta vittula* Redtb. ja *Coeliodes rubicundus* Hbst., ning neist toituvad röövloomad, kellest suurima üldise arvukuse saavutavad *Chilocorus bipustulatus* L. (kuni 139 isendit püügis) ja *Coccinella hieroglyphica* L. Valdaval kohal kogu rühmas on rohu-puhmarinde liigid (19); samblarindelike esineb 5, võsarine omi 4. Teatavil liikidel on märgata progressiivset kohanemist raba elutingimustega. Nii ilmuvad *Malthodes juscus* Waltl. valmikud rabades juba juunis, soodes alles juulis. *Aphthona lutescens* Gyll. omab rabades kaks, soodes ainult ühe arvukuse maksimumi. Rida rabade massliike, nagu *Lochmaea suturalis* Thoms., *L. caprea* L. jt., kasutavad vegetatsiooniperioodi maksimaalselt, andes 2 põlvkonda aastas.

Biotsönooside liigilise koosseisu analüüs levikutüüpide järgi (Haberma, 1953, 1956) kinnitab põhilist kooskõla üldiste kohaliku fauna kujunemise seaduspärasustega. Üle 60% ulatuses domineerib parateetiline levikutüüp, kuna boreaalset levikutüüpi esineb ca 35% ja transteetilisi liike 3%. Arvukatest ja edukamatest liikidest on esikohal külmakindlad boreaalse levikuga, karakterliikidest — soojalembesed parateetilise levikuga liigid. Eriti tõuseb viimaste osatähtsus liivarannikul.

Madalsoo fauna zoogeograafiline seos lõunapoolsete tagamaadega on peaaegu kaks korda tugevam kui põhjapoolsetega. Võrreldes rannikufaunaga on Euroasia-Siberi elemendi osatähtsus soodes taandunud ligi 6% ja Euroopa elemendi oma 3,4% võrra. Seevastu on Eurosiberi elemendi osatähtsus tõusnud 10% võrra. Siit järeldub madalsoode fauna suhteline noorus ja tugevamad sidemed lõuna- ning idapoolsete tagamaadega, võrreldes põhja- ja läänepoolsetega. Madalsoode omapära iseloomustub eeskätt lõunapoolse päritoluga liikide kaudu, rannikufauna ilmet kujundavad lääne- ja kagupoolsed liigid. Võrreldes rannikufaunaga on külmakindla elemendi osatähtsus soodes ca 4% võrra suurem; rabades tõuseb see veelgi.

Regionaalne erinevus väljendub Eesti alal eelkõige soojalembeste liikide levikus. Neist on enam küllastatud Saaremaa ja mandri läänerannik ning lõunaosa. 27 soojalembest liiki saavutavad Eesti soodes oma leviku põhjapiiri. Boreaalne ja boreaalpiinne element esinevad enam ala põhja- ja kirdeosas. Mererannikul on tüüpilisemad *Nebria gyllenhalii* Schönh., *Dyschirius septentrionum* Munst., *Stenus kongsbergensis* Munst. jt., soodes — *Antho-*

bium lapponicum Mannh., *Lathrobium punctatum* Zett., *Bryoporus rugipennis* Pand. jt.

Kogusummas iseloomustub Eesti fauna noore immigratsioonifaunana, vanusega 4000—15 000 aastat, mis pärast mannerjää alt vabanemist on arenenud mandri pideva tõusu tingimustes.

Kliimarežiimis aja jooksul toimunud olulisematest muutustest tuleb märkida siirdumist subarktilisest Yoldiamere kliimast subboreaalseks soojaks ja kuivaks Litoriinamere perioodi lõpul. Sellele järgnes uus kliima muutumine — halvenemine kaasaegseks röskeks ja jahedaks subatlantiliseks. Kliimaga kaasnenud muutustest fauna koosseisus võib konstateerida algul vanema inimigratsioonifauna reduktsiooni, mille elemendid säilivad arvukamalt territooriumi põhja- ja kirdeosas, hiljem noorema immigratsioonifauna reduktsiooni, mille esindajad on arvukamad territooriumi lääne- ja lõunaosas.

