

АНТОЛОГИЯ ЭКОЛОГИИ

**Российская академия наук
Институт экологии Волжского бассейна**

АНТОЛОГИЯ ЭКОЛОГИИ

**Составление и комментарий
чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга**

Тольятти

2004

Антология экологии / Состав. и коммент. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. – 394 с.

ISBN 5-93424-007-3

В сборник включены этапные для теоретической экологии статьи крупнейших ученых-экологов: Э. Геккеля, Е. Варминга, Л.Г. Раменского, Г. Глизна, И.К. Пачоского, В.Н. Сукачева, А. Тэнсли, Г.Ф. Гаузе, Дж. Хатчинсона, Р. Уиттекера, В.И. Вернадского, Ю. Одума, Р. Мак-Артура, В.В. Станчинского, Р. Линдемана.

Сборник предназначен для специалистов-экологов и студентов, изучающих и специализирующихся по экологии.

Табл. 8, ил. 39. Библиогр. 86 назв.

Рекомендовано к печати Ученым советом Института экологии Волжского бассейна РАН (протокол № 5 от 15 июня 2004 г.).

Рецензенты: Зав. кафедрой экологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, доктор биологических наук, профессор, чл.-корр. Международной академии наук экологии и безопасности жизнедеятельности

Д.Б. ГЕЛАШВИЛИ

Зав. группой фитоценологии Института экологии Волжского бассейна РАН, доктор биологических наук, профессор, действительный член Российской академии естественных наук

В.Б. ГОЛУБ

445003, Россия, Самарская обл.,
г. Тольятти, Комзина, 10
Институт экологии Волжского бассейна РАН
Тел., факс: (8482) 489504, ecolog@attack.ru

© ИЭВБ РАН 2004 г.

© Г.С. Розенберг 2004 г.

*А что сверх всего этого, сын мой,
того берегись: составлять много
книг – конца не будет, и много
читать – утомительно для тела.
Книга Екклесиаста, 12, 12*

ОТ СОСТАВИТЕЛЯ

Идея составить такого рода "Антологию" появилась у меня давно. Еще в середине 70-х годов, будучи начинающим исследователем из Уфы, я вместе с моим научным руководителем Борисом Михайловичем Миркиным делал доклад на секции Московского общества испытателей природы, руководимой профессором МГУ Тихоном Александровичем Работновым (МОИП – одно из старейших научных обществ России, основанное еще в 1805 г.). И вот один из присутствующих, весьма снобистски настроенный московский профессор, восклицает: «Что же это получается, Тихон Александрович! Приехали, понимаешь, из Уфы и учат нас уму-разуму! А и литературу-то не знают!..». Работнов отреагировал мгновенно: «Понимаете, уважаемый, Роберт Уиттекер тоже не в Вашингтоне живет, а в Итаке, но весь мир учит!». А вот что касается знания научной литературы, здесь наш оппонент был прав и не прав. Действительно, периферийным ученым было сложнее доставать современные (особенно зарубежные) научные журналы и сборники и быть в курсе самых новых веяний того или иного научного направления. Но эта проблема при желании решалась, и решалась достаточно просто: в научном мире нашей страны активно функционировал ВИНТИ (Всесоюзный институт научной и технической информации), который по заказам и при минимальной оплате (вполне доступной даже м.н.с. без звания с окладом в 110-120 рублей) высылал ксерокопии работ почти всех научных изданий мира. Еще одна возможность получать научную литературу появилась тогда, когда (опять же с подачи Б.М. Миркина) я стал рецензентом этого ВИНТИ. Кроме небольшого заработка (за квартал «набегало» на бутылку коньяка), это давало бесплатный и самый первоочередной доступ к научной информации. Сегодня журналы ВИНТИ продолжают выходить, но, судя по своим аспирантам и молодым научным сотрудникам нашего Института, этим каналом получения информации пользуются намного меньше (в период «перестройки» и «экономических реформ» ксероксы статей стали дороже, а зарплата научного сотрудника – «хорошей, но маленькой»).

Сложнее обстояло дело со «старыми», классическими публикациями. Большая часть из них была известна нам «в пересказе» в обзорных монографиях, в выхваченных из контекста цитатах в тех или иных статьях и

очень редко – непосредственно, при «наездах» в центральные библиотеки («Ленинка», БАН, БЕН, библиотеки БИНа, ЗИНа и других академических институтов Москвы и Ленинграда). Возможно, именно тогда у меня и возникла идея собрать своеобразную "Антологию" ("Хрестоматию") классических экологических работ¹.

В начале 90-х годов, когда я уже работал в Институте экологии Волжского бассейна АН СССР, в Библиотеке Академии наук (БАН, Ленинград) случился достаточно сильный пожар и часть своих фондов библиотека предложила академическим институтам. Наш Институт «подсуетился» и усилиями М.В. Шустова и А.Г. Боголюбова нам достались книги и отписки статей (многие из них с автографами) из библиотеки академика В.Н. Сукачева. Среди последних также оказалось немало работ, которые сегодня признаны классическими.

Структура "Антологии" самоорганизовалась достаточно быстро. В первой половине XX века (как, впрочем, и сейчас) экологов интересовали проблемы структуры, динамики и биоразнообразия экосистем.

Открывает "Антологию" подборка цитат из работ основоположника экологии Э. Геккеля. Основой послужили одни из первых переводов его трудов с немецкого 1869, 1908 и 1909 гг., а также обширные цитаты в переводе Г.А. Новикова из его монографии "Очерк истории экологии животных" (1980 г.). Следующая работа – это две главы ("Предисловие автора" и "Введение") из книги Е. Варминга. Эта работа оказала очень большое влияние «...на развитие экологии и геоботаники в Европе, а также (намного позже) и в Америке» (Трасс, 1976, с. 147). Более того, как подчеркивает Х.Х. Трасс (1976, с. 148), Варминга с полным основанием можно считать одним из основателей экологии вообще, так как «...после первоначального применения термина "экология" Э. Геккелем он был почти забыт и лишь Варминг вернул его из забвения».

Структуре экологических сообществ (точнее, проблеме их непрерывности) посвящены работы Л.Г. Раменского и Г. Глизна. При этом вторая работа Раменского "Основные закономерности растительного покрова..." приводится частично: во-первых, она уже воспроизводилась в его "Избранных трудах" в 1971 г., а во-вторых, основное внимание сосредоточено прежде всего именно на общеэкологических (а не фитоценологических) аспектах его исследования. Сопоставление работ Раменского и Глизна, признанных авторов концепции континуума и индивидуалистической гипотезы, позволяет увидеть, что уже в одностраничной заметке 1910 г. Раменский очень четко сформулировал общие основы учения о непрерывности растительного покрова, в то время как Глизон большее внимание со-

¹ Мне известен один удачный опыт составления такого рода "Антологии" – это сборник работ по теоретической экологии (The Golden Age., 1978).

средоточил на механизмах возникновения непрерывности (случайная миграция семян и случайный характер воздействия факторов среды).

Среди пяти статей, посвященных динамике экологических систем, хочу особо указать на работу И.К. Пачоского. Скорее всего, ее не следовало бы относить к разряду классических и в любой другой ситуации я не включил бы ее в "Антологию", но ее перевод попал ко мне в рукописном варианте с уже упомянутой библиотекой В.Н. Сукачева. Тот факт, что она процитирована им в своей, ставшей классической из-за первого упоминания понятия «биогеоценоз», статье "Идея развития в фитоценологии" лишний раз свидетельствует, что Сукачев придавал ей заметное значение. И я не мог не украсить "Антологию" переводом В.Н. Сукачева!

Что касается собственно статьи В.Н. Сукачева, то она также интересна и со следующей точки зрения. Сукачев вводит понятие «биогеоценоз», которое впоследствии станет основой научного направления – биогеоценологии, – накрепко связанного с его именем. Но тут же, как будто испугавшись (кстати, это можно отнести и к первому упоминанию «экологии» Геккеля, и к некоторым другим экологическим понятиям), он заменяет его на совсем неудачное понятие «геоценоз». Этот пример демонстрирует процесс развития экологической (и не только) науки, когда впереди идущие не сразу находят тропу истины в джунглях познания (красиво сказал...).

Три последующие статьи (Г.Ф. Гаузе, В.В. Станчинского и Р. Линдемана) отражают трофико-динамическое направление в экологии. Здесь следует указать на то, что долго замалчиваемый приоритет В.В. Станчинского в постановке этой проблемы на синэкологическом уровне был восстановлен публикацией его статьи в журнале "Природа" за 1991 г., а классическая работа Г.Ф. Гаузе, 70 лет тому назад вышедшая на английском языке в Балтиморе (США), только сейчас стала доступной отечественному читателю (Гаузе, 2002).

Среди работ о биологическом разнообразии трудно выделить более значимую – они все чрезвычайно интересны и полезны. Статьи Р. Уиттекера были переведены Б.М. Миркиным для себя, своих аспирантов и студентов лет за пять до того, как мы с ним перевели монографию Уиттекера (1980). Следует заметить, что данные статьи не потеряли своей актуальности, так как в монографии этим вопросам было посвящено значительно меньше места, чем они заслуживают. Надеюсь, что должный интерес вызовут и работы Дж. Хатчинсона и Р. Мак-Артура – одни из наиболее цитируемых по данной проблеме.

Завершает "Антологию" статья В.И. Вернадского о ноосфере. Эта работа востребована сегодня в связи с широкими исследованиями в рамках «устойчивого развития», которые развернулись в последнее десятилетие. Она уже неоднократно воспроизводилась в последние годы (см., например, Биосфера. Мысли и наброски..., 2001). Но, думается, что ее публикация в

данной "Антологии" не является лишней, тем более что она, как мне кажется, по-другому смотрится на фоне всех вышерассмотренных классических работ по экологии.

Все приводимые в "Антологии" работы сопровождаются моими небольшими комментариями, основная цель которых состоит в том, чтобы показать роль и место этих классических исследований в системе современной экологии. К этим комментариям прилагаются небольшие списки цитируемых в них работ (большой частью, отечественных, и потому – более доступных), с помощью которых можно проследить "судьбу" идей классиков экологии. Оформление списков работ к самим статьям, подписей к рисункам и заголовков таблиц дано в авторской редакции.

Обязательный и приятный раздел любой работы такого плана – благодарности. Естественно, ряд моих коллег оказал мне неоценимую помощь: они либо способствовали получению тех или иных научных статей, либо принимали участие в переводе этих работ, либо активно обсуждали и корректировали структуру данной "Антологии". Это – Б.М. Миркин (Уфа), М.В. Шустов (Ульяновск), А.Г. Боголюбов (Санкт-Петербург), Д.Б. Гелашвили (Нижний Новгород), С.В. Симак (Самара), С.А. Остроумов (Москва), Е.В. Быков, Е.А. Бычек, В.Б. Голуб, Т.Д. Зинченко, С.В. Саксонов (Тольятти). Особые слова благодарности я должен сказать своей дочери Анастасии, которая помогла мне в переводе некоторых статей с английского и тем самым (по моему мнению) вполне заслужила зачет за практику на лингвистическом факультете, где она успешно отучилась на первом курсе. Наконец, традиционно я благодарен моим постоянным помощникам – сотрудникам Института Н.В. Костиной, Н.Г. Лифиренко, О.Л. Носковой и Е.В. Шапеевой (которая, к моему огорчению, уже ушла из нашего Института) за техническую и редакторскую поддержку и И.В. Пантелееву – за помощь в компьютерной верстке книги.

Биосфера. Мысли и наброски. Сборник научных работ В.И. Вернадского. – М.: Издательский Дом "Ноосфера", 2001. – С. 168-177.

Гаузе Г.Ф. Борьба за существование. – М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2002. – 160 с.

Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. – Л.: Наука, 1976. – 252 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.

The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940. A Collection of Works by Volterra, Kostitzin, Lotka and Kolmogoroff / Eds. Scudo F.M., Ziegler J.R. – Berlin; N.Y.: Springer Verlag, 1978. – 490 p.

Чл.-корр. РАН Г.С. Розенберг

Э. Геккель¹

**ВСЕОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ.
ОБЩИЕ ОСНОВЫ НАУКИ ОБ ОРГАНИЧЕСКИХ
ФОРМАХ, МЕХАНИЧЕСКИ ОСНОВАННОЙ НА ТЕОРИИ
ЭВОЛЮЦИИ, РЕФОРМИРОВАННОЙ
ЧАРЛЬЗОМ ДАРВИНЫМ**

¹ Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. – Berlin: Druck und Verlag von Georg Reimer, 1866. Bd. 1: Allgemeine Anatomie der Organismen. – S. 574. Bd. 2: Allgemeine Entwicklungsgchichte der Organismen. – S. 462. (Отрывки цитируются в переводе Г.А. Новикова, 1980, с. 63-79.)

Учение об органических формах, основанное на теории превращения видов. Составлено по сочинению Эрнста Геккеля «Generelle Morphologie» / Под ред. Ил. Мечникова. – СПб.: Изд. А. Заленского, 1869. – 179 с. (Автор перевода не известен.)

Геккель Э. Естественная история миротворения. Общепонятное научное изложение учения о развитии. Т. 1. Общее учение о развитии. (Трансформизм и дарвинизм). – Лейпциг; СПб.: "Мысль", А. Миллер, 1908. – 274 с. (Перевод с нем. В. Вихорского); Т. 2. Общая история происхождения видов. (Филогения и антропогения). – СПб.: "Научная мысль", 1909. – 384 с. (Пер. с нем. А.Г. Генкеля.)



Эрнст Геккель (Ernst Heinrich Haeckel; 1834-1919) — немецкий натуралист, зоолог, антрополог, эколог. В 1866 г. в важнейшем труде своей жизни "Всеобщей морфологии организмов" Геккель ввел в научный обиход термин «экология». Он одним из первых описал и вплотную подошел к важным теоретическим обобщениям — экологической нише и консорции, дал красивый пример трофической пирамиды (пальмы — насекомые — насекомоядные птицы — хищные птицы — клещи — паразитические грибы; Геккель, 1908, с. 187), ввел понятие «бентос» и др.

«Поскольку мы выводим понятие биологии из этого всеобъемлющего и широкого объема^A, мы исключаем узкое и ограниченное понятие, в котором весьма часто (особенно в энтомологии) биология смешивается с экологией^B, с наукой об экономии, об образе жизни, о внешних жизненных отношениях организмов друг с другом и т.д.» (Haeckel, 1866, Bd. 1, S. 8).

«Под экологией^C мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой^D, куда мы относим в широком смысле все "условия существования". Они частично органической, частично неорганической природы; но как те, так и другие... имеют весьма большое значение для форм организмов, так как они принуждают их приспособляться к себе. К неорганическим условиям существования, к которым приспособляются все организмы, во-первых, относятся физические и химические свойства их местообитаний – климат (свет, тепло, влажность и атмосферное электричество), неорганическая пища, состав воды и почвы и т. д. В качестве органических условий существования мы рассматриваем общие отношения организма ко всем остальным организмам, с которыми он вступает в контакт и из которых большинство содействует его пользе или вредит. Каждый организм имеет среди остальных своих друзей и врагов таких, которые способствуют его существованию, и тех, что ему вредят. Организмы, которые служат пищей остальным или паразитируют в них, во всяком случае, относятся к данной категории органических условий существования» (Haeckel, 1866, Bd. 2, S. 286).

Экология – «...учение об экономии природы, часть физиологии, которая до сих пор в учебниках не фигурировала, но обещает принести... блестящие и самые неожиданные плоды» (Haeckel, 1866, Bd. 2, S. 235).

«Экология – наука о взаимоотношениях организмов между собой, точно так же как хорология – наука о географическом и топографическом распространении организмов... это физиология взаимоотношения организмов со средой и друг с другом» (Haeckel, 1866, Bd. 2, S. 236).

«Под экологией мы понимаем науку об экономии, о домашнем быте животных организмов. Она исследует общие отношения животных как к

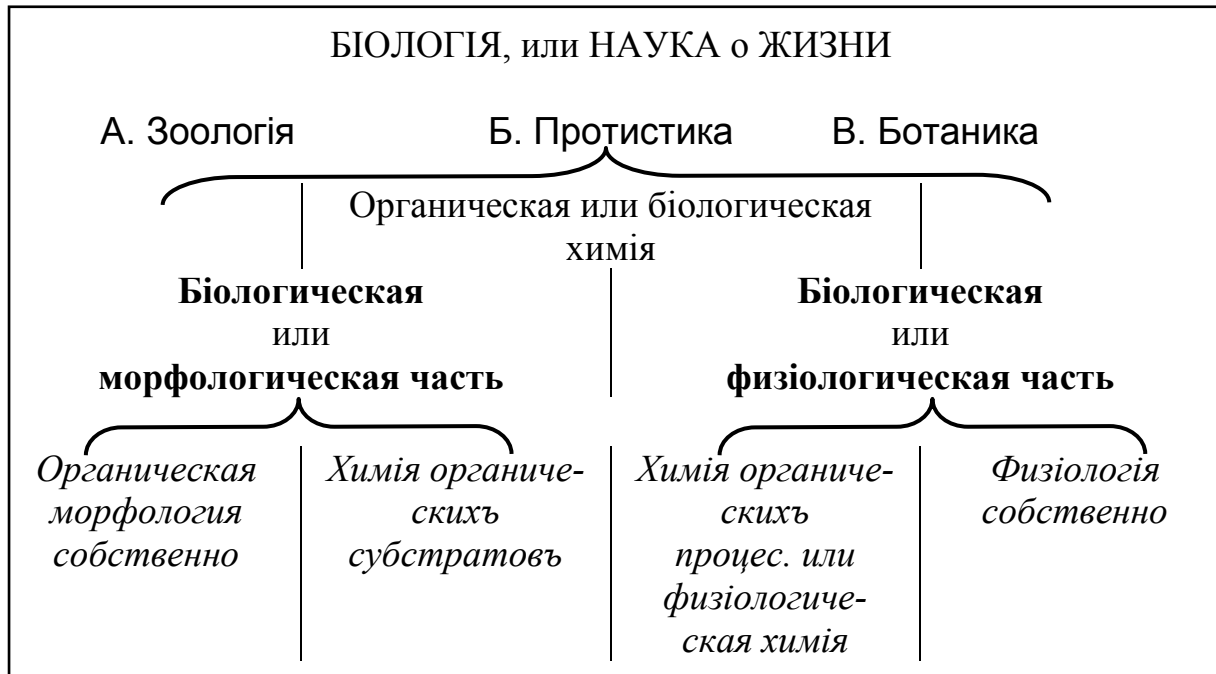
их неорганической, так и органической среде, их дружественные и враждебные отношения к другим животным и растениям, с которыми они вступают в прямые и не прямые контакты, или, одним словом, все те запутанные взаимоотношения, которые Дарвин условно обозначил как борьбу за существование. Эта экология (часто также неправильно обозначаемая как биология в узком смысле) до сих пор представляла главную часть так называемой "естественной истории" в обычном смысле слова. Она развилась, как то демонстрируют многочисленные популярные естественные истории старого и нового времени, в теснейшей связи с обычной систематикой. Хотя эта экономия животных теперь разрабатывается в большинстве случаев не критически, она тем не менее имеет то преимущество, что сумела поддержать интерес к себе среди широких кругов зоологов» (Haeckel, 1870, S. 365; пер. Г.А. Новикова, 1980, с. 66-67).

Доказательство истинности эволюционного учения Э. Геккель сводит к 10 группам биологических данных (Геккель, 1909, с. 363-366):

1. Палеонтологические данные...
2. Онтогенетические данные...
3. Морфологические данные...
4. Гистологические данные...
5. Данные систематики...
6. Дистелеологические данные (учение о нецелесообразности)...
7. Физиологические данные...
8. Психологические данные...
9. Хорологические данные...

10. Экономические или бионические данные: «...сюда относятся^Е крайне сложные и запутанные явления, которые определяются отношениями организмов к окружающей среде, к органическим и неорганическим условиям жизни, это так называемая "экономия природы", взаимоотношения между всеми организмами, которые живут совместно на одном и том же месте. Механическое объяснение этих экологических явлений дает "биология" в узком смысле слова (лучше бы назвать ее бионией) – учение о приспособлении организмов к окружающей их среде, их изменении в борьбе за существование, при паразитизме и т.п. Эти взаимоотношения "экономии природы" при ближайшем рассмотрении кажутся как будто мудрыми творениями планомерно работающего создателя, однако при детальном, глубоком изучении их они оказываются естественными последствиями механических причин, результатами настоящего приспособления» (Геккель, 1909, с. 366).

В конспекте книги Э. Геккеля, изданном на русском языке (Учение об органических..., 1869), приводится несколько схем деления различных наук по отношению к биологии и ее подразделам: химии (с. 13), анорганологии, или абиологии (наука о неорганической жизни природы; с. 14), биологии (с. 16)^F:



морфологии (с. 18, 72), зоологии (с. 71) и физиологии (с. 72):



«Прежде всего бросается в глаза то обстоятельство, что ни один организм не может жить во всех земных местностях. Организмы наиболее сходные, которых потребности следовательно наиболее одинаковы, должны жить в одной местности, оспаривая друг у друга каждый глоток вдыхаемого ими воздуха. Из этого вытекает уже ряд взаимодействий чрезвычайно сложных, подлежащих ведению *Экологии*, т.е. науки об *Экономии*

природы, находящейся еще в весьма жалком состоянии... Уследить "борьбу за существование" в этих ее потаенных проявлениях (и они то всего многочисленней) чрезвычайно трудно, благодаря несовершенству и разрозненности наших экологических сведений. "Нет ничего легче", – говорит Дарвин, – "как установить на словах истинность факта всеобщей борьбы за существование; но нет ничего труднее как составить себе о ней осознательное понятие". Я же убежден, что без этого мы будем иметь только темные (или же вовсе ошибочные) представления о целой экономии природы, о распределении органических существ, о их редкости или излишке в данной местности, о их исчезновении и изменениях, которым они подвержены» (Учение об органических..., 1869, с. 132-134).

«С другой стороны, мы не раз встречались лицом к лицу с невозможностью решить тот или другой научный вопрос за недостатком сведений по части экономии природы, то есть сведений *экологических* (т.е. об отношениях организмов к внешней среде) и *хорологических* (т.е. сведений о географическом, климатологическом и пр. распределении организмов). Однако же многократный опыт служит нам порукою в том, что если вопрос уже поставлен строго научным образом и на соответствующей ему почве, то возможность его решения становится уже делом времени» (Учение об органических..., 1869, с. 150).

«Каждый организм с самого начала своего существования борется с совокупностью враждебных влияний. Он борется с животными, которые живут за счет этого организма и которым он служит естественной пищей, хищными и паразитическими животными; он борется с неорганическими факторами разного рода, с температурой, погодой и другими обстоятельствами; но еще он борется (и это гораздо важнее!) главным образом с себе подобными однородными организмами. Каждый индивид каждого животного и растительного вида находится в сильнейшем состязании с другими индивидами того же вида, населяющими одно и то же место. Средства к поддержанию жизни нигде в экономии природы не рассеяны в изобилии, напротив, они вообще весьма ограничены и далеко не достаточны для той массы индивидов, которые могли бы развиться из зародышей. Поэтому большинство животных и растительных видов с громадным трудом достигает необходимых средств к жизни. Отсюда неизбежно возникает между ними конкуренция в достижении этих необходимых условий существования... Всем они одинаково необходимы, но только немногим они действительно достанутся: "Много званых, но мало избранных!"^H» (Геккель, 1908, с. 115).

«В большинстве случаев, конечно, эти взаимные отношения различных животных и растительных видов гораздо более сложны, чем это можно представить вам, и я предлагаю вашему собственному воображению нарисовать себе это бесконечно сложное взаимодействие в каждом месте земной поверхности, вызываемое борьбой за существование. В последнем счете побудительной причиной, обуславливающей борьбу за существование и в разных местах различным образом видоизменяющей ее, является *самосохранение*, и именно как стремление к самосохранению индивидов (стремление к питанию), так и стремление к сохранению видов (стремление к размножению). Эти оба основные стремления к органическому самосохранению обратили на себя внимание даже идеалиста Шиллера (а не реалиста Гёте):

Einstweilen bis den Ban der Welt
Philosophie zusammenhält,
Erhält sich ihr Getriebe
Durch Hunger und durch Liebe.^{2 1}

Эти оба могущественных стремления, *голод* и *любовь*, вследствие своего различного развития в различных видах борьбы за существование, принимают необыкновенно разнообразную форму и составляют основание явлений борьбы за существование. Всякую наследственную передачу можно свести на размножение, всякое приспособление – на питание, как основные физиологические причины (Геккель, 1908, с. 188).

«Что касается вообще этой знаменитой *целесообразности в природе*, то она существует только в глазах поверхностного наблюдателя явлений в жизни животных и растений. Уже рудиментарные органы должны были нанести жестокий удар этому излюбленному учению. Однако всякий, кто глубже понимает организацию и образ жизни различных животных и растений, кто коротко познакомился с взаимодействием жизненных явлений и так называемой "экономией природы", необходимо должен остановить его».

«...для каждого отдельного вида в экономии природы имеется только определенное число мест...¹ Вследствие абсолютной ограниченности условий существования, ограничен абсолютный максимум особей, которые могут жить друг возле друга в благоприятном случае на Земле. Что касается природы условий существования, то она для каждого отдельного вида крайне сложна, в большинстве случаев нам далеко или совершенно неизвестна. Выше, говоря об условиях существования среды, мы принима-

² «Чтоб там не говорила философия о строении мира, его главной пружиной будет голод и любовь».

ли во внимание преимущественно неорганические – влияние света, тепла, влажности, неорганической пищи и т.д. Однако значительно важнее их и более влиятельны для возникновения и приспособления видов органические факторы, то есть взаимодействие всех организмов между собой... Часто количество и состав всех органических особей, которые живут совместно на одном и том же пространстве, взаимно обусловлено, и поэтому часто каждое изменение количества и свойств отдельного вида влечет за собой изменение остальных, взаимно с ним связанных. Что эти противоположные взаимоотношения всех существующих организмов крайне важны и что они оказывают большое влияние на изменение видов, как и неорганические факторы существования, первым со всей остротой указал Дарвин. К сожалению, нам почти неизвестны эти весьма запутанные взаимоотношения организмов, так как до сих пор мы почти не обращали на них внимания, хотя в действительности они представляют необозримую и вместе с тем интересную и важную область, открытую для будущих исследователей» (Haeckel, 1866, Bd. 2, S. 234, 235).

«В одном и том же ограниченном участке может совместно существовать тем большее количество животных индивидов, чем более разнообразна их природа. Существуют деревья (как, например, дуб), на которых могут совместно жить около двухсот различных видов насекомых^К. Одни питаются плодами дерева, другие – цветами, третьи – листьями или корой, корнем и т.д. И наоборот, такое же число индивидов, принадлежащих к одному виду и питающихся только корой или только листьями, никак не могло бы жить на одном и том же дереве» (Геккель, 1908, с. 199).

«У огромного большинства живых существ жизнедеятельность заключена в весьма узкие тепловые границы^Л. Многие тропические растения и животные, которые в течение тысячелетий привыкли к постоянно жаркому экваториальному климату, выносят только очень незначительные температурные колебания. Обратные отношения показывают многие обитатели средней Сибири, крайне континентальный климат которой в короткое лето очень знойный, а в длинную зиму очень холодный. Таким образом, живая плазма путем приспособления к самым различным условиям жизни претерпела весьма значительные изменения своей тепловой чувствительности, как максимум и минимум, так и оптимум теплового раздражения весьма сильно варьирует... В общем и по отношению к этим внешним химическим раздражениям сохраняет силу тот же закон, что и по отношению к оптическому и тепловому раздражениям, тут тоже есть максимум, то есть высший предел для их раздражающего действия; минимум, то есть низший предел и оптимум, то есть та ступень, на которой раздражение действует всего сильнее» (Геккель, 1908, с. 132, 133).

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^A По Геккелю, биология – всеобъемлющая («широкая») наука о жизни, подразделяющаяся на морфологию (биостатику) и физиологию (биодинамику), что вполне соответствует современным представлениям о структуре и динамике как основных характеристиках сложных систем (Флейшман, 1982; Розенберг и др., 1999).

^B Это и есть **первое** использование термина «экология». Впоследствии Э. Геккель неоднократно обращался к понятию «экология» – назовем лишь широко известную его актовую речь "О пути развития и задачах зоологии", произнесенную на философском факультете Йенского университета 12 января 1869 г. (Haesckel, 1870; даже Ю. Одум ошибается на три года, приписывая первое появление понятия «экология» именно этой работе Геккеля; Одум, 1986, т. 1, с. 12), и монографию "Антропология" (Haesckel, 1874, S. 90), относя к экологии «...все запутанные взаимоотношения животных и растений друг с другом и со средою,.. а особенно – интересные явления паразитизма, семейной жизни, заботы о потомстве, общественной жизни и т.д.».

^C Понятие «экология» далеко не сразу вошло в научный обиход, что было связано с трудностью восприятия текста "Всеобщей морфологии организмов". В свою очередь, популярное изложение тех же идей в "Естественной истории миротворения" (1868 г.) встретило «...восторженный прием у читающей публики» (Новиков, 1980, с. 76).

^D Разрядка Э. Геккеля.

^E Здесь Геккель имеет в виду факторы, лежащие в основе эволюционной теории.

^F Эти схемы я привожу в «первозданном виде», так как они весьма интересны, хотя и представляют, в большей степени, историческую ценность.

^G Именно в этой таблице **впервые на русском языке** и появилось слово «экология».

^H Цитата из Евангелий от Матфея (22:14) и от Луки (14:24).

^I Из стихотворения Ф. Шиллера "Мудрецы" (пер. с нем. Л. Гинзбурга):
Природа неотступно
Сама крепит взаимосвязь,
На мудрецов не положась.

*И чтобы мир был молод,
Царят любовь и голод!*

^J Можно считать, что Геккель вплотную приблизился к представлениям об «экологической нише» – одного из главных достижений теоретической экологии XX века (усилиями Джозефа Гриннела [J. Grinnell], Чарльза Элтона [C. Elton] и Джорджа Хатчинсона [G. Hutchinson]).

^K Фактически, здесь дано одно из первых описаний консорции – основной ячейки трансформации энергии в экосистеме в современном понимании. Консорция чаще всего включает отдельную особь или популяцию автотрофного растения и популяции видов, связанных с ним топически и трофически.

^L Геккель описывает важные закономерности, которые сегодня связаны с понятиями «пластичности популяции» (способность популяции за счет динамики численности вида, биомассы, изменений возрастного состава популяций и прочего сохраняться в изменяющихся условиях среды), «оптимума вида» (набор условий среды, обеспечивающий виду максимальную численность, продуктивность и пр.) и «колоколовидного» распределения популяции по одному градиенту среды. Известная идеализация описания колоколовидного распределения гауссовой кривой, подчеркиваемая Уиттекером [1980], положительна с точки зрения теоретической экологии (например, при моделировании процесса плотной упаковки экологических ниш видов), но в реальной ситуации наблюдается редко (зависимость распределения популяции от других, не связанных с исследуемым градиентом, факторов, разного рода неоднородность самой популяции, специализация входящих в популяцию экотипов к микровариациям условий среды и пр.).

Новиков Г.А. Очерк истории экологии животных. – М.: Наука, 1980. – 287 с.

Одум Ю. Экология. В 2-х т. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. – Самара: СамНЦ РАН, 1999. – 396 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.

Флейшман Б.С. Основы системологии. – М.: Радио и связь, 1982. – 368 с.

Haeckel E. Ueber Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. (Rede gehalten beim Eintritt in die philosophische Fakultät zu Jena am 12 Januar 1869) // Jenaische Z. Medizin u. Naturwiss. – 1870. – Bd. 1. – S. 353-370.

Haeckel E. Anthropologie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. – Leipzig, 1874. – 732 S.

Е. Варминг¹

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ.
ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ
РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ**

¹ Warming E. Plantesamfund: Grundtraek af den Ökologiske Plantegeografi. – Köbenhavn, 1895. – 422 S.

Варминг Е. Ойкологическая география растений. Введение в изучение растительных сообществ: Пер. с нем. А.Б. Миссуной, А.Г. Вербловской, З.В. Кикиной и О.И. Арнольди. – М.: Типогр. И.А. Баландина, 1901. – 542 с. – Предисловие автора (с. XVII-XVIII) и Введение (с. 1-12).



Евгений Варминг (Johannes Eugenius Bulow Warming;
1841-1924) — датский ботаник и эколог.

После окончания Копенгагенского университета он с 1863 по 1866 г. провел в Бразилии, где изучал саванны и тропические дождевые леса.

Кроме Бразилии он проводил исследования в Европе (Дания, Финляндия, Гренландия, Средиземноморье), Венесуэле и на Антильских островах. И везде он изучал жизненные формы растений и структуру растительных сообществ.

В 1895 г. в Копенгагене на датском языке выходит книга Варминга "Экологическая география растений", которая сразу была переведена на немецкий, а потом на польский, английский и русский языки (у нас вышло два издания этой работы — в 1901 и 1902 гг.).

Предисловие автора

Термин «экологическая география растений», насколько мне известно, является новым. Что я под ним подразумеваю, разъясню во введении. Я не знаю также ни одного сочинения, которое походило бы на предлагаемое и могло бы мне послужить образцом; хорошие ботанико-географические сочинения, наоборот, существуют, особенно это сочинения Гризебаха (Grisebach, 1872) и Друде (Drude, 1890). Поэтому основной план всего сочинения был выработан мной лишь после многочисленных исканий. Первоначально я не думал писать отдел, подобный первому^А, но потом мне стала очевидной его необходимость и я решился его написать, но сделал это с большой неохотой, так как при этом мне пришлось возвращаться в областях, в которых я чувствовал себя весьма неуверенным, и я вынужден был пользоваться учебниками, особенно «Почвоведением» Романна. В остальном изложение основывается частью на обширной биологической литературе последних десятилетий, из которой в конце книги приведены наиболее важные и соответствующие сочинения, частью на наблюдениях, сделанных мной самим во время моих путешествий в Старом и Новом Свете, приблизительно между южными тропиками и 70-м градусом северной широты.

Общий очерк предлагаемого сочинения был сделан мной в 1890-1891 годах в ряде лекций студентам-естественникам; моя поездка на Антильские о-ва и в Венесуэлу имела главной целью сбор материалов для дальнейшей разработки поставленных вопросов. Первоначально я не думал обнародовать эту книгу так скоро, но внешние обстоятельства заставили меня издать ее в настоящей ее форме. Я вполне сознаю, что даже приблизительно не достиг намеченного мной идеала: неполнота наших современных знаний и мое личное несовершенство часто ставили мне непреодолимые преграды^В. Задача, сформулированная здесь, в действительности настолько велика и требует таких всеобъемлющих знаний, морфологических, систематических и других, затем такого знакомства с почвоведением и географией, что для удовлетворительного ее решения нужны способности Гумбольдта.

Несмотря на все недостатки, книга, может быть, послужит руководством более молодым исследователям и побудит их работать в указанном направлении, что несомненно принесет важные результаты. Некоторые части книги я намерен в более полном виде изложить в университетских лекциях, что несколько восполнит недостаток иллюстративного материала.

Евгений Варминг

Копенгаген, 11 апреля 1896 г.

ВВЕДЕНИЕ

Глава I. Флористическая и экологическая география растений

Задача *географии растений* состоит в ознакомлении нас с распространением растений на земном шаре, а также с причинами и законами этого распространения. При этом мы можем рассматривать ее с двух разных точек зрения, согласно которым можно разделить географию растений на флористическую и экологическую, что однако означает только два разных направления одной и той же науки, имеющих много общих точек соприкосновения и часто даже переходящих одна в другую.

Задачи *флористической географии растений* следующие: первая и самая легкая состоит в составлении списков растений, растущих на большем или меньшем пространстве земного шара. Эти списки, «флоры» данных местностей, представляют необходимый сырой материал. Следующий шаг вперед состоит в подразделении земного шара на естественные флористические области (растительные царства, см. Drude, 1884, 1886) на основании их сродства, т.е. на основании количества общих им видов, родов и семейств растений. Дальше следует подразделение этих областей на естественные отделы, провинции, зоны и их характеристика; при этом приходится установить границы распространения отдельных видов, родов и семейств (их «habitatio», или местообитания; *area*); обратить внимание на их распространение и распределение в разных странах, на эндемизм, на отношение флор островных к материковой, флоры гор к флоре низменностей и т.д.

Думающий наблюдатель не остановится на простом констатировании фактов; он станет отыскивать *причины*, почему между наблюдаемыми им явлениями установились те, а не другие отношения. Причины эти могут заключаться отчасти в *современных* условиях (геологических, топографических и климатических), отчасти же в *историческом* прошлом. Так, область распространения данного вида может определяться современными условиями, например, препятствиями, горами и морями, почвенными и климатическими условиями; но вместе с тем эта область может также находиться в зависимости от геоисторических или геологических и климатических условий далекого прошлого, от всей истории развития вида, от его прежнего распространения, от его средств и способностей к переселению. Затем возникают вопросы о центрах развития, о возникновении и возрасте видов и родов и т.д., а после всего этого является вопрос о происхождении видов.

Таким образом, еще не написанной растительной географии Дании предстоит решить несколько задач: исследовать распространение встречающихся здесь видов; их распределение в стране, подразделение Дании на естественные флористические области; исследование Дании как части естественной растительной области, т.е. определение ее флористического сродства со Скандинавией, Германией и пр.; ответить на вопросы о том, когда и откуда переселились растительные виды в послеледниковую эпоху; пути их переселения и средства к переселению; вопросы об остаточной (реликтовой) флоре и т.д.

Мы, однако, не станем заниматься здесь этими интересными и привлекательными задачами флористической географии растений. Они были подробно разработаны Wahlenberg, J. Schouw, A. De Candolle, A. Griesebach, A. Engler и O. Drude.

Задачи *экологической географии растений* совершенно иные; она знакомит нас с тем, каким образом растения и целые растительные сообщества согласуют свой внешний вид и свои жизненные отправления (хозяйство, *Haushaltung*) с действующими на них внешними факторами; например, с имеющимся в их распоряжении количеством теплоты, света, пищи, воды и т.д.²).

Достаточно беглого взгляда, чтобы заметить, что различные виды растений не распределены равномерно на всем протяжении области своего распространения, они группируются в сообщества, часто очень сильно отличающиеся по своему виду.

Первая и самая легкая задача экологической географии состоит в том, чтобы проследить, какие виды растений живут в сходных местностях (*stationes*). Это представляет простое констатирование и описание наблюдаемых фактов.

Следующая, так же нетрудная, задача состоит в определении *физиогномии* растительности и ландшафта. Ближайшая и весьма трудная задача состоит в том, чтобы ответить на вопросы: *почему* виды растений группируются в определенные сообщества и *почему* эти сообщества обладают именно такой физиогномией.

Таким образом мы подходим к вопросам о жизненных отправлениях растений, о предъявляемых ими требованиях к условиям существования; к вопросам о том, каким образом они используют эти условия и как приспособлено их внутреннее и внешнее строение и их внешний вид к этим условиям, т.е. мы приступаем к изучению жизненных форм растительного мира.

² Экологией (*οἶκος* – дом, *λογος* – учение) Геккель (Общая морфология организмов, 1866) называет науку, изучающую отношения организмов к внешнему миру. Рейтер (Reiter, 1885) употреблял это понятие в том же смысле.

Глава II. Жизненные формы. (Растительные формы)

Внешнее и внутреннее строение каждого растительного вида должно соответствовать тем жизненным условиям, среди которых он существует; если же известный вид не обладает способностью приспособляться ко всем изменениям окружающей его среды, он неминуемо будет вытеснен другими видами или даже погибнет.

Поэтому самая важная и первая задача экологической географии растений состоит в том, чтобы выяснить *эфармонию* (Epharmonie) вида³, т.е. его *жизненную форму*. Эта последняя сказывается, главным образом, в устройстве и продолжительности жизни органов питания (в строении листа и всего листоносного побега и т.д.), менее – в строении органов размножения. Эта задача вводит нас далеко вглубь морфологических, анатомических и физиологических исследований; она очень трудна, но зато в высшей степени привлекательна. В настоящее время она не может быть удовлетворительно разрешена, но будущее принадлежит ей. Она же приводит и к вопросу об исходных формах различных видов.

Задача значительно усложняется, между прочим, и тем обстоятельством, что на внешнюю форму растений оказывают влияние не только создающие силы многих внешних факторов и способность растений приспособляться к условиям жизни, но и то, что каждый растительный вид обладает, кроме того, определенными, естественными, наследственными зачатками, вызывающими, благодаря каким-то внутренним, неизвестным нам причинам, образование форм, которые мы не можем поставить в связь с окружающими современными условиями жизни, а, следовательно, и дать им научное объяснение. Благодаря этим изменяющимся в зависимости от родственных отношений зачаткам, различные виды растений под влиянием одних и тех же факторов *достигают при своем развитии одной и той же цели весьма различными путями*. Так, например, в то время как один вид приспособился к сухим местообитаниям через образование густого войлока волосков, другой, в точно таких же условиях, не производит ни одного волоска (Vesque, 1883), но выделяет восковой налет; третий приспособляется к этим условиям жизни путем редукции своих листьев и образования сочного стебля; наконец, многие растения достигают той же цели кратковременностью своей индивидуальной жизни.

С одной стороны, лишь среди немногих семейств цветковых растений различные виды имеют одинаковую жизненную форму, т.е. приняли в зависимости от одинаковых внешних условий одинаковый облик, «habitus» (например, Nymphaeaceae). Обычно члены одного и того же семейства зна-

³ J. Vesque (1882) говорит: L'épharmonie c'est l'état de la plante adaptée.

чительно разнятся между собой как по своей внешней форме, так и по своим жизненным приспособлениям. С другой стороны, виды растений, принадлежащие к весьма отдаленным в системе семействам, бывают весьма похожи друг на друга по внешней форме своих органов питания. Хорошим примером таких «биологических признаков» служат кактусы, кактусообразные молочайные и кактусообразные стапелии^С. Они являются великолепным примером такой общей, очень характерной жизненной формы, особенно ясно приспособленной к известным условиям жизни и появляющейся в семействах, стоящих в системе далеко друг от друга.

То, что я здесь называю жизненной формой, стоит весьма близко к понятию «растительная форма» (*Vegetationsform*) других ботанико-географов, но мне кажется, что второе понятие слишком неопределенно. Выражение «растительная форма» введено Гризебахом и часто используется в литературе; потому-то нам и следует дать себе отчет в том, что под ним подразумевалось. К одной и той же растительной форме причисляются все виды растений, обладающие сходными приспособлениями (*Ausstattung*) и внешностью, причем не обращается внимания на систематическое положение этих видов. Эти приспособления выражаются не только во внешней форме растений (в форме листовых побегов, листьев и т.д.), но также и в биологических особенностях (в листопаде, в неделимой продолжительности жизни и т.д.). Здесь, следовательно, имеются в виду, главным образом, вегетативные органы, в особенности – листовые побеги, тогда как в систематике главное значение имеет цветочный побег. Листовый побег приспособляется к условиям питания, тогда как цветочный побег следует иным законам, иным требованиям. В морфологии и анатомии листового побега сказывается характер климата и другие условия питания; цветочный же побег зависит от климата мало или совсем не зависит, но зато сохраняет на себе в большей степени отпечаток своего систематического происхождения.

Краткий обзор некоторых «систем» растительных форм, предложенных в разное время, позволит нам лучше продемонстрировать содержание этого понятия.

А. Гумбольдт (*Humboldt*, 1806) первым обратил внимание на значение физиогномии растительности для ландшафта: «Девятнадцать растительных форм определяют, главным образом, физиогномию природы», и далее он подробно разбирает эти формы: пальмы, бананы, мальвовые и *Bombacae*, мимозы, вересковые, кактусовые, орхидные, казуарины, хвойные, аройниковые, лианы, алоэ, злаки, папоротники, лилейные, миртовые, ивовые, лавровые и *Melastomaceae*. Конечно, это весьма поверхностное различие физиогномических типов. Всякий, хоть сколько-нибудь знакомый с растительным миром, легко заметит, что каждая такая растительная форма включает в себе большое разнообразие жизненных форм. Чисто физиогномическая система лишена всякого научного значения: она приоб-

ретет его лишь тогда, когда эта физиогномия будет обоснована физиологически и экологически.

Следующую важную попытку сделал А. Гризебах (Grisebach, 1872). Он установил 56, потом 60 растительных форм, распределил их в физиогномическую «систему» и попытался доказать, что между внешним видом растений и условиями обитания, главным образом, климатическими, существует известная связь; для него *физиологический* тип почти всегда совпадает с *экологическим*. Тем не менее он сам в большинстве случаев придерживается физиогномической точки зрения и доходит до таких мелочей, как различия между лавровой формой с жесткими, вечнозелеными, цельнокрайними, *широкими* листьями и оливковой формой – с жесткими, вечнозелеными, цельнокрайними, *узкими* листьями; или же между формой лиан с сетчатым и формой ротангов^D с параллельным распределением нервов в листьях. С другой стороны, 60 форм Гризебаха не исчерпывают всего разнообразия жизненных форм; по его же собственным словам, они лишь могут служить для характеристики стран и климатов, так как не учитывается их способность образовывать сообщества. Кроме того, он упустил из виду анатомическое строение и слишком мало значения придает собственно эфармонии видов. Наконец, более подробно этот вопрос был разработан Х. Рейтером (Reiter, 1885). Его система отличается здравыми взглядами: он придает особенное значение внутреннему строению; обращает внимание на действительные признаки приспособляемости и на перечисление не только форм, преобладающих количественно, но *всех* типов, приспособленных к специальным условиям жизни и снабженных для этой цели специальными приспособлениями. Но и в его систему необходимо внести некоторые поправки.

Виды растений – это единицы, которыми занимается систематика; жизненные же (или растительные) формы – это единицы, играющие наиболее важную роль в экологической географии растений. Поэтому с практической точки зрения представляется важным такой вопрос: возможно ли установить ограниченное число таких единиц, которые легко было бы называть и охарактеризовать, руководствуясь при этом экологическими отношениями? Систематико-морфологические отношения здесь не играют никакой роли; например, все деревья с периодически возобновляющейся листвой составляют один экологический тип, несмотря на все разнообразие внешней формы их листьев, не поддающейся часто объяснениям с физиологической точки зрения и играющей в экологии лишь второстепенную роль. Но какие из физиологических основных принципов играют самую важную роль и поэтому должны лечь в основу экологической системы жизненных форм – это весьма трудный и еще мало разработанный вопрос. Нельзя достаточно часто указывать на то, что величайшим успехом не только для биологии в широком смысле этого слова, но и для экологической географии, нужно считать возможность экологического объяснения

различных жизненных форм; цель – от которой мы еще очень далеки. Впоследствии при описании различных групп сообществ такие формы будут отчасти отмечены.

Глава III. Растительные сообщества

Последняя задача экологической географии растений состоит в изучении встречающихся в природе растительных сообществ, в состав которых обыкновенно входят многие виды с очень разнообразными жизненными формами.

Некоторые виды объединены в естественные сообщества, т.е. соединения, которые имеют одинаковую комбинацию жизненных форм и одинаковый внешний облик. Примером растительного сообщества может послужить луг в Дании или северной Германии с его травянистой растительностью или же буковый лес в Зеландии и Ютландии, состоящий из бука и растений, всегда его сопровождающих. Виды растений, объединенные в сообщества, или должны вести один и тот же образ жизни, предъявлять приблизительно одни и те же требования к природе своего местообитания относительно питания, света, влажности и т.д., или же известный вид должен встать в такое отношение к другим, чтобы извлекать из них известную, а иногда и, возможно, бóльшую пользу для себя (например, *Oxalis acetosella* и многие сапрофиты в тени буков и на перегнойной лесной почве); между этими видами, слагающими растительное сообщество, должен существовать род симбиоза или синтрофии.

Экологическая география растений должна установить: какие наблюдаются естественные растительные сообщества и какими жизненными условиями они характеризуются, а также определить, чем объясняется тесная связь, существующая иногда между видами, ведущими совершенно различный образ жизни. В основе ее должно, стало быть, лежать понимание физических и других особенностей местообитания растений, почему они и будут вкратце разобраны в первом отделе.

Экологический анализ какого-нибудь растительного сообщества ведет к установлению слагающих это сообщество жизненных форм, как его основных членов. Из сказанного выше о жизненных формах следует, что виды с весьма различной внешностью могут отлично сходиться в одно и то же естественное сообщество. Таким образом, в сообщество могут соединяться виды не только с различной внешностью, но и с различным образом жизни; это заставляет нас ожидать, что среди членов какого-нибудь растительного сообщества может существовать не только большое разнообразие форм, но и весьма запутанные взаимоотношения (упомянем только о наиболее богатом формами растительном сообществе – о тропическом лесе).

Отсюда становится очевидным, что в различных странах мы можем встретиться с теми же формами растительных сообществ, но с совершенно уже отличным флористическим составом. Луга в Северной Америке и в Европе, тропический лес в Африке и в Вест-Индии могут иметь сходный внешний вид, содержать те же жизненные формы и представлять одинаковое естественное сообщество, но состоять, конечно, из весьма различных видов растений, что вызывает некоторые второстепенные отличия во внешности форм.