Üksikliikide populatsioonide kohanemised, mida tuleb käsitada kogu geobiotsönoosi arengu orgaanilise osana, on selles ajavahemikus olnud eeskätt tüsioloogilised. Koige reljeefsemaks näiteks siin on regionaalne stenotoopsus, eriti nn. pseudohalotiilide rühmas, nagu *Cicindela maritima* Dej., *Bembidion bipunctatum* L., *Agonum marginatum* L. jt., mis väljendub meil liikide levimises peamiselt kitsas rannikuvöötmes või nende taandumises soodele (*Demetrius monostigma* Sams. jt.). Siia kuuluvad ka eespool (lk. 84) juba mainitud arengutsüklite ümberkujunemine ja oiigofaagsuse süvenemine mõningatel liikidel (*Lochmaea*). Morfoloogilisi kohanemisi võib konstateerida vähem kui 1%-il liikidel, eeskätt mereranniku halofiilidel ja mõningail rabavormidel.

*

Käesolevas kirjutises esitati ulatusliku materjali läbitöötamisel saadud tulemustest mõningaid valitud illustratsioone. Selle materjali läbitöötamisel on kerkinud hulk põhilisi uurimisülesandeid seniste üldistuste kausaalseks seletamiseks. Need vajavad nii ühtset teoreetilist lähenemist kui ka täiendavaid andmeid väli- ja laboratoorsete tööde baasil. Põhiliselt väidetakse:

1. Darwini teooria suunab uurijate tähelepanu eeskätt uute eluvormide tekkimise seaduspärasustele. Ta tõstab esile perspektiivse uurimissuunana loodusliku evolutsiooniprotsessi tegeliku käigu ja seda juhtivate seaduspärasuste üksikasjalise jälgimise vajaduse looduslikkudes liikide populatsioonides ja biotsönoosides.

2. Darwinismi spetsiifilise meetodikana looduslike populatsioonide uurimisel on edukalt rakendatav populatsioonide ja biotsönooside võrdlev kvantitatiivne ja kvalitatiivne analüüs, mis suunab uurija tähelepanu nii aktuaalsetele kui ka ajaloolistele teguritele.

3. Säärane analüüs on rakendatav:

- a) biotsönooside struktuuride iseloomustamisel ja nende geneesi taastamisel — biotsönooside klassifikatsiooni aluste loomisel;
- b) mitmesuguste eluvormide kategooriate põhiliste elutegevussuhete ja nende standardite hindamisel erinevates biotsönoosides;
- c) üksikliikide populatsioonides toimuvate loodusliku valiku suundade ja mehhanismide iseloomustamisel;

- d) uurimiseladele regionaalselt iseloomustavate evolutsioonisuundade ja evolutsiooni intensiivsuse määramisel;
- e) regionaalsete alade loomastiku faunistiliste seoste ja geograafilise leviku eritüüpide osatähtsuse määramisel peale kogu ala ka üksikutes biotsünoosides ja maastikutüüpides.

4. Neist uurimistest laekuv uus teaduslik materjal võimaldab konstateerida looduslike populatsioonide kujunemise üldisi seaduspärasusi. Sellega antakse ka reaalne alus vaieldavate evolutsiooniteooria küsimuste lahendamiseks ja fauna rekonstruktsiooni teadlikuks juhtimiseks.

5. Ökoöogiliste tingimuste suhtes regionaalselt hästi liigestatud Eesti NSV ala soodustab võrdlevat populatsioonide ja biotsünooside uurimist ja seega kaasaaitamist darvinismi teooria jätkuval arengule.