Нужно прибавить, что между растительными сообществами, само собой разумеется, почти никогда нет резких разграничений, но существуют многочисленные переходы, подобно тому, как это бывает между почвами, влажностью и другими условиями жизни^E. Кроме того, многие виды растений встречаются в очень разнообразных сообществах. Например, *Linnea borealis* растет не только в хвойных лесах, но и в березовых; в Норвегии (Blytt, 1893) ее наблюдали выше предела древесной растительности и встречали также на скалистых плато Гренландии (Warming, 1887). По-видимому, разные сочетания факторов способны замещать друг друга и способствовать образованию одинаковых растительных сообществ или, по крайней мере, удовлетворять потребностям одного и того же растительного вида.

Очевидно, что все эти обстоятельства делают очень затруднительным научное понимание, оценку границ, определение и систематику растительных сообществ, особенно при настоящем состоянии наших знаний, когда мы только начинаем изучать жизненные и общественные формы растений, причем бесконечно много еще остается неизвестным для нас. Другое затруднение состоит в выборе хороших названий для более или менее богатых видами главных или второстепенных растительных сообществ, встречающихся в природе и придающих ландшафту разнообразную физиогномию, а также в верной оценке значения флористических отличий.

Сегодня часто употребляется выражение «формация». Р. Хульт в своих прекрасных ботанико-географических работах (Hult, 1881, 1885) установил для северной Финляндии почти полсотни «формаций» (например, формации видов *Empetrum*, *Phyllodoce*, *Azalea*, *Betula nana*, *Juncus trifidus*, *Carex rupestris*, *Nardus*, *Scirpus caespitosus* и др.). Точно так же Ф. Кейльман (Kjellmann, 1878) подразделил морскую флору водорослей; то же самое значение придают понятию «формация» Ф. Штеблер и К. Шрётер (Stebler, Schröter, 1892) при классификации лугов Швейцарии.

Точно так же и у нас следовало бы различать формации буковых, дубовых, березовых и других лиственных лесов, отличать заросли *Calluna*, *Empetrum*, *Erica*; для пресноводной растительности – формации *Scirpus lacustris*, *Phragmites*, *Equisetum limosum* и т.д.

Однако это ведет к чересчур дробному подразделению растительности сообразно с видами, господствующими в данной местности, причем

может потеряться и наглядность и общая картина; вместе с тем сообщества с одинаковым образом жизни и, следовательно, связанные естественно друг с другом, не могут быть узнаны как таковые; формации с *Empetrum*, *Azalea*, *Phyllodoce* – экологически равны и могут рассматриваться как члены одного бóльшего сообщества, зарослей карликовых кустарников; точно так же и формации *Scirpus* и *Phragmites* члены одного сообщества и часто дело просто случая, какая из названных «формаций» преобладает в данной местности. О. Друде (*Drude*, 1887) называет эти мелкие сообщества *зарослями* и противопоставляет им «растительные формации», или короче «формации». Само собой разумеется, что заросли играют в растительном мире известную роль и должны быть различаемы во всех детальных работах, касающихся растительности одной какой-нибудь области. К этим специальным сообществам хорошо подходит название зарослей, причем весьма практичным является прибавление суффикса *-etum* для различия отдельных форм, как это делает Хульт: например, *Ericetum*, *Callunetum*, *Pinetum*, *Fagetum* и т.д.

Другие авторы придают понятию «формация», или «растительная формация» более широкое значение. Выражение это было введено А. Гризебахом как «фитогеографическая формация», а потом – «растительная формация». Он пишет (*Linnaea* XII; *Ges. Abh.* ст. 2)^F: «...мне бы хотелось назвать группу растений, обладающих определенным физиогномическим характером (например, луг, лес), "фитогеографической формацией". Она характеризуется иногда каким-нибудь одним видом, живущим общественно, или же комплексом преобладающих видов, принадлежащих к одному семейству; или же, наконец, это агрегат видов, разнообразных по своей организации, но обладающих какой-нибудь общей особенностью, как, например, альпийские луга, состоящие почти исключительно из многолетних травянистых растений». В том же широком смысле употребляют это выражение О. Друде (*Drude*, 1890), Г. Бэк (*Beck*, 1884; правда, он приближается к более узкому понятию Хульта и употребляет выражение «растительная формация»), А. Кернер (*Kerner*, 1886), Е. Варминг (*Warming*, 1887) и др.

Благодаря разнообразному и неопределенному значению, приобретенному понятием «формация», оно не применяется в настоящей книге и вообще является излишним^G и в большинстве случаев может быть заменено прямо выражением «растительность» (ср. Бекетов, 1896, с. 100)⁴.

Задача экологической географии растений состоит в соединении в одну *группу* многих, часто разнообразных растительных сообществ, ведущих приблизительно одинаковый образ жизни (например, швейцарские луга Штеблера и Шрётера и другие луга), которая и будет называться

⁴ Эта ссылка добавлена при переводе (Бекетов А.Н. География растений. – СПб., 1896).

группой сообществ. Другая задача экологической географии растений состоит в изучении различий образа жизни всех групп сообществ, причем на флористическое различие обращается внимание лишь в случае приведения примеров, при перечислении отдельных групп сообществ. В этом состоит задача предстоящей работы. При современном состоянии науки естественное разграничение растительности на равнозначные группы является неразрешимой задачей, в особенности, если принять во внимание растительность всего земного шара. Это и многое другое – дело будущего.

Экологическая география растений должна заниматься изучением:

1. Факторов внешнего мира, играющих известную роль в жизни растений, и влияния этих факторов на внешние и внутренние формы растений, на продолжительность жизни и другие биологические отношения, равно и на топографическое ограничение распространения видов.
2. Группировок и характеристик встречающихся на земной поверхности групп сообществ.
3. Борьбы между растительными сообществами.

ЦИТИРУЕМАЯ В ЭТИХ РАЗДЕЛАХ ЛИТЕРАТУРА

- Beck G. Flora von Hernstein in Niederösterreich und der weiteren Umgeburg // In: Becker M.A. Hernstein in Niederösterreich. – Wien, 1884.
- Blytt A. Zur Geschichte der nordeuropäischen, besonders der la Norwegischen Flora // Bot. Jahrb., 1893, XVII.
- Drude O. Die Florenreiche der Erde. – Petermann's Mitteil. 74. Ergänzungsheft, 1884.
- Drude O. Atlas der Pflansenverbreitung. – Berghaus, Physikal. Atlas. Vollständig neu bearbeitet. V. Abteilung. 1886-1887.
- Drude O. Über die Standortverhältnisse von *Carex humilis* bei Dresden // Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1887, V.
- Drude O. Handbuch der Pflanzengeographie. – 1890.
- Grisebach A. Vegetation der Erde. – 1872.
- Hult R. Försök till analytisk behandling af växtformationerna // Meddlanden af Soc. Fauna et Flora Fennica, 1881, VIII.
- Hult R. Blekinges Vegetation // Ebenda, 1885, XII.
- Humboldt A. Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. – Tübingen, 1806.
- Kerner von Marilaun A. Österreich-Ungarns Pflanzenwelt // Die österr.-ungar. Monarchie in Wort und Bild, Wien, 1886, 1. Abt.
- Kjellmann F.R. Über Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerack // Bihang Sv. Vet. Akad. Handl., 1878, V.
- Reiter H. Die Consolidation der Physiognomik. – Graz, 1885.
- Stebler F., Schröter C. Beiträge sur Kenntniss der Matten und Weiden der Schweiz // Landwirtsch. Jahrbuch der Schweiz, 1892, X.
- Vesque J. L'espèce végétale // Ann. sc. nat. Bot., 1882, sér. XIII.
- Vesque J. Sur les causes et sur les limites des variations de structure des végétaux // Annales agronomiques, 1883, IX.
- Warming E. Om Grönlands Vegetation // Meddelelser om Grönland, 1887, XII.

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^A Эта часть (отдел) книги называется «Экологические факторы и их значение».

^B Книга Е. Варминга «...оказала огромное влияние на дальнейшее развитие фитоценологии во многих странах, в частности, повлияла на американских ученых Г. Каулса (Чикаго) и Ф. Клементса (Небраска), а также на крупнейшего английского фитоценолога А. Тенсли (Кембридж; Тенсли специально выучил немецкий язык, чтобы читать работу Варминга. – Г.Р.). Н.И. Кузнецов называл книгу Варминга замечательной и полагал, что она должна стать настольной для ботаников, изучающих растительный покров» (Работнов, 1995, с. 19). «Варминга Тенсли считал "отцом новой экологии". Он писал: "Книга Варминга благодаря определенной тенденции, ясности и содержательности, по-моему, оказывала наибольшее влияние и может быть по праву рассмотрена как исходная точка нового изучения растительной экологии Англии и Америки"» (Работнов, 1995, с. 45-46).

^C *Stapelia* – южноафриканский род суккулентных растений семейства ластовневых.

^D Луаны из семейства пальм (*Palmae*), главным образом, виды рода *Calamus*.

^E Одна из важнейших задач экологической географии растений, по Вармингу, – изучение растительных сообществ, структура которых складывается из растений разных жизненных форм. Следует особо подчеркнуть, что Е. Варминг (1901, с. 9) как «само собой разумеющееся» использует представление о непрерывности растительного покрова, предвосхищая тем самым развитие этой концепции Л.Г. Раменским и Г. Глизоном.

^F Ссылка на работу: **Grisebach A.** *Über den Einfluss des Klimas auf die Begrenzung der natüFloren // Linnaea, 1838, v. 12.*

^G Эта фраза Е. Варминга свидетельствует о его глубоком понимании ограниченности представлений о «формации» как единицы экологической классификации. «От понятия "формация" Варминг вначале отказывается, считая его слишком расплывчатым, а в смысле Хульта – слишком узким. Позднее он это понятие применяет в объеме Друде» (Трасс, 1976,

с. 148). К отрицательным характеристикам «формации», подробно обсуждаемым Вармингом (случайный характер доминирования того или иного вида в сообществе, излишняя дробность подразделения растительности по доминантам), можно добавить разные географические и экологические ареалы доминирования видов, явления смено- и полидоминантности в пределах сообщества (Миркин, Наумова, 1998).

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.

Работнов Т.А. История фитоценологии. – М.: Аргус, 1995. – 158 с.

Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. – Л.: Наука, 1976. – 252 с.

Л. Г. Раменский^{1; 2}

**О СРАВНИТЕЛЬНОМ МЕТОДЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО
ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ**

**ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ
РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА И ИХ ИЗУЧЕНИЕ
(НА ОСНОВАНИИ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ
В ВОРОНЕЖСКОЙ ГУБ.)**

¹ Раменский Л.Г. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII съезда естествоиспытателей и врачей. – М.: 1910. – Т. 4. – С. 389-390.

² Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение (На основании геоботанических исследований в Воронежской губ.) // Вестн. опытно. дела Средне-Черн. обл. – Воронеж: Обл. ред.-изд. к-т Н.К.З., 1924. – С. 37-73.

Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение (На основании геоботанических исследований в Воронежской губ.) // Раменский Л.Г. Избранные труды. Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л.: Наука, 1971. – С. 5-33.



Леонтий Григорьевич Раменский (1884-1953) — российский, советский фитоценолог, эколог и географ. В 1901 г. поступает в Горный институт, в 1904 г. за участие в студенческой демонстрации исключен, вскоре жестоко избит черносотенцами, долго болеет и только в 1906 г., после выздоровления, поступает вольнослушателем в Петербургский университет. В 1910 г. он выступает на XII съезде естествоиспытателей и врачей, где формулирует принцип непрерывности изменения растительности и описывает оригинальный метод ее ординации, а после того... сдает экзамен на аттестат зрелости и оканчивает университет в 1916 г. Автор концепции непрерывности растительного покрова и ряда ординационных методов.

Л.Г. Раменский сделал доклад "О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ"^А.

Предметом экологической географии растений или синэкологии их является выяснение зависимости растительного покрова от наличных условий обитания. Зависимость эта наиболее полно выражается координатной синэкологической диаграммой, осями которой являются отдельные внешние условия (температура, влажность и проч.) и количественное развитие отдельных видов, членов сообщества. Каждый вид обладает на ней определенной кривой поверхностью, постепенно опускающейся к границам. Совокупность кривых рисует постепенное изменение растительности параллельно изменению внешних условий, например, в сторону большей сухости, засоленности и т.п. Эти диаграммы дают ограничения и характеристику синэкологического ареала каждого растения и определяют сообщество по заданным внешним условиям (или обратно). Построение синэкологических диаграмм и должно быть целью исследования. Но это недостижимо при распространенном классификационном методе, выражающемся в установлении иерархического ряда единиц (формаций, сообществ, фаций и т.д.). Необходим *сравнительный метод*, позволяющий изучать *непрерывную*^В зависимость растительности от внешних условий, не раздробляя этой непрерывности на малосодержательные, отвлеченные, застывшие единицы, не дающие самого характерного, – соотносительного хода синэкологических кривых. Основа сравнительного метода – учет мелких вариаций растительности, сообразно колебаниям внешних условий на соседних участках и индуктивная группировка их записей в синэкологическую диаграмму.

На доклад **Л.Г. Раменского** сделали возражения: **В.И. Талиев**, **А.Н. Криштафович** и **В.В. Алехин**.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА И ИХ ИЗУЧЕНИЕ^С

От автора

Настоящие очерки представляют конспективное изложение главнейших общетеоретических и методологических выводов из шестнадцатилетней работы моей и моих сотрудников. Главным объектом наших исследований были луга Воронежской губ. (1911-1922), меньше времени было уделено озерам и болотам озерного края (1907-1909-11), Камчатки (1908), болотам черноземной полосы (1910-1922), степям и лесам Воронежской губ. (1920-1922). Собранный нами обширный описательный материал³ укладывается в последовательную схему только в том случае, если к его анализу применены идеи подвижного равновесия, отделения экологии от топтологии и соответствующий метод; изложению этих основ и посвящены очерки. В виду ограниченного объема статей изложение имеет абстрактный характер; приводимый в них фактический материал лишь иллюстрирует высказываемые положения. Подробное обоснование наших взглядов составит предмет последующих работ.

Будущее синэкологии и геоботаники не в установлении и каталогизации условных рубрик (ассоциации, формации и т.д.), также не в мелочных, кропотливых, но бессодержательных микро-статистических изысканиях упсальской школы. Мы видим это будущее в углубленном *анализе соотношений, действующих факторов и механизма равновесий растительности*.

В этом анализе точная, по возможности количественная и притом *методологически обоснованная* регистрация фактов должна идти об руку с мыслью, индукция – с вдумчивой дедукцией.

I. Постановка вопросов

I. Растительный покров любой местности обусловлен флористически (1), экологически (2) и исторически (3).

1) *Флористический момент*: качественный и количественный состав зачатков (спор, семян, отводков), доставляемых и доставленных на изучаемую территорию путем самообсеменения и извне (зачатки местного происхождения и приносимые). Подбор и режим зачатков определяются в значительной мере (но не исключительно) флорой страны.

³ До 20 000 списков и заметок о растительности, нивелировки, почвенные разрезы и анализы, фенологические наблюдения и т.д.

2) *Экологические условия*: физиологически действующие физические и химические режимы местной среды во всей их посезонной и из года в год изменчивости. Таковы режимы: водный, световой, тепловой, состав почвенного раствора, аэрация почвы, изменений почвенного уровня (под влиянием полых вод и других агентов), повреждений (покос, выпас, вредители). Совокупность режимов среды, взятой во всю толщу биосферы, т.е. от верхушек деревьев до безжизненных глубин грунта, определяет *местообитание, или обитание (Statio)*⁴.

3) *Историческая обусловленность* сводится к первым двум категориям факторов, но взятых не в их современном выражении, а в прошлом изучаемой местности. Сообразно преобладающему влиянию на растительность факторов изжитых, исторических (3) или современных (1, 2) имеем растительность нарушенную, еще не переформировавшуюся по современным условиям, либо уже установившуюся, но в которой ее прошлые фазы развития оставили некоторый след в виде особенностей в размещении растений (зарослевое сложение, например) или в наличии растений-пережитков (ландыши на молодых расчистках пойменного леса, тростник среди прежде болотного, а ныне сухого луга и т.д.), или, наконец, установившуюся вполне, равновесную.

II. Режимы местообитания определяют состав растительности не прямо, а через сложное взаимодействие ценобионтов – членов растительного покрова. Внешние условия создают среду, в которой протекает взаимодействие растений, и этим предопределяют его исход. Исключив влияние исторически обусловленных нарушений и неодинакового подбора зачатков, мы убеждаемся, что каждому сочетанию экологических режимов отвечает определенное равновесие растительности, определенный фитоили, шире, биоценоз.

Ценоз – это экологически обусловленная территориально однородная группировка растительности (единичный конкретный ценоз), коих близость обусловлена экологически (I 2) и флористически (I 1). Историческая их обусловленность (I 3) может быть различна, также и топологическая (III). Его члены (ценобионты) находятся друг с другом в сложных ценобиотических или ценотических отношениях.

III. Позади режимов местообитания стоит определяющая их совокупность моментов *топологических* (условия рельефа, поверхностная почвообразующая порода, залегание грунтовых вод, *окружение* другими

⁴ Это определение не совсем точно. Как в генетике элементарный вид или чистая линия характеризуются определенным наследственным составом, создающим различные формы модификации в зависимости от условий жизни, так и в нашем случае местообитание представляет лишь определенную потенцию условий, создающую разные среды в зависимости от того, будет ли территория покрыта лесом, лугом, либо пашней и т.д.

ландшафтными единицами) и климат страны. Совокупность топологических или энтопических условий складывается в понятии *энтопия*⁵.

IV. Расчленение страны на энтопии и их закономерные группировки *генетически обусловлено* деятельностью исторических агентов (в широком смысле). При этом уместно различение процессов современной геологической эпохи, исторических в узком смысле или «онтогенетических» (зарастание озер, эволюция речных долин и их растительности, заболачивание лесов и т.д.) и процессов древнегеологических или филетических (параллельное *взаимообусловленное* филогенетическое развитие флоры и растительности стран на фоне развития материков и смены климатов).

V. Полное и всестороннее познание растительности страны должно ответить на вопросы:

1) Каково распределение растительности по сочетаниям внешних условий? Это задача описательной синэкологии или сингеографии.

2) Предметом биоценологии (в нашем случае гл. обр. фитоценологии) является изучение механизма, хода и форм взаимодействия растений и животных – членов ценоза (ценобионтов).

В более широком определении биоценология представляет дисциплину, всесторонне изучающую ценозы и вообще закономерные территориальные (т.е. взятые во всю толщу биосферы) группировки организмов в их разнообразной обусловленности.

3) Синэкология в целом подводит итоги анализу растительного покрова, как экологического, средою определенного явления, пользуясь для этого данными социологии, аутэкологии (учение об отношении к среде изолированно взятых растений) и биоценологии.

4) Растительность, как продукт современно геологических (исторических) условий, составляет предмет ландшафтной геоботаники (отрасли генетического ландшафтоведения; при этом растительный покровы рассматривается, как отражение и как фактор геоморфологии страны (сравн., наприм[ер]., работы *И.М. Крашенинникова, В.А. Дубянского, Т.И. Попова*).

5) Предметом филогении растительного покрова является исследование его развития в смене геологических эпох. Оно шло об руку с развитием родословного дерева растений (так, появление сосудистых приспособленных к суше растений было одновременно и зарождением определенных сухопутных ценозов).

Геоботаника в общем, широком смысле (Гризенбах) обнимает всю совокупность дисциплин о поместном распределении растений (синэкология, фитоценология, современная и палеохорология ценозов и систематических единиц)...

⁵ Термин «энтопические условия» употребляет Клинген (1914), но в смысле всеобъемлющей совокупности всех и всяких внешних условий.

II. Законы ценобиоза

...

Х. *Экологизм растительного покрова.* Для того чтобы судить об экологической обусловленности растительного покрова (о покрове, как о функции современного местообитания), следует сперва исключить влияние вышерассмотренных моментов: 1) изучаемые ценозы должны занимать территории не меньше их площадей развертывания (выявления); так хотя бы по их массовым элементам. Они должны быть: 2) практически полночленны; 3) не различаться существенно по своему историческому прошлому и 4) по культурному состоянию (выпас, засорение); 5) не показывать признаков нарушенности. Большинство природных ценозов более или менее заметно нарушены. Но не следует преувеличивать влияние этого обстоятельства: по крайней мере травяные ценозы настолько подвижны и пластичны, что быстро достигают *практического* равновесия, т.е. приблизительного количественного равновесия *основных массовых* видов (примеры и об исключениях – ниже). Подбор второстепенных, вкрапленных элементов может еще многие десятки лет свидетельствовать о прошлом нарушении (степные залежи)⁶. Далее будет показано, что растительность (травяная) – явление текучее. Она отражает не только постоянные условия территории, но и их изменчивый ход в смене лет. Для исключения влияния этих смен следует или вводить эмпирические поправки на аномалии отдельных лет, или сравнительно изучать лишь описания, относящиеся к одному году (последнее гораздо вернее).

Если все перечисленные условия соблюдены, то исследователь, видя территориальные различия растительного покрова, вправе приписывать их различиям в условиях местообитания. Многие ли исследователи, работая, имеют в виду все рассмотренные коррективы (площадь развертывания или выявления, нарушения, аномалии года, полночленность, общность прошлого, культурное состояние)?^D

XI. Обратимся к рассмотрению форм соответствия растительности местным условиям обитания. Они сводятся к ниже излагаемым общим правилам, которые могут быть соединены в следующем определении: растительный покров представляет собою многими факторами обусловленную текучую непрерывность, сложно отзывающуюся на смену условий в пространстве и во времени. В этих сменах обнаруживается экологическое и биологическое своеобразие видов, слагающих растительность

⁶ Всего быстрее устанавливаются ценозы крайних, суровых местообитаний, населенных немногими растениями-специалистами (например – солончаки).

(их различное отношение к среде, друг к другу, их подвижность или косность). Роль каждого растения в ценозе своеобразна.

а) *Правило количественности.* Обширный опыт сравнительного изучения растительности, а также вышеприведенные расчеты точности учета и ниже излагаемые наблюдения над сменами растительности убедительно свидетельствуют о том, что *обилия растений в установившемся, равновесном ценозе строго закономерны* (имея, конечно, в виду условия, изложенные в IX). Это относится и к особо подвижным у нас луговым ценозам (вопреки мнению В.Н. Хитрово, 1915). Для характеристики местообитания количественные отношения массовых растений большею частью гораздо показательнее, чем присутствие или отсутствие единично вкрапленных видов, часто так сильно удлиняющих список ценоза. Нередко, безусловно различные местообитания, хозяйственно далеко неравноценные, имеют почти тождественный видовой список (при различных количественных отношениях)⁷.

б) *Правило непрерывности растительного покрова.* Стремясь к объективности, фотографической верности природе наших описаний растительности, мы выработали приемы *раздельной записи*: растительный покров не разбивается нами на отдельные условно, «на глаз» принятые однородными пробные площадки, но прослеживается распределение по территории или полосе учета *каждого растительного вида в отдельности*, независимо от других видов. При этом мы стараемся передать все неслучайные (т.е. превышающие площадь выявления) особенности в распределении каждого вида, – скачковое или плавное, быстрое или медленное падение его концентрации вдоль полосы учета и т.п. . .

Приведенные сейчас для примера и многочисленные другие наблюдения, собранные различными методами, приводят к полному убеждению, что растительность – в основе явление непрерывное. Этот вывод совпадает с мнением, до последнего времени господствовавшим в синэкологической литературе^E. Обычно устанавливаемые исследователями границы единиц растительности отражают не действительные природные отношения, а главным образом условные приемы исследования, отсутствие действительно количественных определений и недостаточность, отрывочность материала описаний. Утверждаемая в настоящее время упсальскими исследователями прерывистость растительного покрова, во-первых, только относительна, т.к. имеется переходная полоса, хотя бы и узкая, во-вторых, не сличена с ходом внешних условий, может быть, сменяющихся тоже с некоторым скачком (Du-Rietz, 1921). В лучшем случае прерывистость явля-

⁷ Сделанным замечанием я не хочу умалять значения полноты видového списка: она всегда очень желательна, т.к. и среди единичных растений могут найтись очень характерные для ценоза («верные» ему по терминологии Брауна).