KIRJANDUS

- Achard, Ch., 1956. La comparaison dans les sciences biologiques. Progr. méd., 84, № 15—16: 283—285.
- Allee, W. C., Emerson, A. E., Park, O., Park, Th., Schmidt, K., 1950. Principles of Animal Ecology. Philadelphia—London.
- Dahl, Fr., 1921. Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. Jena.
- Darwin, Ch., 1859. The Origin of Species. (Дарвин Ч., 1939. Происхождение видов. Соч., т. 3, АН СССР. М.)
- Davidson, J. F., 1952. The Use of Taxonomy in Ecology. Ecology, 33, No. 2: 297—299.
- Dice, L. R., 1952. Natural Communities. Univ. Michigan Press.
- Doflein, Fr., 1914. Tierbau und Tierleben. Leipzig—Berlin.
- Ford, E. B., 1958. Darwinism and the Study of Evolution in Natural Populations. J. Linnean Soc. London (Zool.), 44, No. 295: 41—48.
- Franz, H., 1952. Die Bedeutung vergleichender Untersuchungen an Biozönoten für die Lösung historisch-geographischer Probleme. IX Intern. Kongress Entomol., I:547—552.
- Haberman, H., 1953. Eesti NSV ala pärastjääaegsest asustamiskäigust immigratsioonifaunaga ja zoogeograafilisest rajoneerimisest. Eesti NSV fauna ja floora uurimise küsimusi. Tallinn.
- Haberman, H., 1955. Avaste madalsoo rohurinde fauna struktuurist ja dünaamikast. Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat, 48: 85—102. Tallinn.
- Haberman, H., 1956. I. V. Mitšurini ideede rakendamisest ökoloogilise zoogeograafia küsimustes. ENSV TA Toimet. Biol. Seeria, nr. 1: 29—47.
- Haberman, H., 1959a. Eesti madalsoode mesofaunast. Entomoloogiline kogumik, I:7—28. Tartu.
- Haberman, H., 1959b. Eesti madalsoode mardikalised. Entomoloogiline kogumik, I:65—101. Tartu.
- Handlirsch, A. 1929. Schröders Handb. d. Entomol., II:2—134.
- Hesse, R., 1924. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.
- Huxley, J., 1958. The Emergence of Darwinism. J. Linnean Soc. London (Zool.), 44, No. 295: 1—17.
- Kosswig, C., 1959. Phylogenetische Trends genetisch betrachtet. Zool. Anz. 162, 7—8: 208—221.
- Lack, D., 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford.
- Maavara, V., 1958. Endla rabade entomofauna. Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat, 50: 119—140. Tallinn.
- Maavara, V., 1959a. Rabaputukate talvitumisest. Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat, 51: 213—224. Tallinn.
- Maavara, V., 1959b. Eesti rabade putukakoosluse ökoloogiline iseloomustus. Entomoloogiline kogumik, I: 114—124. Tartu.
- Martini, E., 1941. Lehrbuch der medizinischen Entomologie. 2. Aufl. Jena.

- Milne, A., 1958. The Natural Control of Insect Populations. Proc. Tenth Intern. Congr. Entomol., 2: 637.
- Nicholson, A. J. 1933. The Balance of Animal Populations. J. Animal Ecol., 2: 32—178.
- Nicholson, A. J., 1954. An Outline of the Dynamics of Animal Populations. Austral. J. Zool., 2: 9—65.
- Remane, A., 1959. Diskussionsbeiträge. Zool. Anz., 162, 7—8: 222—228.
- Rensch, B., 1954. Neuere Probleme der Abstammungslehre. 2. Aufl. Stuttgart.
- Schwertfeger, F., 1953/54. Grundsätzliches zur Populationsdynamik der Tiere, insbesondere der Insekten. Allgem. Forst- und Jagdzeitung, 125, Nr. 6: 200—209.
- Stammer, H. J., 1959. «Trends» in der Phylogenie der Tiere; Ektogenese und Autogenese. Zool. Anz., 162, 7—8: 187—208.
- Thienemann, A., 1939. Grundzüge einer allgemeinen Oekologie. Arch. Hydrobiol., 35: 267—285.
- Thalenhorst, W., 1952. Die Koinzidenz als granulogisches Problem. Eine synökologische Studie. Z. angew. Entomol., 32:1—48.
- Арнольди К. В., 1957. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций. Зоол. ж., 36, № 11: 1609—1628.
- Гиляров М. С., 1954. Вид, популяция и биоценоз. Зоол. ж., 31, № 4: 769—778.
- Лысенко Д. Т., 1948. Агробиология. М.
- Маавара В. Ю., 1955. Энтомофауна верховых болот Эстонской ССР и ее изменения под влиянием хозяйственной деятельности человека. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Тарту.
- Наумов Н. П., 1945. Географическая изменчивость динамики популяции и эволюция. Журн. общ. биол., 6, № 1: 37—52.
- Правдин Ф. Н., 1957. Закономерности формирования новых комплексов вредных и полезных насекомых при введении в культуру сложноцветных растений. Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, т. С: 1—191.
- Сукачев В. И., 1947. Основы теории биогеоценологии. Юбилейный сборник АН СССР, 2: 283—305.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., 1958. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса. Бот. ж., 43, 3: 317—336.
- Федотов Д. М., 1959. Современный подход к разработке проблем эволюции и филогении животных. Зоол. ж., 38, № 10: 1443—1455.
- Шмальгаузен И. И., 1958. Регулирующие механизмы эволюции. Зоол. ж., 37, 9: 1291—1306.