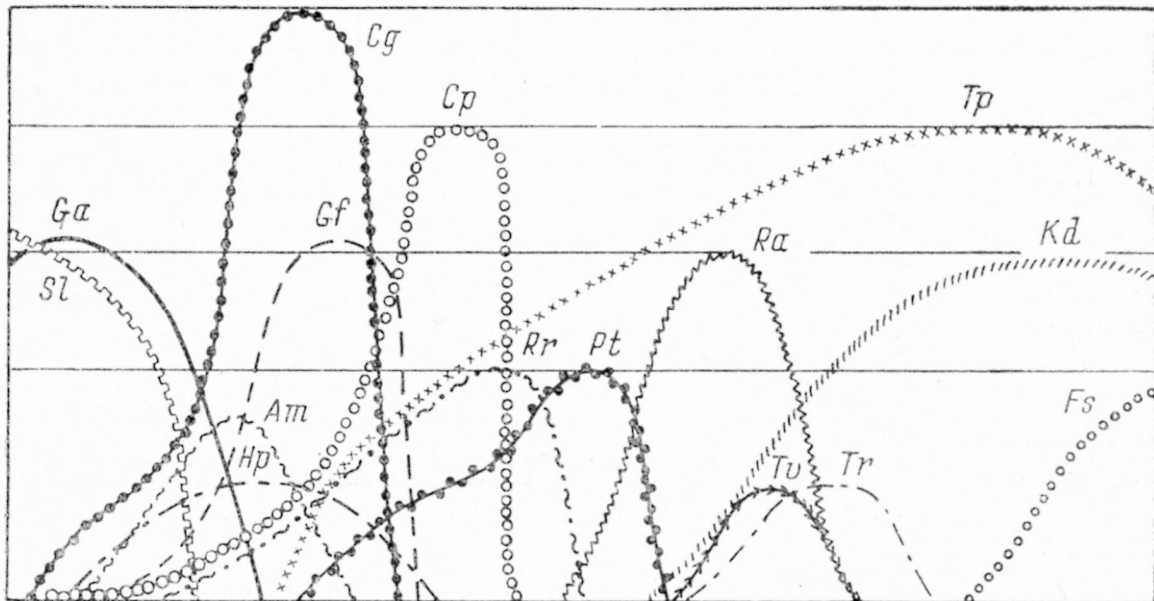
ется частным фактом, требующим специального разъяснения, но не могущим опровергнуть обширный опыт большинства исследователей, в том числе и наши наблюдения и количественные учеты. В некоторых случаях скачковый характер смен обусловлен влиянием культуры, в других – специфическим воздействием определенных массовых растений на режимы населенных ими территорий (ель, торфяной мох).

в) *Правило экологической индивидуальности растительных видов.* Рассмотрение^F табл. II и фиг. I убеждает, что каждое растение по-своему своеобразно распределено по условиям среды, входя в ряд определенных группировок с другими видами. Нет двух кривых обилия, которые бы совпадали или были вполне параллельны друг другу: все кривые сложно пересекаются, на различных уровнях ориентируя свою вершину (уровень наибольшего обилия) и имея форму симметричную или неравнобокую, растянутую или сжатую с боков (стенотопные виды) и т.д. Видовая специфичность распределения несомненно является отражением факта *физиологического своеобразия* каждого вида организмов. Нет сомнения, что реакция каждого организма на внешние условия своеобразна; было бы непонятной странностью, если бы, вопреки этому, растения в природе маршировали в ногу. Экологическая индивидуальность растений отчетливо обнаруживается, если отобрать и систематически сгруппировать списки, в которых изучаемое растение участвует как массовый элемент: нет двух растений тождественного распределения по спискам. Также ясно сказывается экологическая индивидуальность растений в сменах травостоя из года год (см. ниже).

Правило экологической индивидуальности несколько не противоречит факту существования закономерных внутренне связанных группировок (ценозов), но оно дает существенное дополнение и разъяснение, позволяя предвидеть действительно наблюдаемое в природе безграничное разнообразие количественных сочетаний растительности (см. хотя бы фиг. I и табл. II). Признав факт экологической индивидуальности, мы приходим к более глубокому и содержательному анализу предмета: если каждое растение по-своему относится к внешним условиям, то и обратно, каждый член ценоза своим присутствием и обилием вносит новый, оригинальный штрих в характеристику местообитания. Целесообразно примененное правило экологической индивидуальности дает возможность такого содержательного и всестороннего суждения по составу ценоза о местных условиях, какое иначе вряд ли было бы достигнуто.

г) *Правило многомерности растительного покрова.* Выбрав на широком плоском заливном лугу возможно равнинную территорию, изучаем ее травостой, детально прослеживая распределение по ее лику отдельных видов растений. Если работа сосредоточена на полосе-профиле (шириною до 20-30 метров), то получается ботанический профиль раздельной записи. Распределение растений вдоль него нагляднее всего можно выразить кри-

выми обилия (подобно фиг. I). На табл. III^G представлен отрезок детально записанного ботанического профиля. Запись ведена отдельно, т.е. в отдельности прослеживалось распределение вдоль профиля каждого б[олее] или м[енее] обильного растения. Приведенные на таблице числа обилий грубо приблизительны, но все же они дают качественно правильную картину колебаний обилия вдоль хода профиля. Несмотря на чрезвычайную ровность местности и однообразие выстилающего ее илистого наноса, профиль обнаруживает непрерывные и разнообразные колебания состава травостоя. Из приведенных тридцати количественных группировок нет двух тождественных. Каждое растение по-своему оригинально распределено по профилю. Группировки не случайны, их территория большею частью крупнее 100 кв. метров (площади выявления)⁸.

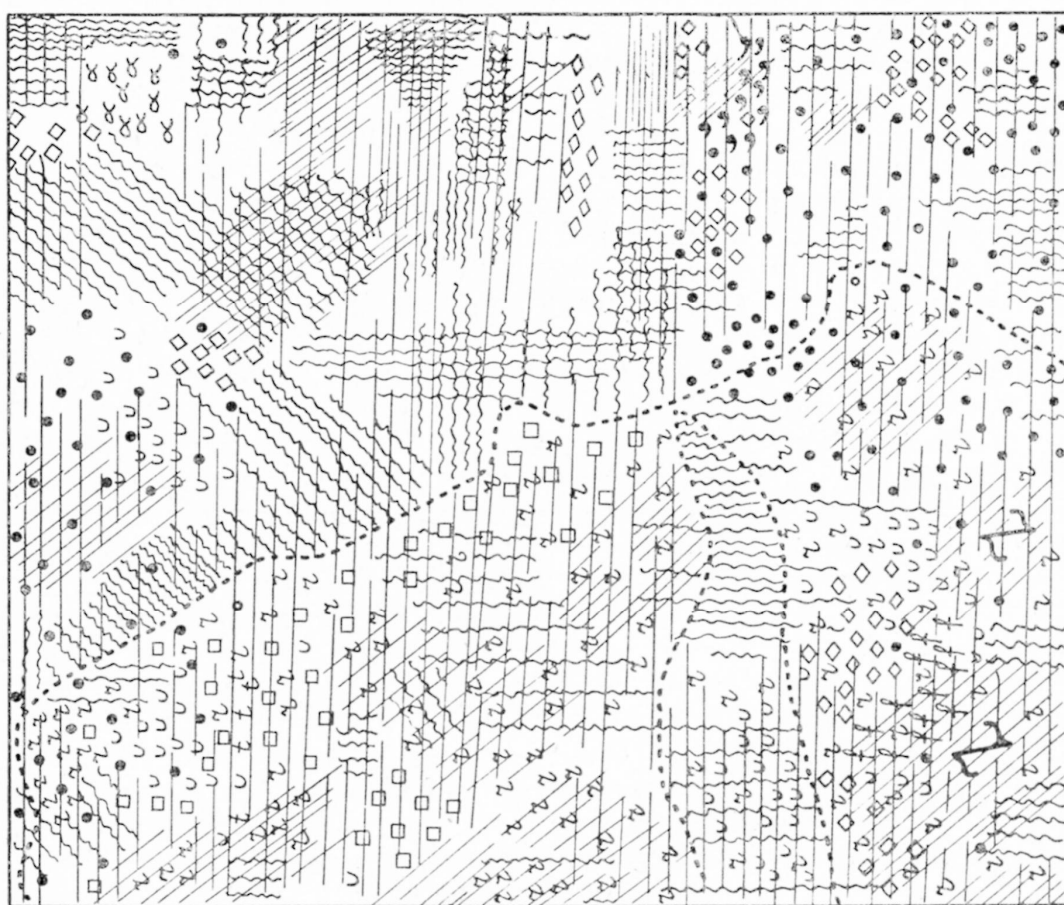


Фиг. I.

Fs – *Festuca sulcata*; *Kd* – *Koeleria delavignei*; *Tr* – *Trifolium pratense*;
Tr – *Trifolium repens*; *Tv* – *Taraxacum vulgare*; *Ra* – *Ranunculus acer*;
Pt – *Poa trivialis*; *Rr* – *Ranunculus repens*; *Cp* – *Caltha palustris*;
Gf – *Glyceria fluitans*; *Cg* – *Carex gracilis*; *Hp* – *Heleocharis palustris*;
Am – *Alisma michaletii*; *Ga* – *Glyceria aquatica*; *Sl* – *Scirpus lacustris*.

⁸ На таблице III приведены лишь некоторые наиболее массовые виды (всего 13 видов. – Г.Р.).

На фигуре II представлен участок одной из произведенных нами съемок растительности (заливной луг близ г. Павловска). Различные значки и штриховки обозначают пятна более обильного произрастания отдельных видов растений (почти исключительно видов массовых, с малою площадью выявления). Мы видим, как сложно и разнообразно частично налегают друг на друга эти пятна. Чем дальше углубляется изучение, чем более обостряется взгляд наблюдателя, тем более разлагается однородный, на первый взгляд травяной покров на разнообразные количественные *варианты*: часть их занимает участки значительные, больше площади выявления, другие варианты сливаются с эпизодически обусловленными пятнами.



Фиг. II.

Что вызывает расчленение травяного ковра на калейдоскоп вариантов? Может быть, это «элементарные ассоциации», могущие безразлично замещать друг друга на совершенно однородной территории? Но правило экологической индивидуальности плохо мирится с таким предположением. Гораздо проще и вероятнее допустить, что вариации покрова являются от-

ражением местных незначительных колебаний условий в различных направлениях. Приняв во внимание правило экологической индивидуальности, мы видим, что даже линейная смена условий (в одном направлении) – развертывает вереницу тонких нюансов травостоя (фиг. I). Если же допустить *многофакторную* обусловленность растительности, то наличность безграничного разнообразия растительных группировок станет вполне объяснимой. Действительно, наблюдения показывают, что растительность способна реагировать на малейшие изменения условий обитания: по нашим наблюдениям, на заливных лугах достаточно разности уровня в 10 сантим., чтобы вызвать значительную смену травяного покрова (таково же влияние ничтожных западинок в степи и т.д.). Но могут влиять и другие моменты, менее наглядные: различия в аллювиальной деятельности полых вод, дренирующие песчаные прослои в почве (Шенников, 1913), не связанные с современным рельефом изменения химизма почвы и т.д. На равнинном лугу близ Павловска нами было в одном месте отмечено большое пятно травостоя (метров около 50-80 в поперечнике), выделяющееся изобилием *Juncus gerardi* и некоторых других галофитов. Нивелировка не дала никаких различий, местность вне пятна и внутри его имеет строго один уровень. Но почвенный разрез и анализ почвы обнаружили в пятне скопления гипса и др. солей: растительность реагировала на невидимое извне уклонение в химизме почвы. Экологическая обусловленность ряда других вариантов травостоя, изученных нами на поемных лугах Павловска, становится вероятной по наблюдениям над сменой их покрова из года в год: соседние варианты изменяют свой состав несогласно, но эти различия, видимо, закономерны и экологичны, т.е. *экологически понятны* (см. ниже).

XII. Правила непрерывности, экологической индивидуальности и многомерности растительного покрова обнаруживаются не только детальными наблюдениями природных более или менее комплексных территорий; они в полной мере оправдываются при сопоставлении описаний разнообразных ценозов, населяющих более или менее обширную провинцию (например, при сводке материалов исследования лугов Воронежской губ.). При этом, если только материал достаточно обширен и полон (многие тысячи наших луговых списков оставляют еще существенные пробелы), с очевидностью выявляются: 1) бесконечное разнообразие слабо и резко различных растительных группировок. Каждый детально и количественно проработанный список обнаруживает неповторяемую индивидуальность, и все списки могут быть сгруппированы в плавные и разнообразные экологические ряды, связывающие их в единую сложную систему. Растительные ценозы легко и без натяжек укладываются в классификационные рубрики (ассоциации, формации и т.д.) только до тех пор, пока материал их описаний отрывочен, незначителен (десятки, может быть, сотни списков). При исчерпывающе большом наблюдательном материале условность обычной системы полочек (якобы «естественных единиц») становится совершенно

очевидной. Из нашего опыта я вспоминаю, как первые годы лугового исследования (1912-15) перед нами контрастно рисовались типы верхотравно-злакового луга (*Bromus inermis*, *Agropyron repens*, *Alopecurus pratensis*, *Beckmannia eruciformis*, *Nasturtium austriacum*, *Jnula britannica* и др.) и разнотравного (*Poa pratensis*, *Poa palustris*, *Koeleria Delavignei*, *Trifolium pratense*, *Lotus corniculatus* и др.). Я добросовестно и успешно классифицировал типы, формации и ассоциации лугов; увы, впоследствии все перемешалось и размещение ценозов по рубрикам пришлось бросить, как совершенно пустое занятие. 2) *Объем сочетаемости* каждого вида растений с другими велик и неповторимо своеобразен. Систематизируя материал списков, убеждаемся, что каждому виду свойственна своя определенная группа ценозов, в которой этот вид достигает наибольшего обилия и наиболее устойчив в смене лет (о чем ниже). От этого *коноптима* (оптима в условиях ценобиоза) протягиваются, при соответственной группировке списков, лучи в сторону все большего увлажнения, сухости, засоренности и т.д. По этим лучам обилие данного растения плавно сокращается до нуля при непрерывной смене его соседей (состав ценоза), отвечающей смене условий вдоль луча схемы. Очевидно, что такие составленные из списков лучевые ценограммы в своей совокупности дают и распределение отдельных растений по ценозам и обзор ценозов...

XIV. Переходим к вопросу об устойчивости ценозов, иначе о пределах и характере их колебаний в зависимости от климатических аномалий отдельных лет. Исследователи, описывая и безоговорочно сопоставляя и группируя списки ценозов, в том числе и луговых, записанные в разные годы, относятся к ним, как если бы это были диагнозы раз навсегда в одну форму отлитых тел природы, на подобие кристаллов. Между тем, устойчивость ценозов еще подлежит доказательству. При сколько-нибудь глубоком анализе растительности (преимущественно травянистой) необходимо учитывать ее разногодичные колебания. Это даст возможность выделить особенности ценозов, представляющие их основную характеристику, отличив их от изменчивых признаков текущего состояния ценоза...

XVI. Здесь не место входить в обстоятельный разбор наших данных (а беглый разбор невозможен). Привожу лишь некоторые выводы общего характера, иллюстрируя их небольшими извлечениями из материалов учета...

а) На таблице I⁹ приведены обилия растений на одних и тех же 16-ти учетных парцеллах (по 4 м²) в 1917 г. и в 1918 г. Видно, что видимое (наземное) обилие одних растений на второй год сильно увеличилось, дру-

⁹ См. сноску F в «Комментарии составителя».

гих – убыло. Но также видно, что неравномерно прошел этот сдвиг обилий по отдельным парцеллам учета. Даже знак смены (прибыль-убыль) в некоторых квадратах нарушается, хотя и не часто. Изменчивость смены по ряду площадок доказывает, что и здесь играет роль случайная местная конъюнктура условий, и здесь необходимо считаться с *площадью выявления* (в данном случае – *количественного выявления смены*)... Количественная закономерность разногодных смен травяного покрова не подлежит сомнению...

б) Значительная смена количественных отношений растений – членов ценоза констатирована нами во всех подвергнутых учету типах травянистой растительности... Смены травостоя степей, лугов и болот решительно опровергают представление о расчленении их на неподвижные единицы (ассоциации, сообщества). Нет застывших группировок, все течет, не считаясь ни с какими условными границами. Устойчивы не группировки, а только *законы сочетаемости* растений, они и подлежат изучению (одно проявление законов сочетаемости – правило количественных отношений и связанной с ними количественной закономерности смен мы уже рассмотрели)...

в) В противоположность непрерывно и глубоко сменяющимся количественным отношениям, видовой состав отдельных ценозов относительно устойчив. Ценозы как бы охраняют себя от внедрения чуждых элементов. Из года в год одни и те же виды населяют каждую территорию, и только в годы резких потрясений (см. ниже) появляются новоселы, преимущественно пионерного, подвижного типа. Но и эти новоселы не являются случайным пестрым сбродом: они вполне отвечают сложившейся обстановке, появление большинства их можно было бы предсказать заранее (новоселы вымокания, усыхания и т.д.). Действительно, случайные элементы в наших ценозах почти отсутствуют. «*Accidentelle Arten*» du Rietz и других западных авторов на деле далеко не случайны!

г) На таблице VI приведен для примера ход колебаний травостоя одной учетной площади в течение всех десяти лет^H. Мы видим, что каждый год по-новому перестраивает количественные отношения ценобионтов. Нет двух лет за весь период, в которые состав растительности был бы одинаков. При этом характерно. Что в смене лет каждое растение ведет себя по-своему, выявляя свою *экологическую индивидуальность* (ср. § XI в)... При чрезвычайной сложности, многомерности и неповторимости аномалий травостоя вычисление для него среднего состава за какой-либо период времени (как-то делается для учета метеорологических аномалий) – не имеет смысла: это будет фикция, лишенная какого-либо нормативного значения. Следует не вычислять величины отклонений от воображаемой

нормы, но сравнивать реальные смены соседних лет и стараться проникнуть в их закономерность¹⁰.

д) Прослеженные нами смены травостоя несомненно являются отражением смены условий обитания вследствие метеорологических аномалий отдельных лет...

Итак, на идеально простом примере кочкового болота мы убедились в следующем:

1. Смены травостоя экологически понятны и закономерны. Вымокание приводит к гибели сухолюбов и господству влаголюбивых болотных трав и наоборот (относительный ксерофитизм *Calamagrostis* был первоначально установлен совершенно независимо от смен наблюдениями над его топографическим распределением).

2. Отдельные виды растений различно реагируют на смену условий. На кочковом болоте нам встретились представители двух категорий: конкурентно мощные *становые растения*, осока и вейник, с боя овладевшие территорией и не сразу ее уступающие. Изменением обилия они экологически понятно реагируют непосредственно на смену жизненной среды, но не сразу, а с известной инерцией (вегетативная косность), у различных видов различной. Один год, хотя бы очень для них неблагоприятный, погубить их не может (вейник, 1915), нужны, по крайней мере, два года однозначной аномалии условий. В определении их обилия сказываются в разной мере как текущие условия года наблюдения, так и подготовка, какую дали растению прошлый и даже предшествующие ему годы.

Наоборот, аномалии *конкурентно слабого выполняющего* растения, горца (*Polygonum amphibium*) в значительной мере аэкологичны, отражая главным образом колебания в напряжении конкуренции: по нашим прямым наблюдениям, горец очень быстро овладевает каждым освободившимся клочком территории, но также быстро уступает нажиму конкурентно сильных стеновых трав.

3. Но и в группе стеновых растений наблюдается дифференцировка: кочковая осока переживает неблагоприятные условия десятки лет с упорством, недоступным вейнику. Она является представителем вегетативно косных и неподвижных *сидней*, с трудом, медленно, но очень прочно овладевающих территорией. За 10 лет наблюдений, несмотря на наступившее господство «кочково-осоковых» условий, мы не наблюдали развития новых кочек. Наоборот, отмерли некоторые старые приземистые кочки, подавленные пышным развитием соседних, более высоких. Очевидно, зарождение новой кочки (даже на свободной территории, какую оказалась

¹⁰ Для сравнения разногодных списков растительности лугов мы пытаемся приводить их к одному году, условно принятому за нормальный. Для этого используются наши учеты смен лугового травостоя.

часть учетной площади) – дело нелегкое. Выполняющие растения вербуются из малолетников, но также из корневищных (*Polygonum amphibium*) и корнеотпрысковых. Морфологические категории не вполне отвечают ценобиотическим. Думаю, что наше деление, эмпирически устанавливаемое на основании поведения растений в смене лет, глубже выявляет ценобиотические отношения, чем по существу морфологические «фито-социальные классы» Г.Н. Высоцкого¹...

XIX. Все наши учеты смен убеждают в том, что травяная растительность сложно, как гетерогенная система реагирует на аномалии условий. При этом каждое растение выполняет свою особую роль: одни виды расчитаны, так сказать, на годы вымокания, другие – на годы засухи, третьи – на благоприятные умеренные годы (*Poa trivialis*, например), четвертые – на смежные годы резко контрастного увлажнения (влажные после засухи – *Agropyrum repens*). Одни виды, становые, образуют устойчивый скелет ценозов, другие заполняют освобождающиеся промежутки. Различные виды проявляют в сменах свою неповторяемую экологическую индивидуальность и самую различную степень косности, либо подвижности (вегетативной и семенной – налетные малолетники).

Словом, растительный покров, – это сложная система подвижных, текучих равновесий и смен и, как таковая, требует соответственного метода исследования и интерпретации.

XX. Изложению методов исследования посвящен очерк IV. Сейчас наметим лишь в общих чертах отдаленную цель и путь синэкологического исследования.

Поучимся у других более зрелых дисциплин, уже давно с успехом изучающих подвижные равновесия. Таковы физика и физическая химия. Напомню о равновесиях жидкости и пара, о всевозможных однофазных и гетерогенных химических равновесиях. Подобно растительному покрову и эти системы текучи, многофакторны, и их равновесие определяется балансом прихода и расхода (например, равенством числа частиц, переходящих в единицу времени из жидкой фазы в газообразную и обратно). Исследование физико-химических разностей сводится к следующему: 1) установление и экспериментальная изоляция факторов, непосредственно и точно определяющих равновесие (температура, давление, исходный состав системы). 2) Анализ равновесий, отвечающих различным значениям означенных факторов; определение состава равновесий, т.е. концентраций, образующих их компонентов, исследование физических и химических свойств изучаемых систем (плотность, лучепреломление, запас энергии и т.д.). 3) Группировка равновесий в экологические ряды по возрастанию-убыванию определяющих факторов (t^0 , $p...$) и построение координатных диаграмм распределения в этих рядах концентраций компонентов и прочих особенностей систем (одномерные кривые и двухмерные-изоплеты).

- 4) Математический анализ полученных кривых с заменой их формулами.
 5) Приведение этих формул к общим законам физики и химии (б[ольшей] ч[астью] с построением соответствующих гипотез).

Аналогичными путями должна идти и работа синэколога: 1) выделение факторов, прямо и косвенно определяющих равновесия растительности (см. очерк III). 2) Анализ состава и прочих особенностей равновесных ценозов, отвечающих различным местообитаниям. 3) Их группировка в экологические ряды с построением кривых обилия (концентраций) растительных видов в этих рядах, по координатам условий. 4 и 5). Впоследствии (в б[олее] или м[енее] отдаленном будущем) математический анализ координатных схем и их приведение к законам физики, химии и физиологии. 6) Подобно физику, и синэколог должен изучать динамику ценобиоза и установления равновесий (нарушенные и эволюционирующие ценозы и т.д.).

Как и физико-химик, синэколог или биоценолог должен не расчленять своего объекта (растительность) на иерархию условных единиц (формации, ассоциации, субассоциации и т.д.), но соединять, спаивать все разрозненные анализы ценозов в единую координатную схему (сравни, Л. Раменский, 1910). Работа в этом направлении не игнорирует возможных случаев скачков в сменах растительного покрова, подобных точкам инверсии физико-химических систем (вода – лед – пар, два гидрата глауберовой соли в одном растворе и т.п.). Координатный метод универсален и в нем одинаково полно отразятся и непрерывность, и возможные (но мне лично неизвестные) скачки, переломы экологических рядов.

XXI. При всем формальном сходстве, равновесия растительности глубоко отличаются от химических: 1) их природа, их механизм и обусловленность несравненно сложнее. 2) Факторы перепутаны, неразделимы и мало доступны (а частью и недоступны) количественному учету и экспериментальному воздействию. Приходится прибегать преимущественно к наблюдениям в природе; но природные или эмпирические экологические ряды по своей натуре всегда многомерны, определяясь сменой сложной совокупности факторов (см. очерк III). 3) Методика количественных учетов растительности (определения концентрации компонентов равновесия) еще очень поверхностна и несовершенна (см. очерк IV). 4) Построение синэкологических кривых (распределения растений-ценобионтов по рядам местообитаний) крайне затруднено повсеместной нарушенностью ценозов влиянием культуры, аномалиями погоды и т.д. 5) Содержательный математический анализ в применении к сложным явлениям ценобиоза в настоящее время вряд ли возможен (сравни попытки А.П. Ильинского [1921] и А.А. Еленкина [1923]).

XXII. Трудности, стоящие на пути синэколога, заставляют, соответственно, приспособить методику исследования и идти к намеченным нами

координатным схемам и их анализу постепенно, рядом приближений. Глубину, ясность и определенность обстановки физического эксперимента приходится заменять сравнительной обработкой экстенсивного, поверхностного, но зато широко собранного материала массовых наблюдений. Для первой ориентировки выделяется комплекс резко контрастных ценозов; они подвергаются сравнению и используются как опорные точки или грубые этапы для дальнейшей работы. Промежутки между ними выполняются затем наблюденными в природе и взаимно увязанными экологическими рядами. За невозможностью действительно количественного анализа условий обитания широко используется метод условных шкал^К (порядковых суждений «больше – меньше» без количественного учета ступеней) и балловой оценки (сравни установленные лесоведами шкалы светолюбия древесных пород и др. подбн.). Подробнее и на конкретном примере – в следующем очерке^Л.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Еленкин А.А. О символическом выражении жизненного угла при подвижном равновесии двух симбионтов // Итоги 25-летн. деят. Инст. Спор. Раст. Гл. Бот. Сада, 1923.
- Ильинский А.П. Опыт формулировки подвижного равновесия в сообществах растений // Изв. Гл. Бот. Сада, 1921, т. XX.
- Клингген И.Н. Костер безостый. Изд. 2-е. – СПб.: Г.У.З., 1914.
- Раменский Л.Г. О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII съезда естествоиспытателей и врачей. – М.: 1910, т. 4, с. 389-390.
- Хитрово В.Н. К вопросу о классификации естественных лугов // Мат. по организации и культуре кормовой площади., 1915, вып. XII.
- Шенников А.П. Аллювиальные луга долины рек С[еверной] Двины и Сухоны в пределах Вологодской губернии // Материалы по организации и культуре кормовой площади, 1913, вып. VI.
- Du-Rietz E. Zur methodologischen Grundlagen der modernen Pflanzensoziologie. – Upsala: Ak. Abh., 1921.

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^А Данный "Дневник..." представляет собой то, что мы сейчас называем «хроникой» – в нем дан не оригинальный текст, а изложение доклада (тезисы).

^В Выделение автором в своих тезисах этих ключевых представлений свидетельствует о том, что Л.Г. Раменский не случайно, а вполне сознательно предложил новую точку зрения на характер изменения растительности. «Это был совсем новый аспект трактовки растительности, который вызвал, естественно, много возражений. XII съезд 1910 г. – место рождения нового направления в геоботанике (добавим, и в экологии. – Г.Р.), учения о непрерывности растительного покрова и первой дискуссии по этой важной теме» (Трасс, 1976, с. 56). В том же 1910 г. американский эколог Г. Глизон (Gleason, 1910; цит. по: Трасс, 1976; см. далее) предлагает «индивидуалистическую концепцию» структуры растительного покрова, в которой повторяет положения Раменского об экологической индивидуальности видов растений и непрерывности растительного покрова. Как и представления Раменского, идеи Глизона не встречают понимания и подвергаются резкой критике (Nichols, 1929; цит. по: Работнов, 1995). Сегодня принципы Раменского и Глизона объединены в рамках концепции континуума экосистем.

^С Этот классический труд Л.Г. Раменского был монографически переиздан (Раменский, 1971) и, хотя прошло более 30 лет, все-таки достаточно доступен; поэтому здесь мы ограничились приведением ряда отрывков и цитат, имеющих прямое отношение к экологии.

^Д Этот риторический вопрос Л.Г. Раменского не потерял своей актуальности...

^Е Здесь Л.Г. Раменский явно перестраховывается: именно он «...впервые высказал мысль об экологической индивидуальности видов растений и непрерывности растительного покрова... Сформулированные им положения были для того времени настолько новы и необычны, что выступавшие по его докладу В.В. Алехин, А.Н. Криштофович и В.Н. Талиев отозвались о них отрицательно, а В.Н. Сукачев в рассмотренной выше книге ("Растительные сообщества (введение в фитоценологию)", 1928. – Г.Р.) только упомянул о них» (Работнов, 1995, с. 64).

^F *Имеются в виду таблица «Учет полосы вниз по склону, – с песчаной разбитой волнами половодья гривы к сырому лугу. Полоса разбита на ряд подвергнутых учету смежных квадратов 5-метрового поперечника, идущих вниз по уклону в порядке нумерации. Числа обозначают проективное покрытие в % от площади квадрата (25 м²); обилия меньше ½% обозначены буквами, р = мало, s = единично» и рисунок, представляющий полученный методом раздельной записи анализ конкретного случая смены растительности вверх по луговому склону (записано в пойме р. Оскола в 1914 г.).*

^G *Имеется в виду таблица «Отрезок детально раздельно записанного ботанического профиля № 2 на лугу близ г. Павловска, 1915. Приведены главнейшие растения 31 смежных участков, расположенных по профилю в порядке нумерации. Длины участков колеблются около 8-25 метров, ширина приблизительно 15-20 метров».*

^H *«Табл. VI. Павловск, учетная площадь № 15», 1914-23 гг.*

^I *В пунктах 2 и 3 фактически впервые излагаются развитые Л.Г. Раменским (1938) впоследствии представления об эколого-ценотических типах стратегий растений: виоленты (силовики), пациенты (выносливцы) и эксплеренты (выполняющие).*

^J *Думается, что правильнее говорить о приведении этих схем, в первую очередь, к общеэкологическим законам.*

^K *Здесь Л.Г. Раменский впервые указывает на необходимость разработки экологических шкал; эти предложения через 30 лет нашли свое воплощение в коллективной монографии (Раменский и др., 1956).*

^L *Другие запланированные очерки не вышли, но теоретические представления все же были обобщены (Раменский, 1938).*

Работнов Т.А. История фитоценологии. – М.: Аргус, 1995. – 158 с.

Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.

Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. – Л.: Наука, 1976. – 252 с.

Г. Глизон¹

**ИНДИВИДУАЛИСТИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ
РАСТИТЕЛЬНОЙ АССОЦИАЦИИ**

¹ Gleason H.A. The individualistic concept of the plant association // Bull. of the Torrey Bot. Club. – 1926. – V. 53. – № 1. – P. 7-26. (Пер. с англ. А.Г. Розенберг и Г.С. Розенберга.)



Генри Аллан Глизон (Henry Allan Gleason; 1882-1975) — американский фитоценолог и эколог. После окончания в 1901 г. Иллинойского университета, преподает в нем и в Мичиганском университете, а с 1919 г. Глизон работает в Нью-Йоркском ботаническом саду, где в основном занимается исследованиями в области классической ботаники — флористика и систематика растений Южной Америки. Важнейшим вкладом Глизона в фитоценологию и экологию явилась предложенная им в 1910 г. (независимо от Л.Г. Раменского, приоритет которого в этом вопросе общепризнан) *индивидуалистическая гипотеза*. Нью-Йоркским ботаническим садом в настоящее время учреждена ежегодная премия им. Г. Глизона за выдающиеся работы в области фитоценологии.

Непрерывная работа европейских и, в меньшей степени, американских экологов в обсуждении фундаментальных основ природы, структуры и классификации растительных сообществ и их очевидная хроническая неспособность прийти к общему соглашению по этим вопросам подтвердили тот [факт], что еще не было сказано последнего слова касательно этого предмета. Действительно, готовность, с которой одни обнаруживают недостатки в предложениях других, и широкий диапазон мнений, умело представляемый внимательным экспертам, вызывают подозрение в том, что, вероятно, многие из них отчасти ошибаются в своих концепциях или рассматривают проблемы под неправильным углом.

Я не собираюсь цитировать огромное количество новейшей литературы по данному предмету, так как она хорошо известна всем работающим экологам. Так же нет необходимости и в том, чтобы выделять отдельные статьи для написания специальных критически отзывов или указывать на то, что может быть нами воспринято в качестве ошибок в методологии или выводах.

Как доказал в своей рукописи доктор Купер [W.S. Cooper], которую он разрешил мне прочитать и которая вряд ли выйдет в свет раньше^A этой [статьи], стремление человека заключается в формулировании и классификации своих знаний; разложить все по полочкам – если можно заимствовать метафору доктора Купера. Так как накопление знаний продолжается, то со временем мы обнаружим данные, которые не будут подходить ни для одной изготовленной «полочки». Это должно служить сигналом о том, что, вероятно, наша первоначальная систематизация знаний по полочкам была неполной и подводит нас к тщательному пересмотру накопленной информации. В этом случае мы могли бы прийти к выводу, что было бы лучше уничтожить всю нашу систему классификации и систематизации и начать изготовление новой с надеждой на лучший результат.

Разве нельзя допустить, что сегодня синэкология страдает от подобного рода проблем? Разве невозможно [предположить], что раз наука о растительных сообществах продвинулась от своего первоначального и простого до настоящего высокоорганизованного и сложного состояния, то мы попытались привести в порядок все наши данные в соответствии со старыми идеями и в результате получили путаницу конфликтующих идей и теорий?

Никто даже на секунду не может усомниться в том, что существует прочный фундамент из фактов, на котором можно построить науку о синэкологии или, по крайней мере, она заслуживает такого построения. Обязанность ботаников – объяснять различные явления растительной жизни доступным языком; существуют несколько явлений, более очевидных, чем

просто пространственные соотношения [между видами]. Растительные сообщества существуют; мы можем гулять по ним, можем измерять их протяженность, описывать их структуру, используя терминологию видов, входящих в их состав, мы можем соотносить их с окружающей их средой, зачастую мы можем узнать историю их прошлого и сделать прогнозы относительно будущего. Мы можем проследить основной ход этих особенностей синэкологии более чем за целое столетие.

Предоставлять понятные и точные описания этих растительных сообществ так, чтобы по ним можно было понять природу растительного мира, – было и до сих пор является обязанностью экологов, изучающих растения. Делается ли основной акцент в подобных описаниях на выделение ассоциаций, на список составляющих их видов, на более широкие сукцессионные связи, на валовое [gross] отношение к окружающей среде, или же дается более подробное описание с использованием метода квадратов, статистического анализа² или точных оценок окружающей среды, – все это, тем не менее, способствует нашему пониманию в деталях растительности в целом.

Естественно, что мы должны были бы стремиться отступить от разнообразных выводов, полученных путем непосредственных наблюдений и экспериментов, и попытаться сформулировать другие, более общие выводы. Итак, мы изобретаем специальные термины и методы для обозначения разницы между ассоциациями и разнообразием растительной жизни в пределах одного сообщества. Мы делаем выводы и пытаемся сформулировать правила для других в отношении путей и способов, определяющих одиночные ассоциации по характерным видам, по статистическим критериям, по отношению к [факторам] окружающей среды, по сукцессионной истории. Мы пытаемся классифицировать ассоциации как отдельные объекты растительности в более широкие группы, вновь основывая наши методы на различных видимых особенностях и, следовательно, приходя к различным результатам. Мы даже проникаем в сферу философии и спекулируем фундаментальной природой ассоциаций, рассматривая их в качестве базисных единиц растительности, называем их организмом и сравниваем разные части одного класса растительности по видам.

² Павийяр [Pavillard] высказывает серьезные сомнения в эффективности статистических методов в ответах на вопросы синэкологии. Его доводы основаны исключительно на европейских условиях и не отвечают, конечно, потребностям Америки; они могут быть должным образом расширены во вне так, что полученное в этом направлении глубокое знание структуры растительности может беспрепятственно привести к более полному пониманию синэкологической структуры, вполне минуя всякие достоинства современных статистических результатов.

Многочисленные умозаключения в синэкологии напрямую зависят от наблюдений или экспериментов и, в подавляющем большинстве случаев, полностью заслуживают доверия. Экологов учат быть аккуратными в своих исследованиях, и то, что кто-нибудь мог намеренно допустить ошибку с целью подтверждения результата, не обеспеченного достаточным количеством фактов, мало вероятно. Но наши различные теории касательно фундаментальных основ природы, определения и классификации растительных сообществ в значительной степени продолжают и за пределами экспериментальных опытов и исследований и единственно представляют абстрактные экстраполяции экологического мышления. Они не основаны на чистой и железной логике и регулярно страдают из-за капризов и ошибок человеческого разума. Генетик может обосновать всю систему эволюции, наблюдая только за одним видом; экологи, конечно, в равной степени одарены воображением и их теории склонны превышать рамки, установленные наблюдениями.

Позвольте на минутку отбросить все наши предвзятые суждения касательно определения, фундаментальной природы, структуры и классификации растительных ассоциаций, и шаг за шагом исследовать некоторые имеющие отношение к данному предмету факты, которые нам уже знакомы. Нет необходимости в приведении ссылок для того, чтобы определить растительные условия, но, тем не менее, отдельные примеры все же будут приведены, с целью сделать наше изложение понятным. Несомненно, другие примеры читатель вспомнит сам, исходя из своего опыта.

Мы все легко допускаем, что существуют такие участки растительности, имеющие соизмеримую площадь, в каждом из которых повсюду наблюдается высокий уровень структурного единообразия, так что две маленькие части одного из них выглядят очень схоже. Подобная область и есть растительная ассоциация, но различные экологи могут не согласиться с некоторыми вопросами, связанными с таким очевидно простым условием. Более тщательное исследование одного из этих участков, в особенности сопровождаемое статистическим методом, покажет, что единообразие очень относительно и что две выборки квадратных [площадок] с абсолютно одинаковой структурой едва ли могут быть найдены. Поэтому участок растительности может быть рассмотрен одним экологом в качестве одной ассоциации, а другим – в качестве мозаики или смеси нескольких, в зависимости от различий объема этого понятия. Некоторые из этих вариаций структуры (если рассматривать ассоциацию в более широком смысле) или меньшие ассоциации (если рассматривать их в более узком смысле) могут коррелировать с различиями в окружающей среде. Например, лишайники на стволах деревьев взаимодействуют с различным окружением, начиная с соседних трав, растущих на богатом органическими веществами слое лесной почвы. Опрокинутое гниющее бревно покрыто травами, отличающимися от почвенной флоры либо [набором] видов, либо относительным чис-

лом особей каждого вида. Мелководная низина в лесу, занятая теми же видами деревьев, что и в окрестностях, может поддерживать несколько видов влаголюбивых трав в нижнем ярусе растительности. В других ситуациях, вариации растительной структуры могут вообще не проявлять связи с окружающей средой, как в случае с повышенной плотностью некоторых видов, которые распространяются при помощи корневищ и, следовательно, начинают доминировать в своей маленькой области. Главное заключается в том, что определенного структурного единообразия³ не существует и что у нас нет безусловного согласия по вопросу о том, какое количество вариаций может считаться допустимым в пределах одной ассоциации.

В наших попытках обозначить границы сообщества, мы располагаем лишь двумя заслуживающими внимания признаками – окружающей средой и растительностью, которые и могут быть использованы в качестве базисных. Вполне разумно и то, что многие экологи предпочитают последнее (растительность) и уже разработали систему, основанную на характерных видах (*character-species*). В северных широтах и частично в замерзающих регионах, где уже была проделана бóльшая часть этой работы, наблюдается огромное многообразие окружающего мира и относительно ограниченное количество видов флоры. Поэтому одна ассоциация представлена незначительным числом видов с большим количеством особей каждого из них и не представляет особого труда выделить из ассоциации набор видов, которые не только абсолютно схожи и обильны, но и строго ограничены [рамками] одной ассоциации. Во многих частях тропиков, где разнообразие окружающей среды сведено к минимуму фактическим окончанием большинства физиографических процессов и продолжительным накоплением эффектов обратного воздействия растений [на среду] и где флора исключительно богата видами, подобная процедура неосуществима и невозможна. Очевидно, что там, где на территории одного единственного гектара могут произрастать сотни видов деревьев, ни один из которых не встречается на соседних территориях, там, где на сотнях квадратов никогда не могут быть обнаружены два одинаковых вида трав, метод характерных видов трудно применим или невозможен.

Ясно и то, что различные участки, обычно занятые одинаковыми ассоциациями, не всегда имеют в точности одинаковую окружающую среду. Роща *Pinus strobus*, растущая на почвах, сформированных выветриванием скальных пород в восточных штатах, на сыпучих песках ледникового происхождения в северном Мичигане и на песчаных склонах северного Иллинойса – все это, несомненно, предмет различий почвенных условий окру-

³ Это, как пишут, часто наблюдается в тех ситуациях, когда структурные вариации в ассоциациях исчезают, если такие таксономические единицы, которые свойственны некоторым растительным формам и их характеру изменения, могут быть рассмотрены как единая экологическая единица.

жающей среды. Ассоциации трав саванны в Иллинойсе и Небраске, несомненно, имеют значительные различия в количестве выпадаемых осадков и имеющейся в доступности воды. Кипарисовое болото в Индиане имеет температурные различия с болотом во Флориде.

Два режима окружающей среды, являющихся идентичными относительно физиографии и климатических условий, могут быть заняты совершенно разными сообществами. Можно полностью скопировать окружающую среду Анд на юге Чили и горной гряды в Орегоне, тем не менее, растительная жизнь для них будет абсолютно различной. Сходные условия окружающей среды могут быть найдены в пустынях Австралии и Аризоны, при этом они будут обладать совершенно разными скоплениями видов. Альпийские высоты, по существу, обладают одинаковыми условиями окружающей среды на одинаковой высоте и широте по всему миру, не считая местных вариаций скальных пород, и так же имеют разную флору. Очевидно, что окружающая среда не может быть использована в качестве средства определения ассоциаций с большим успехом, чем растительность.

На границе ассоциаций происходит их «соприкосновение» друг с другом и между ними существует линия или полоса перехода^B. Во многих случаях, особенно когда происходит резкое изменение [параметров] окружающей среды, эта линия перехода очень узка и вполне определённа, так что иногда для наблюдателя может быть достаточно одного единственного шага, чтобы пересечь линию. В других местах, особенно когда наблюдается постепенный переход, соответственно, существует широкая линия перехода растительности. Примеры последней ситуации с легкостью могут быть обнаружены в засушливой горной местности. Дубовые леса южной береговой области (Coast Range) в Калифорнии во многих местах спускаются вниз по покрытому травой предгорью (широкая зона перехода, в которой деревья постепенно растут реже и на расстоянии друг от друга, до тех пор, пока они окончательно не исчезают). В Юте эти ассоциации могут простираются на мили до сообществ пустынных кустарников, растущих у подножий гор параллельно смеси кустарников и можжевельника до чистых зарослей можжевельника, протянувшихся на большие высоты. Следовательно, не всегда можно с точностью определить географические границы ассоциации, и смесь ассоциаций также встречается.

Такие узкие или широкие зоны перехода обычно населены видами двух сообществ; недостатка в примерах, где некоторые виды поселялись в зонах перехода более свободно, нежели в граничащих сообществах, нет. То же наблюдается и во взаимоотношениях между саванной и лесом, где могут встречаться многие виды подобного типа, вероятно, из-за того, что их оптимальные световые требования лучше удовлетворены в тонкой тени лесных границ, чем под палящим солнцем саванны или плотной тенью леса. Измеренная составляющими видами такая зона перехода почти достигает уровня независимой ассоциации.

Виды растений, которые у экологов обычно ассоциируются с отдельными растительными сообществами, часто могут быть найдены внутри многих других типов растительности. Один валун, расположенный в короткой траве саванны на поверхности у подножия Скалистых гор в Колорадо, может быть отмечен единственным растением горного кустарника *Cercocarpus*. В северном Мичигане разрозненные, любящие влагу растения *Viburnum cassinoides* встречаются в ксерофитных нагорных зарослях березы и осины. Каждый эколог видел эти фрагментарные сообщества или знает примеры спорадического распространения, но обычно оставляет без внимания небольшие исключения из общего правила.

Из года в год в пределах каждой растительной ассоциации происходят изменения в растительной структуре. Это либо исключительно простая сезонная периодическая изменчивость, либо аспекты, вызванные периодичностью в развитии слагающих сообщество видов. Небольшие различия в температуре, количестве выпадаемых осадков или других факторов окружающей среды могут послужить причиной заметного увеличения или уменьшения количества видов, или изменения в их развитии и силе [vigour]. В связи с этим Колвилл (Colville) описывает значительное изменение размера *Amaranthus* в Долине Смерти, достигавших трех метров в высоту в год сильных ливней, но их потомство достигало лишь одного дециметра в высоту в засушливый последующий год.

Протяженность ассоциации повсеместно ограничена. Раньше или позже, каждое растительное сообщество уступает [свое место] другим типам растительности, создавая явление, известное как сукцессия. Длительность существования ассоциации может быть долгой или короткой, равно как и внешние размеры могут быть большими или маленькими. Как иногда бывает трудно, а временами и невозможно, установить пространственные границы ассоциации, так часто невозможно и точно определить во времени начальную и конечную стадию жизнедеятельности сообщества. Только в середине жизни сообщества, географической и исторической, легко распознать четкие черты. К счастью для экологии, сообщества с длительной продолжительностью жизни, как правило, так же велики по размеру. Но еще существуют другие [факторы], главным образом, нижеупомянутые пожары или иные необычные нарушения равновесия исходной растительности, которые существенно ограничивают ее развитие или вообще ведут к исчезновению, что не позволяет ей достигать состояния устойчивого равновесия, и обработка которых затруднена в рамках экологических исследований. Недолговечные сообщества отчасти так же связаны с распределением времени, как и фрагментарные сообщества – с распределением пространства. Если бы наша экологическая терминология не была и так слишком насыщенной, то они могли бы быть названы «эфмерными сообществами».

Теперь, когда рассмотрены все эти черты растительных сообществ, начинает казаться, что мы вступаем на очень опасную почву, пытаюсь определить ассоциацию как область однородной растительности, или, фактически, когда мы предпринимаем какие-либо попытки вообще ее определить. Сообщество зачастую бывает настолько гетерогенно, что это приводит исследователей к противоречивым мнениям в отношении его ассоциированной идентичности; границы сообщества так плохо обозначены, что не могут быть определены с большой степенью точности, его происхождение и исчезновение настолько постепенны, что временные границы также не могут быть определены; часто изучаются маленькие фрагменты ассоциаций лишь с небольшой частью их нормальных составляющих; протяженность сообщества настолько мала, что попытки выявить период устойчивости его структуры не имеют успеха.

Много было сказано о повторяемости сообществ на различных участках большой территории. Это явление, конечно, поразительно, и от него зависят наши многочисленные попытки классифицировать сообщества в более крупные группы. Так, в регионе многочисленных озер ледникового происхождения, частично в наших северо-восточных штатах, мы находим озеро за озером, окруженное одинаковыми сообществами, по существу, каждое из которых обладает одинаковой совокупностью видов в примерно одинаковом количественном соотношении. Если бы эколог пересек Иллинойс с востока на запад до цивилизованных мест, то он бы обнаружил, что каждая река окружена одинаковыми типами леса: разнообразные виды дуба, гикори – в нагорной местности, а ясеня, клена и платана – на аллювиальной почве рядом с водой. Но даже такая идея далека от универсальности. Если наше изучение рек ледникового происхождения распространить на другие группы сообществ, обладающих определенной протяженностью и простирающихся от Мэна, мимо Великих Озер и дальше на запад к реке Саскечеван, то постепенное, но все же очевидное географическое разнообразие становится несомненным; самые западные и самые восточные члены групп, все еще имея общими некоторые виды, настолько различаются флористически, что едва ли их можно рассматривать как членов одного сообщества. Если изучить лес аллювиальной поймы реки Миссисипи на юго-востоке Миннесоты, то сообщества, занимающие территорию одной мили, кажутся абсолютно одинаковыми с последующей. Если исследователь продолжает свое изучение вниз по течению реки, то постепенно появляются дополнительные виды, а другие также постепенно исчезают. На коротких расстояниях эти различия бесконечно малы для того, чтобы быть принятыми в расчет, но они интегральны (аддитивны), и результат полного изменения флоры заметен лишь после нескольких сотен миль.

Ни один эколог не отнес бы аллювиальные леса верхней и нижней Миссисипи к одному сообществу, хотя по всей протяженности реки никто не сможет логически обозначить границы между ними. Одно сообщество

постепенно сливается со следующим без явной зоны перехода^С. Нет необходимости продолжать наши исследования такой большой области с тем, чтобы обнаружить пространственные различия в экологической структуре. Полагаю, никто никогда не ставил под сомнение то, что буково-кленовый лес северного Мичигана составляет единый тип сообщества. Хотя в каждой отдельной области и найдены флористические особенности, а смежные квадратные мили одной области заметно различаются между собой, не в целом, но в деталях флористической структуры, что и показывает простой статистический анализ. Другими словами, локальные структурные вариации любой ассоциации постепенно сливаются в более широкие географические вариации типа ассоциаций (association-type).

Экологи, в большинстве случаев, не замечают это пространственное разнообразие, так как большинство из них по необходимости ограничивает свои исследования сравнительно небольшой территорией, не обладающей достаточной протяженностью, чтобы служить признаком того, что слабо наблюдаемые флористические различия между ассоциациями могут иметь большое значение или что «пришла в действие» эта широкая географическая вариация. Это, однако, затрудняет точное определение любого типа ассоциаций, кроме тех случаев, когда он обнаружен в ограниченной местности; это делает практически невозможным выбор для изучения типичного или среднего «экземпляра» типа и, в общем, представляет [определенные] трудности в любой попытке классифицировать растительные сообщества.