Saabus toimetuse
18. I 1960

О СРАВНИТЕЛЬНОМ ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

Х. Хаберман,
академик Академии наук Эстонской ССР

Резюме

Теория Дарвина направляет внимание исследователей прежде всего на закономерности возникновения новых жизненных форм. В качестве перспективного направления исследований ею выдвигается необходимость детального выяснения конкретного хода процесса эволюции и направляющих его закономерностей в популяциях видов и биоценозов.

Специфическая методика дарвинизма при изучении естественных популяций и биоценозов — сравнительный количественный и качественный анализ — ставит в центр внимания исследователей воздействие актуальных и исторических факторов среды.

Этот анализ успешно применяется:

- 1) при характеристике структур биоценозов и при восстановлении путей их образования в целях разработки основ классификации биоценозов;
- 2) при оценке основных категорий взаимоотношений жизнедеятельности различных видов, а также стандартов этих отношений в разных биоценозах;
- 3) при характеристике направлений и механизмов естественного отбора в видовых популяциях;
- 4) при определении регионально характерных направлений и интенсивности эволюции;
- 5) при оценке фаунистических связей и удельного значения разных типов географического распространения в процессе формирования как состава региональных фаун, так и отдельных биоценозов.

Поступающий в результате подобных исследований новый научный материал позволяет установить закономерности образования естественных популяций и биоценозов. Это создает реальную основу для разрешения ряда спорных вопросов теории эволюции, а также для сознательного управления реконструкцией фауны.

Положения статьи иллюстрируются итогами предварительной сравнительной разработки количественных и качественных данных по жесткокрылым морского побережья, низинных и верховых болот и альварных лесов Эстонии.

Поступила в редакцию
18. I 1960

ÜBER DIE VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNG DER POPULATIONEN VOM STANDPUNKT DER EVOLUTIONSTHEORIE

H. Haberman,

Mitglied der Akademie der Wissenschaften der Estnischen SSR

Zusammenfassung

Die darwinsche Theorie leitet die Aufmerksamkeit der Forscher grundsätzlich auf die Gesetzmässigkeiten der Entstehung neuer Lebensformen. Als eine besonders aussichtsvolle Richtung wird dabei die Untersuchung des konkreten Verlaufs des Evolutionsprozesses und der ihn beeinflussenden Gesetzmässigkeiten in den Populationen der Arten und Biozönosen hervorgehoben.

Bei der vergleichenden quantitativen und qualitativen Analyse der natürlichen Populationen und Biozönosen wird vor die Forscher die Bewertung der Wirkung von aktuellen und historischen Faktoren als Hauptfrage gestellt.

Die Analyse ist erfolgreich anwendbar:

- 1) bei der Charakterisierung der Struktureigenschaften der Biozönosen sowie bei der Herstellung ihrer Entstehungsvorgänge zwecks Ausarbeitung der Klassifikationsgrundlagen der Biozönosen;
- 2) beim Schätzen von verschiedenen Kategorien der Wechselbeziehungen der Lebenstätigkeit der Arten sowie auch beim Bestimmen der Standards dieser Beziehungen in verschiedenen Biozönosen;

3) zur Charakterisierung der Richtungen und Mechanismen der natürlichen Auswahl in verschiedenen Populationen;

4) bei der Feststellung der regional typischen Richtungen und der Intensität des Evolutionsprozesses;

5) zur Bewertung der faunistischen Beziehungen und des Anteils verschiedener Verbreitungstypen in der Zusammensetzung von regionalen Faunen und einzelnen Biozöosen.

Das bei diesbezüglichen Untersuchungen gesammelte neue wissenschaftliche Material ermöglicht eine eingehendere Feststellung von Gesetzmässigkeiten der Entstehung von Populationen in verschiedenen Biozöosen. Damit wird eine reale Grundlage sowohl für die Entscheidung verschiedener Streitfragen der Evolutionstheorie als auch für die bewusste Regulierung der Faunenrekonstruktionen geschaffen.

Als Illustration dieser Behauptungen dienen einige vorläufige Resultate der Bearbeitung vergleichender quantitativer und qualitativer Analysen der Käferbestände der Küstenzone, der Hoch- und Niedermoore und der Alvarenwälder Estlands.

Eingegangen
am 18. Jan. 1960