Что мы теперь имеем в качестве почвы для размышлений в наших попытках определить и классифицировать ассоциации? В северо-восточных штатах мы можем обнаружить множество четко обозначенных сообществ, допускающих совершенно ясное обозначение на карте. Но не весь этот регион может быть разделен таким образом на ассоциации, имеются и другие регионы, где сообщества, если они вообще существуют в обычном смысле слова, определены настолько нечетко, что человек даже и не знает где расположены их границы и может указать только производные географические границы. Мы знаем, что из года в год ассоциации меняются изнутри; таким образом, любое определение конкретного сообщества, основанное на самом тщательном анализе растительности, на следующий год может оказаться неверным. Нам известно, что возникновение и исчезновение некоторых из них стремительно, а некоторых – медленно, но мы не всегда знаем, являются ли в действительности определенные типы растительности ассоциацией или лишь представляет медленную стадию перехода между двумя сообществами. Мы знаем, что не существует двух абсолютно одинаковых участков, представляющих один и тот же тип ассоциаций, и мы не знаем, который из них считать типичным и использовать для показа влияния географической изменчивости. Мы находим фрагментарные сообщества и обычно у нас нет оснований для того, чтобы решить, яв-

ляются ли они совершенно случайным образом нарушенными или представляют начальные стадии развития ассоциации, которые по прошествии нескольких лет могут стать типичными. Мы находим вариации [условий] окружающей среды в пределах ассоциации, сходные ассоциации, занимающие различные [условия] окружающие среды, и разные ассоциации при одних и тех же [условиях] окружающей среды. Не удивительно, что существует противоречие и путаница в определении и классификации растительных сообществ. Конечно, наша вера в целостность ассоциации и в неприкосновенность концепции ассоциаций должна сильно ослабнуть. Разве мы не доказали в общем случае, далеко от преобладающего мнения, что ассоциация не является организмом, едва ли равна растительной единице, а все эти аналогии – просто *совпадение*?

Этот поднятый вопрос можно назвать отрицательным доказательством. Было показано, что экстраординарная изменчивость участков, называемых ассоциациями, серьезно противоречит их описанию, оконтуриванию и классификации. Можем ли мы найти более позитивное доказательство, чтобы подтвердить эту же мысль? Для того чтобы сделать это, нам придется вернуться к индивидуалистической концепции развития растительных сообществ, предложенной мной в более ранних статьях^{4, D}.

В качестве основы изложения индивидуалистической концепции растительных сообществ, читатель может рассмотреть любое знакомое ему

⁴ Я могу откровенно признать, что мои ранние идеи о растительной ассоциации были, в общем, сходны с обсуждаемой здесь концепцией. Идеи подвергались модификациям и изменениям как под влиянием накопления дополнительных фактов и наблюдений, так и путем расширения географии исследований. Легкое подозрение на влияние эффекта миграции [видов на структуру] растительных сообществ появилось еще в 1903 и 1904 гг. (Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 7: 189). Мои полевые исследования 1908 г. охватили единый главный тип условий окружающей среды обширной территории и были вполне надежны для более спокойного представления моих взглядов (Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist. 9: 35-42). Таким образом, мы сформулировали следующее положение: «Нет двух участков растительности в точности сходных либо по видовому составу, либо по количественному соотношению особей каждого вида, либо по их пространственному расположению» (с. 37), и далее: «Чем более разделены и различимы [по условиям среды] участки, занятые ассоциациями, тем более они различимы флористически... Многие из них являются результатом избирательной миграции видов из соседних ассоциаций, так что общая вариация растительности по территории отражается в конкретной структуре каждой ассоциации» (с. 41). Мои дальнейшие исследования привели к выводам о структуре растительности, изложенным в 1917 г. (Bull. Torrey Bot. Club, 44: 463-481), а тщательное количественное изучение определенных ассоциаций с 1911 по 1923 г. дало неожиданную информацию о распределении видов и особей внутри сообщества, основанную на математических законах вероятности и случайности (Ecology, 6: 66-74).

растение, произрастающее в любой местности и в любом типе окружающей среды. В течение своей жизни оно производит один или больше урожаев семян, либо без посторонней помощи, либо при участии в процессе опыления еще одного растения. Эти семена наделены способностью миграции, с помощью которой они в конечном счете приходят в состояние покоя и оказываются на расстоянии от растения-родителя. Многие семена мало склонны к миграции и обычно «путешествуют» лишь на короткие дистанции; другие – лучше адаптированы и способны преодолеть большие расстояния, прежде чем прийти в состояние покоя. Все виды растений подчас пользуются случайным способом рассеивания, с помощью которого они пересекают расстояния, намного превышающие их обычное путешествие. Иногда подобные длительные путешествия могут носить такой характер, при котором семя становится неспособным к произрастанию, как в случае дисперсии при помощи потоков соленой воды, но в большинстве случаев они остаются жизнеспособными. Большинство семян достигает своего конечного пункта относительно недалеко от родителя и лишь немногие распространяются на большое расстояние. Фактически производимое количество семян достаточно велико, а небольшое количество семян может быть компенсировано повторяющимися урожаями в последующие годы. Существующие методы рассеивания слишком хорошо изучены, чтобы привлекать к ним дополнительное внимание.

Для прорастания этих семян требуются определенные условия. Они будут расти между листами бумаги, при условии, что им обеспечено достаточное количество света, влаги, кислорода и тепла. Они будут расти и в почве, если найдут благоприятные условия, независимо от их географического местоположения и характера окружающей растительности. Тут-то и возникает *главный* вопрос. Отдельное растение, по существу, не проявляет никакой физической реакции по отношению к географическому положению или к окружающей растительности, но оно ограничено определенной системой условий окружающей среды, которые могут находиться в определенном соотношении с местностью или могут контролироваться, изменяться и поддерживаться за счет растительности. Если жизнеспособное семя мигрирует в подходящую местность, то оно произрастает. Если условия остаются благоприятными, то молодые растения вступят в зрелую фазу развития и, в свою очередь, дадут новые семена, и будут служить для видов в качестве последующих центров распространения. Те семена, которые попадут в неблагоприятную почву, произрастать не будут и, в итоге, потеряют свою жизнестойкость, и на этом их история закончится.

В результате постоянной миграции семян, каждое растительное сообщество распространяет семена, не представленные в данной местности, а также семена традиционных популяций растений. Последние будут в большинстве, так как большая часть семян падает рядом с растением-родителем. Семена, не представленные в данной местности, будут наиболее

многочисленны на границе сообщества, где они обладают преимуществом близости к своим родителям-растениям. Меньшее количество нескольких видов будет разбросано по всему сообществу, реальное количество зависит от расстояния, которое необходимо преодолеть, а видовое разнообразие зависит от способов миграции [семян], включая различное случайное рассеивание. Данный тезис не нуждается в аргументированной поддержке. Практическая универсальность рассеивания семян известна каждому ботанику.

Точный физиологический анализ различных видов одной ассоциации показал бы, что их оптимальные области обитания не совсем идентичны и занимают существенно больший ареал. В то же самое время доступные [условия] окружающей среды из года в год стремятся изменяться в зависимости от ежегодных колебаний климата и от накопленных обратных воздействий на среду растительной популяции. Средние условия окружающей среды для некоторых видов могут быть близки к оптимальным, для других – близки к физиологическому лимиту, а для третьих – иногда вообще не соответствовать необходимым требованиям. В последнем случае появится группа быстроисчезающих видов, изменяющаяся по численности и разновидностям, зависящая от случайности рассеивания, которая иногда может быть обнаружена в ассоциации, а затем исчезнуть на несколько лет. Это [явление] уже было описано в качестве возможного объяснения феномена растительной жизни в горах, а также продемонстрировано в работах о растительности в Колорадо (Dodds, Ramaley и Robbins). В первом и втором случаях, эффект вариации факторов окружающей среды по направлению от оптимума будет отражаться количеством отдельных растений и их общим развитием. С другой стороны, те виды, которые ограничены одним типом растительного сообщества, должны «считать» эти и только эти условия окружающей среды необходимыми для своей жизни, так как они или уже много раз распространяли свои семена на другие сообщества, или находятся настолько далеко от них, что дальнейшая миграция не представляется возможной.

Тоже можно сказать и о растениях в целом, не считая нескольких немногочисленных видов, ограниченных очень узким набором требований к условиям окружающей среды. Вероятно, те виды, которые являются паразитирующими или нуждаются в присутствии определенного почвенного организма для их успешного произрастания и развития, самые немногочисленные, но по той же причине они, как правило, находятся среди редчайших и самых локализованных в своем ареале. Большинство растений может выдерживать большой диапазон условий в своей окружающей среде.

В связи с тем, что рассеивание семян продолжается некоторый период года, каждая растительная ассоциация стремится охватить каждым из видов окрестности, в пределах которых виды способны произрастать в

доступных [условиях] окружающей среде. Как только вид упрочивает свои позиции, даже благодаря только одному семяносному растению, процесс его дальнейшего распространения в сообществе ускоряется, так как он больше не зависит от длительной или случайной миграции; данное распространение продолжается до тех пор, пока виды не распределятся по всей территории сообщества. В общем, можно считать, что при равенстве всех других условий те виды, которые имеют большую представленность в сообществе, являются более ранними – у них имелось достаточно времени для того, чтобы завершить свое распространение, тем временем как виды локализованного или спорадического распределения появились недавно и еще не успели полностью укрепиться [в сообществе].

Поэтому эта индивидуалистическая точка зрения дает нам объяснение некоторым сложностям, с которыми мы сталкиваемся, пытаясь диагностировать или классифицировать ассоциации. Неоднородность в структуре ассоциации может быть объяснена рассеиванием семян и нехваткой времени для полного закрепления вида в сообществе. Небольшие различия между соседствующими ассоциациями одного типа могут наблюдаться из-за неправильной иммиграции и небольших вариаций [факторов] окружающей среды. Географические вариации флоры сообществ зависят не только от географических вариаций факторов окружающей среды, но и от различий в окружающих флорах, доставляющих иммигрантов в ассоциацию. Две сильно удаленные друг от друга, но очень схожие по условиям окружающей среды, территории обладают разными растительными сообществами, так как складываются из совершенно различных популяций растений, из которых могут быть привлечены иммигранты.

Но должен заметить, что понимание этих условий не позволяет нам распознать тип сообщества в качестве стандартного или типичного примера. Каждая ассоциация в рамках некоторого общего типа имеет определенную структуру по тем или иным причинам; каждое сообщество независимо от другого, кроме тех случаев, когда происходит доставка иммигрантов из одного сообщества в другое; каждое сообщество имеет полное право считаться ассоциацией, и нет причин, по которым можно считать одну ассоциацию типичнее другой. Также у нас нет метода, с помощью которого можно было бы классифицировать ассоциации в более широкие группы^E.

Сходные условия достигаются при развитии растительности на новом месте. Давайте представим дюжину миниатюрных дюн, взгромоздившихся позади обломков прибитых к берегу лесоматериалов на озере Мичиган. Семена смешиваются с песком, благодаря той же движущей силе ветра, они не так многочисленны, но достаточно разнообразны. Некоторые из них прорастают, и дюжина начальных (не зрелых) дюн впредь способна удерживать таким же способом некоторое количество различных растительных видов. Первоначально условия окружающей среды дюн были идентичны и их флористическое разнообразие обусловлено исключитель-

но случайностью распространения семян. Стоит только растениям развиваться, окружающая среда начинает модифицироваться под воздействием растений и между различными дюнами начинают проявляться небольшие различия. Они настолько слабые, что, скорее, связаны с размерами и формой дюны, а не с ее флорой, но тем не менее они существуют. Постепенно появляются дополнительные виды, но это медленный процесс, включающий в себя не только миграцию семян до определенного места, но и их распространение. Не удивительно, что особи видов немногочисленны, а сами виды варьируют от одной дюны к другой; в истории каждой дюны это происходит до тех пор, пока земляной покров не станет настолько плотным, что сможет влиять на условия света и почвенной влаги, гниющее растительное вещество добавит ощутимое количество перегноя к песку, и только тогда станет возможной настоящая селективная деятельность окружающей среды. Лишь после этого могут появиться перманентные различия растительности, но ранние стадии [сукцессии] дюнных сообществ должны протекать без посторонней помощи. Как при таких обстоятельствах эколог может выбрать характерные виды или как он может определить границы ассоциации? В действительности, ассоциация, в обычном смысле слова, в данной местности едва ли существует.

Вновь представим ряд земляных работ [ирригация] в сельскохозяйственном регионе, достаточно глубоких для того, чтобы обнаружить воду и сохранить ее почти на все лето, но значительно удаленных от ближайших зон с естественной водной растительностью. Ежегодно окружающие поля безрезультатно засеваются семенами *Typha* и другими ветром распространяемыми гидрофитами; и вот в некоторых новых искусственных водоемах семена *Typha* сразу же прорастают. Любящие воду птицы переносят различные виды в другие бассейны. Разного рода случайности конспирируют их распространение. В результате, некоторые пруды имеют растительность с *Typha latifolia*, другие – *Typha angustifolia*, третьи – *Scirpus validus*; растения *Iris versicolor* появляются в одном, *Sagittaria* – в другом, *Alisma* – в третьем, *Funcus effusus* – в четвертом. Только случайность семенного расселения определяет размещение видов в разных искусственных водоемах, но по прошествии трех-четырех лет каждый пруд выглядит по-разному, хотя окружающая среда, помимо взаимодействия с различными видами, абсолютно одинакова для них всех. Имеем ли мы здесь дело с несколькими различными ассоциациями, или с одной, или с начальной стадией какой-то будущей ассоциации? С нашей точки зрения, это почти что академический вопрос, и любой предложенный ответ на него может в равной степени также считаться академическим.

Необходимо подчеркнуть, что эти небольшие участки растительности являются составными частями растительного покрова земли, и, как таковые, естественно заслуживают описания, дискуссии и изучения причин, их создавших, и что с ними будет в вероятном будущем. Необходимо под-

черкнуть, что при цитировании вышеприведенных примеров, не отрицается сам факт существования ассоциаций или сукцессий; целью двух абзацев было указать на тот факт, что при попытке определить или классифицировать подобные типы ассоциаций или сукцессионные ряды возникает множество сложностей.

Растительная ассоциация поэтому, используя термин в своем обычном принятом значении, представляет собой результат отбора популяций условиями внешней среды, но имеются и другие сообщества, которые существуют столь короткое время, что не смогли стать достаточно пригодными для отбора.

Давайте теперь рассмотрим отношение миграции и отбора условиями окружающей среды к сукцессии. Мы понимаем, что все местообитания отмечены непрерывной флуктуацией условий окружающей среды, сопутствующей или сопровождающейся результирующей флуктуацией растительности, но, в контексте использования термина, это едва ли можно рассматривать в качестве примера сукцессии. Однако если изменение окружающей среды происходит неуклонно и постепенно в одном направлении, то растительность, в конце концов, проявит постоянное и продолжительное (перманентное) изменение. Для старых видов воспроизводство становится чрезвычайно трудным или невозможным, так как окружающая среда приближается и, в конечном счете, проходит [оптимальные] условия их физиологических требований. Для некоторых новых поселенцев процесс закрепления [в сообществе] постепенно упрощается по мере того, как условия окружающей среды проходят границы и приближаются к оптимуму их требований. Это отражается все бóльшим количеством особей, до тех пор, пока они не становятся самым значительным элементом ассоциации, и мы говорим, что достигнута вторая стадия сукцессионных рядов.

Было высказано предположение, что различные стадии сукцессионных рядов следуют одна за другой в определенной зафиксированной последовательности, но это, зачастую, не так. Следующая растительность целиком будет зависеть от природы иммиграции, имеющей место в определенный период, когда изменения условий окружающей среды достигают критической стадии. Кто может предсказать будущее одного из малых прудов, рассмотренного выше? В одном, по мере того как дно засорится илом, случайная миграция ивовых семян создаст ивовые заросли, в другом – могут обнаружиться заросли *Cephalanthus*, в то время как третий, в котором не оказалось кустарниковых иммигрантов, может быть превращен в миниатюрный луг *Calamagrostis canadensis*. Одного взгляда на график исследованных сукцессий в Beach Area штата Иллинойс, представленного Gates, достаточно, чтобы убедиться в том, насколько необычайно сложным может стать этот вопрос и насколько растительность может оказаться неспособной следовать простым, предположенным сукцессионным рядам.

Известно, конечно, что соседняя растительность из-за своей абсолютной схожести обладает лучшей возможностью к миграции; в равной степени правдиво и то, что по отношению к окружающей среде существует тенденция ее периодического изменения и стремления к приблизительным условиям соседних областей. Такое изменение условий окружающей среды эффективно на границе ассоциации, в результате чего мы имеем явное преимущество одной ассоциации над другой, так как их настоящее распределение отображает их сукцессию во времени. Очевидность данного феномена, по всей вероятности, послужила причиной чрезмерного акцента, поставленного на идею сукцессионных рядов. Но даже здесь индивидуалистическая природа сукцессии часто бывает очевидной. Обычно растительность «улучшающегося края» отличается от более поздней части ассоциации по количественному соотношению особей слагающих ее видов, обусловленному отбором иммигрантов окружающей средой, еще не достигшей оптимума, и тем, что при сравнительно быстрой сукцессии первые виды зачастую ограничены последующими, которые обладают большей мобильностью. Случается так же, что изменение в окружающей среде бывает эффективным одновременно на протяжении всего участка ассоциации или может начаться где-нибудь недалеко от центра. В таких случаях пионерные сукцессионные ассоциации зависят от высокой мобильности видов или от случайности расселения, так же как и от отбора условиями окружающей среды.

Хорошо известно, что продолжительность разных стадий сукцессии весьма различна. Некоторые вытесняются за очень короткое время, другие удерживаются длительное или даже неопределенно долгое время. Это снова показывает сложности в любой схеме определения и классификации ассоциаций.

Буковые и кленовые леса северного Мичигана загущены, и в результате воздействия [недостатка] света и ветра большинство обычных видов трав даже погибает. Низовые пожары охватывают участки [леса], расчищаемые под пашню, и способствуют уничтожению первоначальной растительности. В скором времени область превращается в смесь травянистых и кустарниковых видов, в особенности *Epilobium angustifolium*, *Rubus stigosus* и *Sambucus racemosa*. Эта [растительность] существует всего лишь несколько лет до того момента, когда молодые деревья первоначальной лиственной породы начинают преобладать, что, в конечном счете, приводит к восстановлению леса. Это ранняя стадия «сорняков после пожара» (fireweeds) и кустарников – отдельная ассоциация или просто начальная фаза леса? Поскольку это длится очень короткое время, то, как правило, рассматривается в качестве последнего, но так как это вызвано совершенно другим типом отбора условиями окружающей среды и сообщество испытывает недостаток типичных лесных видов, то в равной мере может быть названо отдельной ассоциацией. Если бы этот процесс длился многие го-

ды, то в таком случае сообщество можно назвать ассоциацией, а если близлежащих лесов было бы достаточно, для того чтобы снабжать [данное сообщество] семенами для иммиграции, то это могло бы послужить дополнительным аргументом в пользу данного предположения. Снова мы сталкиваемся с совершенно случайным решением в отношении ассоциативного отождествления растительности.

Аналогично, в широких переходных зонах между покрытыми дубами горами и покрытым травой предгорьем в береговой линии [Coast Range] Калифорнии, мы вынуждены произвольно трактовать любые вопросы классификации. Следует ли нам назвать подобную зону просто переходной, описать леса, растущие наверху, и травяные сообщества, растущие внизу, и пренебречь переходом как простой смеси [сообществ]? Или нам следует рассматривать это в качестве сукцессионного или временного перехода, свидетельствующего о преимуществе травяных сообществ в горах или дубов внизу по отношению к предгорью? Если мы выбираем последнее, то должны ответить на вопрос: увеличится ли будущая тенденция количества выпадаемых осадков, что приведет к перемещению дубов вниз, или уменьшится, что повлечет за собой перемещение травяной растительности на большие высоты. Если мы выбираем упомянутую выше альтернативу, то в таком случае мы либо пренебрегаем, либо совершаем научную несправедливость по отношению к огромной полосе растительности, в которой многочисленные виды «объединены» так же тесно, как и в любой другой распознанной растительной ассоциации.

Единственный вывод, который мы можем сделать из всех вышеприведенных мнений, заключается в том, что растительность какой-либо области попросту является продуктом двух факторов: флуктуирующей и случайной иммиграции растений и, в равной степени, флуктуирующей и неустойчивой окружающей среды. В результате, не существует никакой внутренней причины, по которой какие-либо две области на поверхности земли должны обладать абсолютно одинаковой растительностью, как нет и причины придерживаться наших старых идей относительно определенности и четкости [выделения] растительных ассоциаций. В действительности, на земной поверхности нет двух областей, обладающих абсолютно одинаковой растительностью, за исключением тех случаев, когда в дело вмешивается случай, но на следующий год и он может нарушиться длительностью той же изменчивой миграции и флуктуирующей окружающей средой, создавшей его. Снова опыт показывает невозможность для экологов договориться о границах растительных ассоциаций или о методе классификации растительных сообществ. К тому же, кажется, что растительность региона не допускает полной сегрегации в определенные сообщества и наблюдается значительное развитие «смешанных» растительных сообществ.

Почему вообще должно существовать отображение всех этих характерных областей с относительно схожей растительностью, которые обычно идентифицируются растительными экологами как ассоциации, существование которых бесспорно, как показали наши исследования во многих частях мира, и чья частая повторяемость в сходных областях одного и того же региона привела нас к попытке их классификации в растительные группы более высокого ранга?

Было показано, что растительность является продуктом миграции и отбора условиями окружающей среды. В любом обширном регионе существует большая флора, и она одинаково снабжает миграционными семенами все уголки этого региона. Следовательно, каждая окружающая среда обладает сходным набором видов для процесса отбора. Условия среды преимущественно определены климатом и почвой и изменяются в зависимости от перемены климата, физиографических процессов и [обратного] воздействия популяций растений [на среду]. По существу, одни и те же условия среды повторяются в разных частях одного и того же региона, их селективная деятельность в отношении растений-иммигрантов приводит к чрезвычайной схожести флоры в каждой из них, а сходная флора является причиной сходных реакций. Эти условия являются причиной хорошо известного феномена распознавания растительных ассоциаций большого размера и их повторяемости с высокой точностью во многих областях одного и того же региона, но они также являются причиной разнообразия растительности наших песчаных дюн и маленьких прудов, фрагментарных ассоциаций областей малого размера и широких переходных зон, где смешаны различные типы растительности. Климатические изменения всегда постепенны, физиографические процессы часто достигают стадий, на которых дальнейшие изменения сильно замедлены, и накопленные эффекты обратного воздействия растительности часто достигают состояния, вне которого они относительно мало воздействуют на жизнь растений. Все эти скрытые [воздействия] направлены на то, чтобы «дать» неким территориям сравнительно одинаковую окружающую среду на определенное время, в течение которого постоянная миграция растений приведет к сглаживанию первоначальных различий растительности и к установлению относительно однородной и статической растительной структуры. Но другие физиографические процессы стремительны и в скором времени создают совершенно другую окружающую среду, а некоторые воздействия растений [на среду] быстры в своем функционировании и глубоки в своих проявлениях. Это приводит к кратковременности существования некоторых растительных сообществ, к развитию новых ассоциаций из разных видов в одной и той же окружающей среде при полном предотвращении миграции из-за нехватки достаточного количества времени и к смешению растительности, которая, кажется, не поддается никаким попыткам отнести ее к определенной ассоциации.

В соответствии с обычной концепцией, растительная ассоциация – это участок растительности, неотъемлемыми чертами которого являются пространственная протяженность, описываемая структура и четкое отделение одного участка от другого. При распространении данной концепции, ассоциация рассматривается в качестве единицы растительности, обозначающей или подразумевающей, что растительность в целом сформирована из множества таких единиц, используемых в качестве отдельных представителей целой группы, обладающих определенным сходством в отношении особей видов, или даже в качестве организма, что является наиболее ярким способом выражения этой целостной природы и единообразия структуры. В каждом случае пространственная протяженность является непременной частью определения. В соответствии с индивидуалистической концепцией, основная мысль заключается не в протяженности, единичном характере, неизменяемости и не в определенности структуры. Это, скорее, видимое впечатление; тем не менее, непосредственное соседство особей разных или одинаковых видов, как при мутационном влиянии, так и без него, по ряду причин является длительным процессом. Эти первостепенные причины – миграция и отбор условиями среды – независимо воздействуют на каждую область, безотносительно к ее размерам или отношения к процессам, происходящим на других участках. Также они не имеют отношения к растительности других областей, за исключением, когда они могут служить в качестве источника мигрантов или контролировать прежнюю окружающую среду. Результат воздействия этих первостепенных причин заключается не в том, чтобы породить большие области со сходной растительностью, а в том, чтобы определять жизнь растения на каждом минимальном участке. Новое проявление сходства на рядом размещенных участках соизмеримой протяженности, создающих ассоциации в общем смысле этого понятия, обусловлено схожестью содействующих причин по всей рассматриваемой территории.

Когда одна или обе первостепенные причины внезапно изменяются, то в результате получают четко разграниченные области растительности. Так как это достаточно часто наблюдаемое явление, то определенность ассоциаций во многих регионах очевидна; это сначала приводит к распознаванию сообществ, а потом к признанию их растительными единицами. Где изменение причин [происходит] постепенно, там видимое различие ассоциаций утеряно. Временная продолжительность этих первостепенных причин остается без изменений, создавая ассоциативную стабильность, а изменение одной из причин или обеих вместе приводит к сукцессии. Если природа и последовательность этих изменений одинакова для всех ассоциаций одного типа (хотя им и не обязательно проистекать одновременно), то в результате получают схожие сукцессии, создавая сукцессионные серии. Климаксовая растительность представляет стадию, в которой действительные изменения (*effective changes*) приостановлены, хотя их возобновле-

ние в будущем снова может положить начало новым сукцессионным сериям.

В заключение, можно сказать, что каждый вид растения является законом для себя самого, его пространственное распространение зависит от индивидуальных особенностей миграции и требований факторов окружающей среды. Он способен мигрировать и произрастать везде, где могут быть найдены благоприятные условия. Вид исчезает из тех областей, условия окружающей среды которых больше не являются приемлемыми. Он растет вместе с любым другим видом со схожими требованиями к условиям окружающей среды, независимо от его обычной ассоциативной принадлежности. Само поведение растения не дает повода для выделения (сегрегации) определенных сообществ. Растительные ассоциации – самый заметный пример пространственной связи растений – зависят исключительно от одновременности отбора факторами окружающей среды и миграции по территории распознаваемого размера обычно в течение длительного времени. Невозможно дать четкое определение границам и размеру ассоциаций, а логическая классификация ассоциаций в большие группы, в сукцессионные ряды, еще не была достигнута.

Автор выражает благодарность Dr. W.S. Cooper, Dr. Frank C. Gates, Major Barrington Moore, Mr. Norman Taylor and Dr. A.G. Vestal за легкую критику и советы в ходе подготовки этой статьи.

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^А *Имеется в виду работа В. Купера (Cooper, 1926), в которой говорится только об индуктивном способе построения теории. В этом случае действительно достаточно одного эксперимента, который «не укладывается» в эту теорию, чтобы она рухнула. Возможен и другой способ построения теоретической экологии – дедуктивный (Флейшман, 1982; Розенберг, 2003). Дедуктивно построенная теория не нуждается ни в подтверждении, ни в опровержении; необходимо лишь ограничить класс явлений, которым эта дедуктивная теория соответствует.*

^В *Фактически, здесь идет речь об экотонах. «Экологическое» определение экотона (Одум, 1975, с. 203): «...экотон представляет собой переход между двумя и более различными сообществами, например, между лесом и лугом или между мягким и твердым грунтом морских сообществ. Это приграничная зона, или зона "напряжения", которая может иметь значительную линейную протяженность, но всегда бывает уже территории самих соседних сообществ». «Ландшафтное» определение экото-*

на (Коломыц, 1987, с. 12): «...ландшафт-эктон есть "сообщество" природно-территориальных комплексов как относительно однородных на данном иерархическом уровне географических образований, функционально взаимосвязанных и пространственно упорядоченных соответствующими геопотоками».

^C Именно здесь и следует проследить сходство подходов к объяснению феномена непрерывности Л.Г. Раменского (см. выше) и Г. Глизона.

^D Эта сноска весьма симптоматична: Глизон пытается убедить читателя (а может, и самого себя?), что идеи концепции непрерывности растительности и индивидуалистическая гипотеза были предложены им в начале XX века. По-видимому, необходимость отстаивать приоритет возникла после появления статей Г. Негри (G. Negri; Италия, 1914 г.) и Ф. Ленобля (F. Lenoble; Франция, 1926 г.), которые независимо пришли к сходным представлениям (Миркин, Наумова, 1998). Следует заметить, что две статьи Л.Г. Раменского о концепции континуума и методах ординации растительности на немецком языке опубликованы лишь в 1929 г.; однако доклад по этой проблеме и его тезисы появились в январе 1910 г., что полностью доказывает приоритет Раменского в решении этого вопроса (обширные цитаты Глизона в сноске относятся к статье также 1910 г., которая вряд ли могла выйти в свет в первой декаде января...).

^E Естественно, современное состояние и качественных методов классификации, и, особенно, количественных, автоматических методов классификации не идет ни в какое сравнение с тем состоянием дел в этой области, которое наблюдалось в конце первой четверти XX века. Однако и тогда уже существовали классификационный метод Браун-Бланке и некоторые количественные методы (например, еще в 1901 г. франко-швейцарский флорист П. Жаккар [P. Jaccard] предложил индекс сходства, широко используемый и сегодня в классификационных процедурах).

Коломыц Э.Г. Ландшафтные исследования в переходных зонах. – М.: Наука, 1967. – 120 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.

Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.

Розенберг Г.С. Конспект построения теоретической экологии // Изв. СамНЦ РАН. – 2003. – Т. 5. – № 2. – С. 189-206.

Флейшман Б.С. Основы системологии. – М.: Радио и связь, 1982. – 368 с.

Cooper W.S. Fundamentals of vegetational change // Ecology. – 1926. – V. 7. – P. 391-413.

Р. Уиттекер

ПРЯМОЙ ГРАДИЕНТНЫЙ АНАЛИЗ: ТЕХНИКА¹

ПРЯМОЙ ГРАДИЕНТНЫЙ АНАЛИЗ: РЕЗУЛЬТАТЫ²

¹ Whittaker R.H. Direct gradient analysis: techniques // Handbook of Vegetation Science. Part V: Ordination and Classification of Vegetation. – The Hague: Dr. W. Junk B.V. Publ., 1973. – P. 7-31. (Пер. с англ. Б.М. Миркина.)

² Whittaker R.H. Direct gradient analysis: results // Handbook of Vegetation Science. Part V: Ordination and Classification of Vegetation. – The Hague: Dr. W. Junk B.V. Publ., 1973. – P. 33-51. (Пер. с англ. Б.М. Миркина.)



Роберт Хардинг Уиттекер (Robert Harding Whittaker; 1920-1980) — американский фитоценолог и эколог.

Его основополагающие работы посвящены вопросам классификации и ординации растительности и экосистем, концепции климакса и другим аспектам динамики экосистем, аллелохимическим взаимодействиям, соотношению экологических ниш, экотопа и местообитания, оценке первичной продукции биосферы, популяционной демографии, проблемам видового разнообразия, обоснованию разделения организмов на пять царств, методам экологических исследований и др. Обобщающей его научные представления стала книга "Сообщества и экосистемы" (рус. пер. 1980 г.). В 1970-1971 гг. — вице-президент Американского экологического общества.

ПРЯМОЙ ГРАДИЕНТНЫЙ АНАЛИЗ: ТЕХНИКА

1. Описания

1.1. Характеристика описаний

Описания (community samples, Aufnahmen, relevés, учеты) – основной материал для выполнения градиентного анализа. Процедура учетов (с некоторыми ограничениями) может быть применена к любым типам площадок. Возможно, например, использовать ее для градиентного анализа сообществ сосудистых растений лесов, лишайников у оснований стволов деревьев, распределения певчих птиц в травяных сообществах, прибрежного зоопланктона или почвенных микроартопод. Мы, тем не менее, остановимся на учетах, характеризующих наземные сообщества цветковых растений (с участием или без участия таллофитов). Описания обычно включают: 1) список видов с указанием их присутствия в единице учета, 2) некоторые показатели важности (обилия) этих видов (и обычно из принадлежности к жизненной форме, ярусу, а также высоте) и 3) некоторую информацию об условиях среды, почв, структуре сообщества и сведения о нарушенности сообществ и их динамике.

Возможны самые различные варианты описания растительных сообществ с последующим использованием их для градиентного анализа. Соображения относительно выбора лучшего варианта учетов для градиентного анализа сводятся к следующему: 1) учетная единица должна быть достаточно большой, чтобы включить все основные виды сообщества, и потому позволять сравнивать их в дальнейшем друг с другом; 2) впрочем, если учетная единица достаточно велика, трудности подстерегают исследователя ввиду необходимости выдержать следующие условия: площадка должна быть гомогенной, растительность не должна существенно меняться от одной границы до другой; 3) учетная единица должна быть эффективной. Исходя из необходимого числа описаний, они должны включать достаточно легкие и информативные характеристики объекта; 4) учетные единицы должны соответствовать поставленной задаче. Необходимо отбирать неограниченное число наиболее важных и информативных для характеристики сообществ признаков, которые наименее трудоемки и наиболее соответствуют целям градиентного анализа.

Концепции минимум ареала, гомогенности, эффективности и соответствия учета поставленной задаче подробно обсуждаются в других статьях этого тома "Руководство по изучению растительности". Различные

типы учетов могут быть использованы для градиентного анализа растительных сообществ. Наиболее часто используемой и пригодной для целей градиентного анализа самых разных точек зрения является пробная площадь, применяемая в школе Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1932, 1964; Ellenberg, 1956). Нет никаких оснований говорить о том, что описания Браун-Бланке не годятся для градиентного анализа (Maarel, 1969; Moore et al., 1970). В американских работах по градиентному анализу приняты более строгие количественные методы учета, требующие дополнительных затрат времени для их получения. При исследовании оценивается относительное обилие, распространенность, массовость, жизненность вида, на основании чего дается характеристика «важности» вида («importance» value). Среди показателей важности наиболее интересными для нас представляются следующие: 1) *численность* – определяется по числу индивидуумов на единице площади (или другой пространственной мере. – Прим. пер.; речь идет о так называемых бесплощадочных методах); 2) *покрытие* – процент покрытия листьями и стеблями вида поверхности почвы или другого субстрата; 3) *площадь основания стволов* (площадь, занимаемая основаниями стволов на высоте 1,3 м над уровнем поверхности почвы); 4) *встречаемость* – процент малых площадок (субквадратов), на которых данный вид встретился; 5) *биомасса* видов – общая масса всех особей на момент наблюдения в пределах участка территории, обычно выражается сухим весом; 6) *чистая продукция* вида – сухой вес всего органического вещества для растений или его энергетический эквивалент (продукция фотосинтеза) за вычетом утечки на дыхание.

Эти и другие измерения далее используются как оценки важности вида, если осуществлен перевод важности в проценты (с суммированием всех оценок) получают показатель *относительной* важности. Если несколько оценок важности комбинируют, получают оценку *синтетической* относительной важности. Например, синтетическая относительная важность видов в работах висконсинской школы (Curtis, McIntosh, 1951; Goff, Cottam, 1967), которая для каждого вида объединяет оценку относительной численности, относительной встречаемости и относительной площади оснований стволов. В США для оценки относительной важности видов используют два типа учетов.

1.2. Квадратные учетные площадки

Для ленточного квадрата $0,1 \text{ м}^2$ (Whittaker, 1960; Whittaker, Niering, 1965) на поверхности почвы маркировалась 50-метровая лента, вдоль которой строился прямоугольник со сторонами 10 м. Все деревья, укоренившиеся на пробной площади, подсчитывались по видам, и на уровне груди (1,3 м) определялся их диаметр. Кустарники (и подрост деревьев в ярусе кустарников) пересчитывались, а если плотность их была очень велика, то

закладывались дополнительные малые площадки (субквадраты) внутри пробной площади. Субквадраты можно закладывать «на глаз» с использованием метровой палки и чередуя их с метровыми интервалами или применять специальный маркированный корд, который позволяет закладывать площадки 1x1 м или 0,5x2 м в случайном порядке с 2-метровым интервалом. На субквадратах визуально (по сетке с ячейками 0,1 дм²) учитывается покрытие, возможно также определение численности. Покрытие деревьев и кустарников определяется или в 100 точках, или сплошь вдоль 50-метровой центральной линии. Если растительность разомкнута, число учетов должно быть увеличено и определение покрытия ведется вдоль 150-метровой линии (*по трем трансектам вдоль пробной площади. – Прим. пер.*). На субквадратах могут отмечаться также мхи и лишайники. Учеты растительности могут дополняться информацией о высоте н.у.м., топографическом положении, материнских породах и почвах, сведениями о степени нарушенности и направлении развития. Гербаризируются образцы видов растений.

Такие учеты эффективны для измерения численности, встречаемости и покрытия видов растений разных размеров в самых разных типах растительности (Whittaker, Niering, 1965). Размер площади 0,1 га (20x50 м) пригоден для изучения лесов, травяной и пустынной растительности. Размер учетной единицы может быть увеличен до 0,5 га в случае крупнолиственных лесов и сокращен до 0,05 и даже до 0,01 га, если размеры деревьев и кустарников малы. Когда процедура описания освоена, одно описание у исследователя с помощником-ассистентом занимает от 45 минут до 1,5 часов. Вполне реально выполнить несколько описаний в течение одного рабочего дня.

1.3. Бесплощадочные и точечно-центрированные учеты

Висконсинская школа (Cottam, Curtis, 1949, 1956; Curtis, 1959 и статья 8) развила ряд других вариантов учетной процедуры. Если участок леса признан гомогенным, выбирается 50 или 100 точек (случайно или в систематическом порядке). Каждая из этих точек или дерево, ближайшее к этой точке, используется как точка учета и для ближайших к ней деревьев проводится измерение диаметров стволов. В этих же точках для характеристики надпочвенного покрова могут быть размещены субквадраты. Нет необходимости подробно рассматривать эти методы учета, так как их хорошо обсудил в своей монографии П. Грейг-Смит (Greig-Smith, 1964)^A. Расстояние от точек до стволов позволяет рассчитать их численность. Численность и диаметр стволов дают возможность оценить площадь оснований. По данным субквадратов рассчитывается встречаемость.

Система точечно-центрированных учетов обычно (хотя и не во всех случаях) оказывается более трудоемкой, чем метод 0,1 га-квадратов. Учеты

(случайные или систематические) одного участка с описанием почвенного покрова и условий среды требуют нескольких часов. Более эффективным этот метод оказывается в случае, если необходимо охарактеризовать большой контур растительности (свыше 10 га). Метод пробных площадей 0,1 га более эффективен в тех случаях, когда контур растительности имеет ограниченные размеры. Метод точно-центрированных квадратов оказался удобнее при выравненных условиях штата Висконсин, но при работе в горах, где изменения условий среды по градиентам протекают достаточно быстро, целесообразнее использовать площадочные методы. Информация, извлекаемая из растительности разными способами учета различна, но метод квадратов представляет больше возможностей для дальнейшей обработки.

Точно-центрированный метод может быть применен для изучения травяной растительности, если она представлена розеточными видами растений, а также пустынь, хотя совсем неясно, чем этот подход лучше площадочных методов. Применительно к травяной растительности без полога деревьев и кустарников внутри 0,1 га-квадрата закладывается 25 субквадратов площадью 1 м². Множество исследований, выполненных в принципах градиентного анализа, базировалось на субквадратах прямоугольной, квадратной и круглой формы самых различных размеров (Curtis, 1955; Dix, 1959; Perring, 1959; Itow, 1963; Gittins, 1965; Dix, Smiens, 1967; Beals, 1969). Дальнейшее обсуждение методов учета может быть почерпнуто из других работ (Brown, 1954; Cain, Oliveira, 1959; Phillips, 1959; Greig-Smith, 1964; Gounot, 1969).

1.4. Размещение описаний

После того как тип учетов определен, необходимо решить вопрос о числе учетов, получаемых во время полевой процедуры и способных отразить связь варьирования растительности и изменения условий среды. Принято думать, что лучшим способом размещения площадок по ландшафту является случайное [размещение]. И, тем не менее, формальная рендомизация (случайный характер) мест заложения точек учета оставлена всеми, кто пытался ее применять (см. Moore et al., 1970), потому что этот способ размещения учетов в поле слишком трудоемок, значительное число площадок оказывается негомогенными или нарушенными. Рендомизация оказывается малоэффективной для того, чтобы отразить варьирование растительности ландшафта. Наиболее часто применяемая процедура сводится к следующему:

I. Вдоль хорошо известного градиента изменения условий среды площадки располагаются через равный интервал (например, по горному склону вверх, по склону по компасу, вниз в пустынную котловину или от границы воды через пояса прибрежной растительности).

II. Если ландшафт существенно нарушен, то учеты могут быть размещены во всех достаточно больших и более или менее сохранившихся участках растительности. Так, к примеру, велись исследования представителями школы Висконсин.

III. В случаях сложного варьирования условий внешней среды (горные территории) учеты могут располагаться через произвольные интервалы и проводиться тогда, когда будет встречено новое сообщество или новая комбинация факторов среды.

Исследователь может пересекать горы, закладывая площадки и через каждые 50 м высоты н.у.м. или меняя затем экспозицию склона и исключая негомогенные и нарушенные площадки (если не изучается сукцессия). Такие учеты продолжаются до тех пор, пока полученные описания не представят характер изменений растительности и соответствующего им рисунка условий среды. Если топографические условия сложны и распределение сообществ ограничено по площади (например, в ущельях), места для заложения учетов выбираются произвольно (Whittaker, 1956, 1960; Whittaker, Niering, 1965).

Число учетов для характеристики объекта может существенно меняться. Некоторые данные можно получить даже при числе учетов от 5 до 20 (I). Для процедуры, выполняемой по принципам висконсинской школы, число учетов составляет от 50 до 100 (II). Для процедуры, применяемой автором (III), 50 или 60 учетов берутся из каждого 300-метрового интервала изменения уровня высоты (или из 1000-метрового). Потому для воссоздания полной картины изменения характера растительности горной системы с учетом пестроты материнских пород требуется, по крайней мере, несколько сотен учетов. Для фитосоциологического изучения учетные единицы часто выбираются исследователем в соответствии с полученным ранее знанием типов растительных сообществ. Для градиентного анализа лучше не учитывать этот момент и основываться только на вариации среды, игнорируя принадлежность сообществ к тем или иным типам. (Если на первом этапе сбора взята ориентация на существование в природе дискретных типов сообществ, то при обработке будет уже невозможно сравнить степень дискретности и непрерывности выделенных фитоценологических единиц.) Все три описанных процедуры учетов обеспечивают достаточно объективные исходные данные, хотя не являются формальной рендомизацией.

2. Трансекты одномерного комплексного градиента

2.1. Простые и сложные трансекты

При прямом градиентном анализе задачей является познание закономерностей отдельных видов и сообществ вдоль градиентов внешней

среды. Эта картина наиболее просто выявляется, когда места заложения пробных площадей последовательно располагаются вдоль этого градиента. Такой способ размещения пробных учетов носит название *трансекты*. Наиболее простой случай размещения пробных площадей – заложение трансекты вдоль известного исследователю градиента. Такие серии площадок по трансектам закладывались при изучении градиентов высоты (Mark, 1963; Mark, Sanderson, 1962; Scott et al., 1964; Wells, Mark, 1966; Beals, 1969a), пространственного изменения влажности (Horikawa, Okutomi, 1955; Okutomi, 1958; Mowbray, 1966; Mowbray, Oosting, 1968) и в растительности, окружающей водоемы (Beschel, Webber, 1962).

Во многих случаях, тем не менее, такие простые трансекты оказываются слишком ограниченными по своим возможностям и несут большие ошибки учета. Целесообразно проводить группирование большего числа учетов, представляющих различные варианты комбинации факторов среды во многих точках, в *сложные трансекты*. Площадки могут быть сгруппированы, к примеру, по 5 из 30-метровых интервалов высоты н.у.м. или по положению на пространственном градиента увлажненности. Такое группирование выявляет средние, более четкие и легче интерпретируемые картины распределения видов и сообществ вдоль градиентов. В табл. 1 приведен пример такой сложной трансекты. Каждая колонка в таблице показывает среднюю плотность древесных видов, полученную из 5 пробных площадей по 0,1 га. Вид кривой, показывающей как видовые сообщества увеличивают и уменьшают свое участие в сложении растительности вдоль градиента, репрезентативно отражает распределение видов по многим трансектам, которые послужили объектами изучения: простым и сложным, прямым и непрямым (Whittaker, 1967).

2.2. Сложные (комплексные) градиенты и ординация по факторам внешней среды

Градиенты внешней среды – комплексные явления. Вдоль пространственного градиента, к примеру, меняется высота над уровнем моря, многие факторы среды – количество осадков, гумусированность, температура и режим ветра, а также многие другие почвенные характеристики. Градиенты внешней среды должны рассматриваться как объединяющие много отдельных экологических факторов, которые одновременно меняются в пространстве (Whittaker, 1956, 1967). Градиентный анализ может быть основой упорядочения или ординации учетов либо 1) по отношению к комплексному градиенту распределения отдельных видов – прямой градиентный анализ, либо 2) вдоль осей максимального варьирования структуры сообществ, которые выявляются из информации самих учетов – непрямым градиентный анализ. Оси максимального варьирования могут соответствовать комплексному градиенту. (Последнее – в случае, если выделенные оси

Таблица 1. Сложная трансекта по градиенту топографического изменения увлажненности почвы на высоте 1830-2140 м в горах Санта-Каталина, Южная Аризона (Whittaker, Niering, 1965). Пятьдесят площадок ординированы по величине средневзвешенных (первая колонка) и объединены в подгруппы по пяти ступеням каждой трансекты. Топографические положения ранжированы от мезофильных каньонов (ступень 1) до ксерофильных открытых склонов (ступень 10). Данные означают число стволов деревьев с диаметром более 1 см на площади 0,5 га. Сообщества представляют собой сосново-дубовые вечнозеленые леса. См. также рис. 1.

Виды	Весы видов	Ступени трансект										Средняя плотность (га)	Среднее покрытие (%)	Постоянство на трансекте (%)	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10				
<i>Acer glabrum</i> var. <i>neomexicanum</i>	1	6											1,2	0,1	8
<i>Alnus oblongifolia</i>	1	53											10,6	3,0	10
<i>Salix lasiolepis</i>	1	55											11,0	0,6	10
<i>Abies concolor</i>	1	57	11										11,6	0,4	8
<i>Quercus gambelii</i>	1	32	10										8,4	0,05	6
<i>Juglans major</i>	1	7	6	1									2,8	0,08	16
<i>Pinus strobiformis</i>	1	39	12	2									10,6	0,36	18
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	2	44	65	27	1								27,4	1,79	32
<i>Robinia neomexicana</i>	2	8	5	2	1								3,2	0,06	16
<i>Rhamnus californica</i> ssp. <i>ursina</i>	2	3	13	4	1								4,2	0,31	28
<i>Prunus virens</i>	2	6	38	21	6	1							14,4	0,85	28
<i>Pinus ponderosa</i>	2	18	322	236	106	24	3	1	16	16	11	5	142,0	10,1	52
<i>Quercus rugosa</i>	2	126	93	58	36	22	12	12	16	12	11	5	79,0	2,5	40
<i>Quercus hypoleucoides</i>	3	2	223	335	526	536	362	124	124	53	62	11	446,8	19,1	90
<i>Arbutus arizonica</i>	3		2	8	27	16	8	7	7				12,2	0,27	32
<i>Pinus chiluhuana</i>	3		1	4	10	32	36	7	7				18,0	0,85	24
<i>Juniperus deppeana</i>	4		1	4	4	4	46	51	51	39	29	25	42,4	1,95	72
<i>Quercus arizonica</i>	4		9	18	47	72	98	100	100	82	25	19	94,0	3,03	62
<i>Pinus cembroides</i>	4			1	3	13	29	93	93	161	114	85	99,8	6,0	70
<i>Garrya wrightii</i>	4			1	4	9	5	13	13	68	57	10	33,4	17,3	66
<i>Arctostaphylos pringlei</i>	4				6	21	134	54	54	154	154	34	111,4	9,8	50
<i>Arctostaphylos pungens</i>	4				1	10	17	14	14	5	12	7	13,2	6,9	50
<i>Quercus emoryi</i>	5						5	8	8	18	14	76	24,2	0,77	22
Всего стволов на 0,5 га		456	801	722	779	769	755	481	481	596	478	272			
Средневзвешенное		1,46	2,27	2,54	2,89	3,12	3,43	3,67	3,67	3,89	3,85	4,20			
Сходство со ступенью 1 (%)		100	31,8	20,2	10,5	7,02	2,81	4,06	4,06	3,42	2,78	1,92			
Сходство со ступенью 10 (%)		1,92	4,85	8,04	10,1	19,4	27,3	54,2	54,2	48,8	56,0	100			
Среднее покрытие (%) деревьев		59	96	80	76	60	44	41	41	26	25	25			
кустарники		0,5	1,6	1,5	3,2	22	34	42	42	33	39	33			
травы		6,4	3,9	1,3	0,3	1,6	1,5	0,5	0,5	0,8	1,2	2,5			
Среднее число видов цветов		28,5	24,8	17,8	16,4	21,0	16,6	13,6	13,6	17,4	15,2	17,2			

не отражают временное, т.е. сукцессионное, непространственное варьирование растительности.) При прямом градиентном анализе в основе лежат или прямые измерения среды или индексы, отражающие позицию вида на градиенте композиции растительности, который связан с изменениями комплексного градиента среды.

В некоторых случаях, для комплексных градиентов возможно прямое измерение факторов среды в момент описания учетной единицы. Например, учет высоты н.у.м. осуществляется легко и эффективно, хотя сам этот фактор ни в коей мере не влияет на физиологию растений. Для некоторых случаев ординации возможно измерение факторов почвенной среды – влажности, гумусированности, увлажнения (Ellenberg, 1950, 1952), уровня плодородия и реакции среды вдоль используемого при изучении лесов градиента повышения покрытия лишайников (Westman, 1971), засоления и механического состава вдоль пустынного склона бахады (bajada; Yang, Lowe, 1956). При топографическом градиенте увлаженности учеты могут быть выполнены по положению точки учета в зависимости от глубины ущелья или дна долины, уровня закрытого или экспозиции открытого склона (в северном полушарии ряд от северной и северо-восточной экспозиции через северо-западную, западную и восточную к юго-восточной, южной и западной – градуировка горизонтальной оси на рис. 5). Топографическое положение – это огрубленная оценка комплексного градиента. Прочие подходы топографического анализа градиента увлажнения обсуждаются Лауксом (Loucks, 1962).

2.3. Ценоклины и композиционная ординация

Другие способы расположения площадок вдоль комплексных градиентов используются, когда факторы среды трудно поддаются измерению прямым путем. В этом случае теоретической основой ординации выступает следующая посылка: композиция (структура) сообщества отражает условия (биотоп) произрастания сообщества. Это положение проявляется в том, что комплекс-градиент – это градиент изменения композиции сообществ (см. табл. 1). Градиент изменения сообществ может быть назван также *ценоклином* (Whittaker, 1960, 1967; Maarel, 1960; Maarel, Leertouwer, 1967). Комплексный градиент и ценоклин вместе составляют градиент изменения сообществ и среды или экосистем (*экоклин*; Clements, 1936; Whittaker, 1960, 1967, 1970a). Если градиент сообществ отражает пространственный градиент, мы можем использовать положение сообщества на градиенте сообществ как отражение его положения на градиенте условий среды. Существует два основных подхода к ординации сообществ по их композиции, когда отсутствуют прямые данные учетов о комплексном градиенте.

2.3.1. Взвешенные средние

На рис. 1 приведены выровненные кривые для популяций видов вдоль градиента внешней среды (данные табл. 1). По позиции топографических центров или мод виды могут быть сгруппированы вдоль градиента. Для табл. 1 и рис. 1 виды могут быть сгруппированы по градиенту увлажнения в мезические (1), субмезические (2), субксерические (3) сухие или ксерические (4) и сильно ксерические (5) (Whittaker, Niering, 1965). Такие группы видов, выделенные по общности распределения по экологическим факторам, получили название *экологических групп*^B (Duvigneaud, 1946; Ellenberg, 1950, 1952; Tanghe, 1964; Whittaker, 1967). Техника определения весовых оценок независимо была открыта разными авторами; причем как с использованием данных прямых учетов градиентов среды (Ellenberg, 1948, 1950, 1953; Whittaker, 1951, 1954a, 1956, 1960; Whittaker, Niering, 1965, 1968a, b; Curtis, McIntosh, 1951; Curtis, 1955, 1959; Bray, 1956, 1960; Rowe, 1956; Knight, 1965; Waring, Major, 1964; Maycock, Curtis, 1960; Dix, Smiens, 1967; Beals, 1969b; McIntosh, 1967; Goff, Cottam, 1967), так и по градиентам неупорядоченности (Dyksterhuis, 1948, 1958; Dix, 1959; Itow, 1963).

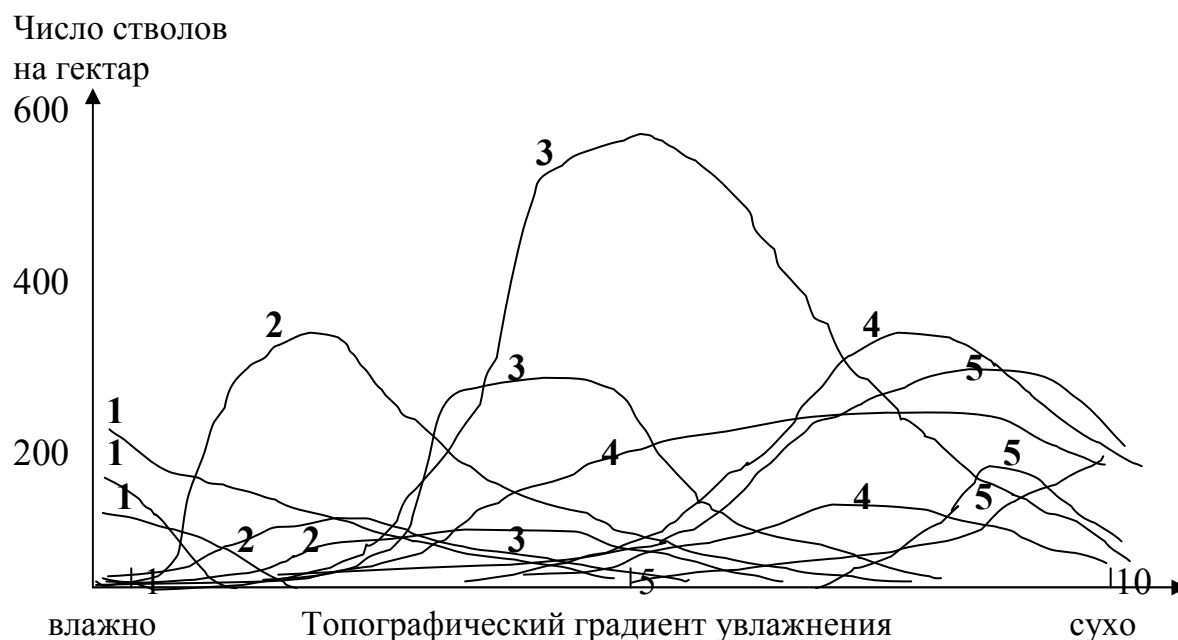


Рис. 1. Популяции видов и ценотические группы на ценоклине. Распределение видов указано для основных видов деревьев, расположенных на высоте 1830-2140 м высоты н.у.м. в горах Санта-Каталина, Южная Аризона, от мезических ущелий (слева) до южных ксерических склонов (справа) (табл. 1 и Whittaker, Niering, 1965). Экологические группы этих видов по отношению к топографическому градиенту увлажнения показаны значениями средневзвешенных табл. 1. Группы: мезические (1), субмезические (2), субксерические (3) сухие или ксерические (4) и сильно ксерические (5).

Выделение экологических групп проводится по данным полевых учетов, по экстенсивным наблюдениям за распределением видов в природе (Ellenberg, 1950) или на простых трансектах (Brown, Curtis, 1952; Whittaker, 1960; Whittaker, Niering, 1965; Dix, Smiens, 1967). Для изучения пространственного градиента увлажненности, к примеру, построение предварительных сложных градиентов может основываться на топографическом положении упорядоченных пробных площадей. Распределение видов по этим предварительным трансектам позволяет выделить экологические группы, на основе которых может быть выполнена более эффективная ординация по взвешенным средним значениям (Whittaker, 1960; Whittaker, Niering, 1965). Если распределение видов используется как основа для дальнейшего изучения распределения видов, то в этом случае метод представляет собой порочный круг (Whittaker, 1956), что было основой для критики градиентного анализа (Daubenmire, 1966; Langford, Buell, 1969; Gounot, 1969). Эта «кругообразность» не распространяется на трансекты, заложенные по высотному градиенту. Для топографических градиентов и других трансект, опирающихся на композиционную ординацию, «кругообразность» не обесценивает метод, так как ординация основывается на объективных отношениях видов и градиентов и использует усредненные обработкой учеты растительности и результаты прямого измерения факторов среды.

Выявленная континуальная смена экологических групп вдоль ценоклина, оцененная средневзвешенными^c, может быть использована как набор индексов относительной позиции вида в ценоклине (и отсюда – для комплексного градиента). Например, в первой колонке табл. 1 число стволов видов, оцененных как мезические (с числом баллов 1, всего 249 стволов), как субмезические (205) с баллом 2, как субксерические (2) с числом баллов 3, как ксерические (0) с числом баллов 4. Тогда сумма $\Sigma = 249 \cdot 1 + 205 \cdot 2 + 2 \cdot 3 + 0 \cdot 4 = 665$ сопоставляется с невзвешенной суммой (465, *т.е. просто числом стволиков. – Прим. пер.*), что дает результат 1,46 по значению средневзвешенного. Пятьдесят индивидуальных площадок были обработаны для выведения значения средневзвешенного и сгруппированы по 5 ступеням, полученным из суммарной трансекты, представленной в табл. 1. Прогрессивное возрастание величины средневзвешенного показано в нижней части табл. 1. В некоторых случаях бывает желательным получить два независимых значения средневзвешенных для двух ярусов, что дает основание строить две оси на графике (рис. 2). Два ряда средних оказываются сравнительно независимыми, и площадки могут отклоняться от главной оси и вверх и вниз (что вызвано колебаниями внешних факторов комплексного градиента, подвергнутого изучению [Whittaker, 1960; Whittaker, Niering, 1965]).

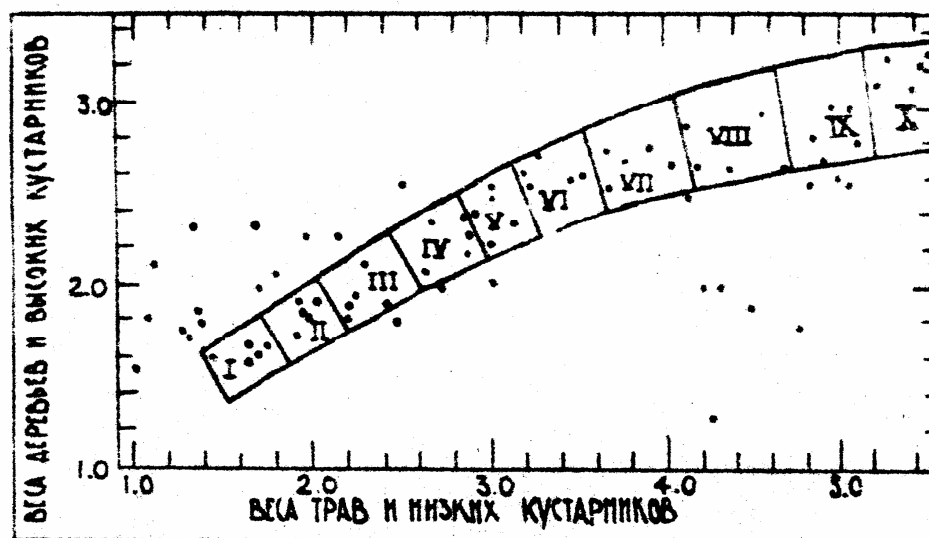


Рис. 2. Двойная ординация по средневзвешенным значениям площадок пустыни Соноран от высокой (минимальные значения индексов) к низкой долине или бахаде в районе Санта-Каталина, Аризона (Whittaker, Niering, 1965). Шкала по ординате показывает вес встреченных деревьев и деревянистых кустарников на площади 0,1 га, шкала по оси абсцисс – частоту встречаемости трав и кустарников на субквадратах 1 м². Точки представляют площадки учета, сгруппированные по 5 баллам в 10 ступеней сложной трансекты. Площадки, которые отклонились от ценоклина «верхняя – нижняя бахада», лежат вне оси. Описания над осью слева – из наименее ксерической бахады, нарушенной выпасом; те, что ниже оси справа, [находятся] под воздействием пустынного смыва.

2.3.2. Сравнение площадок

Если мы начнем с крайней площадки на градиенте, то все прочие будут постепенно характеризоваться возрастанием несходства с ней при увеличении удаленности по градиенту. Таким образом, мы можем использовать количественное сравнение площадок для отражения их расстояния по ценоклину (композиционная или экологическая дистанция [Whittaker, 1952, 1967]). Имеется много способов сравнить сходство площадок, что обсуждается в статье 6 (имеется в виду статья Д. Гудола "Индексы сходства и корреляции". – Прим. пер.). Один из наиболее простых показателей сходства имеет вид: $PS = 100 - 0,3 \sum [a - b] = \sum \min(a, b)$, где a и b в выбранных для сравнения площадках означают относительную важность всех видов. Площадка второй конечной точки градиента (или средняя из группы площадок) представляет противоположный экстремум условий. Используя процентное измерение сходства PS , мы можем расположить

площадки вдоль градиента от одного его конца к другому. Способ, в котором отражено изменение показателей важности, меняющихся вдоль градиента, приведен в нижней части табл. 1; процентное сходство показано как со степенью 1, так и со степенью 10. Обработка также может опираться на оценки, используемые при висконсинской сравнительной ординации и других методах непрямо́й ординации (Bray, Curtis, 1957; Beals, 1960; Loucks, 1962; Whittaker, 1967). Отличие описанной процедуры от непрямо́го градиентного анализа заключается только в том, что конечные точки для анализа сходства выбраны по условиям среды. На рис. 3 показан вариант этой ординационной техники (Whittaker, 1960). Площадки, опять-таки, сгруппированы в ступени пяти градаций, выделенных при анализе сложной трансекты.



Рис. 3. Ординационная техника по сходству пробных площадей, примененная к низкогорным (610-910 м) лесам в горах Сискиью (Siskiyou Mountains) юго-западного Орегона (Whittaker, 1960). Использованы три точки отсчета, каждая как среднее из 5 площадей по 0,1 га: наиболее мезофильные лощины (1), средние, открытые восточно-ориентированные склоны (2) и наиболее ксерические южные и юго-западные склоны (3). Эти числа были использованы в качестве весовых коэффициентов. Для каждой площади оценивалось ее сходство с тремя уже упомянутыми градациями, оценки суммировались и таким образом определялся индекс «подобия описаний» («sample affinity») для ординации. Значения сходства умножались на веса и сумма взвешенных значений делилась на невзвешенное «подобие описаний», задавая индекс градиента увлажнения по оси абсцисс и позволяя расположить площадки от наименее (1) к наиболее влажным (3). Площадки с низкими значениями подобия отклонились по различным причинам (материнская порода или нарушенность) от основного массива ценоклина. Площадки с подобием выше 0,85 были сгруппированы по 5 в 10 ступеней сложной трансекты топографического градиента влажности.

2.4. Эффективность ординации

Возможности, с помощью которых могут быть сравнены различные варианты ординационной техники, дискутировались в ряде публикаций (Whittaker, 1960, 1967; Bray, 1961; Loucks, 1962)^D. Эффективность ординационных подходов заключается в следующем:

- I. Можно полагать, что возрастание эффективности ординации будет заключаться в уменьшении дисперсии видов в пределах интервала среды, охваченного трансектой. Дисперсия может быть измерена как стандартное отклонение, если данные адекватны, однако можно поступить более простым способом: сравнить протяженность участков, на которых вид распространен. Эти числа могут быть усреднены для двух трансект, которые сравниваются. Используется один список видов, которые учитывались и отмечены не во всех, а лишь в некоторых ступенях трансекты (Whittaker, 1960, 1961).
- II. Можно полагать, что более эффективная ординация выражается в приближении результата к биномиальному распределению оценок вида вдоль градиента и, таким образом, падению величины оценок в обе стороны от моды или пика распределения. Различие в оценках видов по ступеням непрерывной трансекты при усреднении дает индекс, который убывает при повышении эффективности ординации. Если нужно выполнить измерения более тонко, то различия оценок, которые последовательно убывают от пика к краям градиента, суммируются, и от этой суммы вычитается величина, которая возрастает при удалении от пика (Bray, 1961).
- III. Можно полагать, что более эффективная ординация имеет результатом показатели наивысшего сходства между соседними площадками трансекты. Лоукс (Loucks, 1962) использовал статистический тест оценки сходства, но расчет процентного сходства (или другое измерение сходства) может быть усреднен для площадок одной ступени трансекты или для соседних ступеней, отражая успех ординации, в размещении сходных площадок рядом друг с другом.

Композиционная ординация (взвешенные средние или сравнение площадок) оказывается во многих случаях более эффективной, чем ординация по прямым измерениям среды. Таково положение при ординации по топографическому градиенту увлажнения; ординация по высоте н.у.м., наоборот, оказывается более эффективной при использовании учетов среды, хотя возможна и по композиции. Между двумя основными вариантами композиционной ординации – по взвешенным средним и по сравнению площадок – преимущества несущественны. Ординация с использованием средневзвешенных наиболее успешна тогда, когда изменения вдоль градиента достаточно велики, и в этом случае они выявляются любым вариан-

том прямого градиентного анализа. Ординация по сходству площадок может быть выгоднее тогда, когда изменения вдоль градиента менее заметны при полевом обследовании. Ординация сравнением площадок может быть признана более предпочтительной и в тех случаях, когда количество описаний ограничено или различия между площадками оказываются более наглядными, чем изменения комплексного градиента, и потому не удастся выделить экологические группы. В этих случаях возможно также заменить средневзвешенные какими-либо вариантами техники непрямой ординации (Bray, 1956; Dix, Butler, 1960; Beals, 1969b); для таких случаев могут быть выявлены композиционные оси варьирования и сообществ, и отдельных видов, о чем будет сказано в следующих статьях.

3. Анализ межфитоценоотических мозаик

В большинстве районов растительность носит сложный характер, обусловленный действием бóльшего числа факторов, чем один комплексный градиент. Возникает задача вычленить действие отдельных комплексных градиентов, а также выявить их взаимоотношения. Описано много вариантов техники анализа межфитоценоотических мозаик. Мозаика растительности ландшафта, опирающаяся на различные типы растительных сообществ и их отношения друг к другу, во многом отлична от межфитоценоотической мозаики, показывающей ассоциирование видов без группирования сообществ в типы.

3.1. Перекрестные трансекты

В некоторых случаях два комплексных градиента оказываются преобладающими в создании условий для формирования растительности ландшафта. Таково положение в горах, где превалирует высота н.у.м. и топографический градиент влажности. Потому бывает интересным проанализировать изменение растительности в осях этих градиентов (если нарушение и материнские породы не вносят большой вклад в варьирование растительности). Растительность Больших скалистых гор (Whittaker, 1956) анализировалась на четырех трансектах градиента топографической влажности, расположенных через 1000-футовый интервал высоты, и на четырех трансектах высоты н.у.м., заложенных в условиях постоянства градиента топографического увлажнения. (Взвешенные средние были использованы для классификации всех площадок на мезические, субмезические, субксерические и ксерические.) Площадки каждой из высотных групп были использованы для изучения влияния на растительность высотного градиента. Мозаика растительности при таком подходе может быть представлена как результат действия каждого градиента порознь и при их взаимодействии. Когда различия в высоте н.у.м. оказываются несущественными, может

быть выявлено влияние экспозиции и крутизны склона (Perring, 1959, 1969; Ayyad, Dix, 1964). Ординация сравнением площадок бывает успешной тогда, когда участки недостаточно хорошо различаются по значениям средневзвешенных или при использовании сетчатых трансект. Для двух и более градиентов могут быть отобраны площадки, расположенные у концов, и все прочие площадки затем ординируются по отношению к ним. Площадки могут быть также расположены в осях этих градиентов с определением координат по Брею и Кертису (Bray, Curtis, 1957), если преобразовать эту технику в прямой градиентный анализ.

3.2. Сравнение ценоклинов

Возможно сравнение градиентов сообществ разных ландшафтов (или разных склонов по высоте, материнским породам, нарушенности). Ценоклины могут быть сопоставлены разными способами:

- 1) относительной представленностью и распределением по градиентам основных популяций видов. Рис. 4, например, показывает распределение нескольких видовых популяций вдоль топографического градиента увлажнения на трех материнских породах при сходном климате в низкогорьях Сисью (Whittaker, 1954b, 1960; сравни: Whittaker, Niering 1968a). Резкие различия проявились при сравнении и распределении видов на трех материнских породах;
- 2) характером и композицией растительных сообществ в центральных точках градиентов. Эти сообщества, если они не нарушены, могут быть использованы в качестве «промежуточных климаксовых структур» (Whittaker, 1956). Вдоль топографического градиента такие средние точки располагаются по ряду от восточных и северо-западных склонов;
- 3) представленностью типов сообществ. Подобно тому, как вдоль градиентов меняются видовые популяции, меняются так же и типы сообществ. На десятиступенчатой трансекте какой-то тип сообществ может занимать ступени от 3 до 9 при достаточной увлажненности, но может и совсем исчезать или смещаться к мезическому концу в условиях более аридного климата, занимая позиции ступеней 1-2 или 3-4;
- 4) флористической композицией всей растительности ценоклинов. Флора ценоклинов может быть охарактеризована спектром жизненных форм по Раункиеру, представленностью разных типов ареалов и гамма-разнообразием (Whittaker, 1960; Whittaker, Niering, 1965, 1968b);
- 5) степенью флористической дифференциации сообществ вдоль градиента, т.е. степенью изменения состава флоры (бета-разнообразием, т.е. разнообразием между площадками) (Whittaker, 1960, 1965, 1967; Whittaker, Niering, 1965, 1968b).

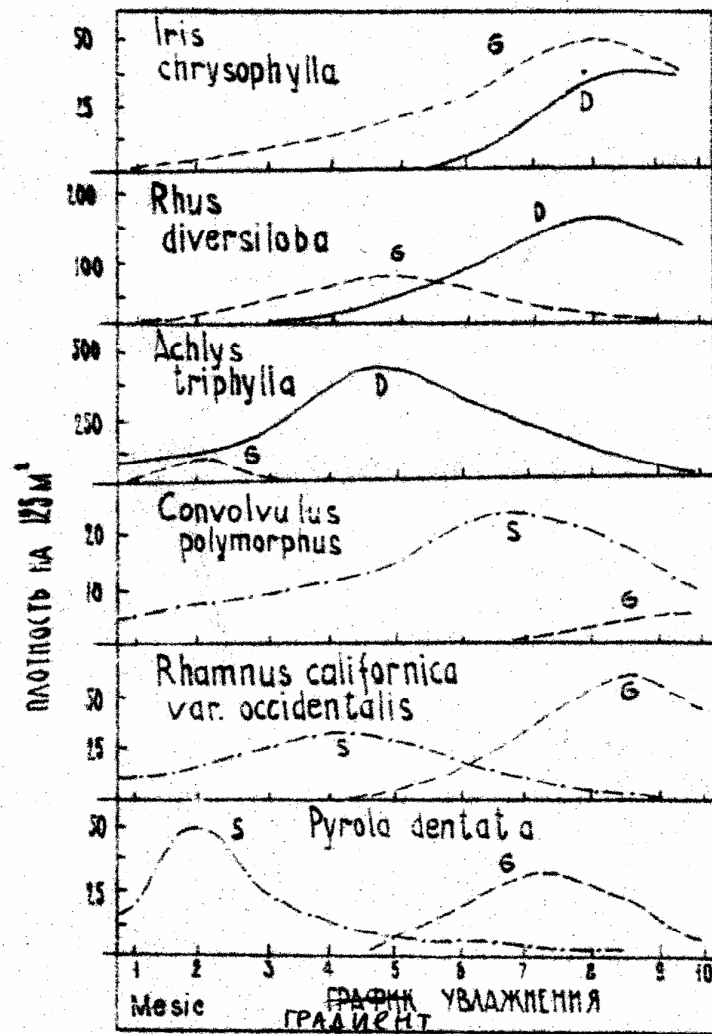


Рис. 4. Популяционные сдвиги по направлению к мезическому концу [градиента] в отношении к материнской породе в низкогорьях гор Сисью, юго-западный Орегон (Whittaker, 1960). В каждом случае популяционные распределения сдвинуты влево (в наиболее мезическую сторону по отношению к градиенту увлажнения) от кислых материнских пород (D = кварцевый диорит) к основным породам (G = оливиновое габбро) и ультраосновным (S = серпентинит и перидотит). Три изученных района были расположены рядом друг с другом в сходном климате, но выявленное смещение моды под воздействием материнских пород характерно для видов более или менее влажного климата.

3.3. Карты мозаичности

Два комплексных градиента могут быть использованы в качестве осей для схемы, как это показано на рис. 5. Площадки каждого ландшафта

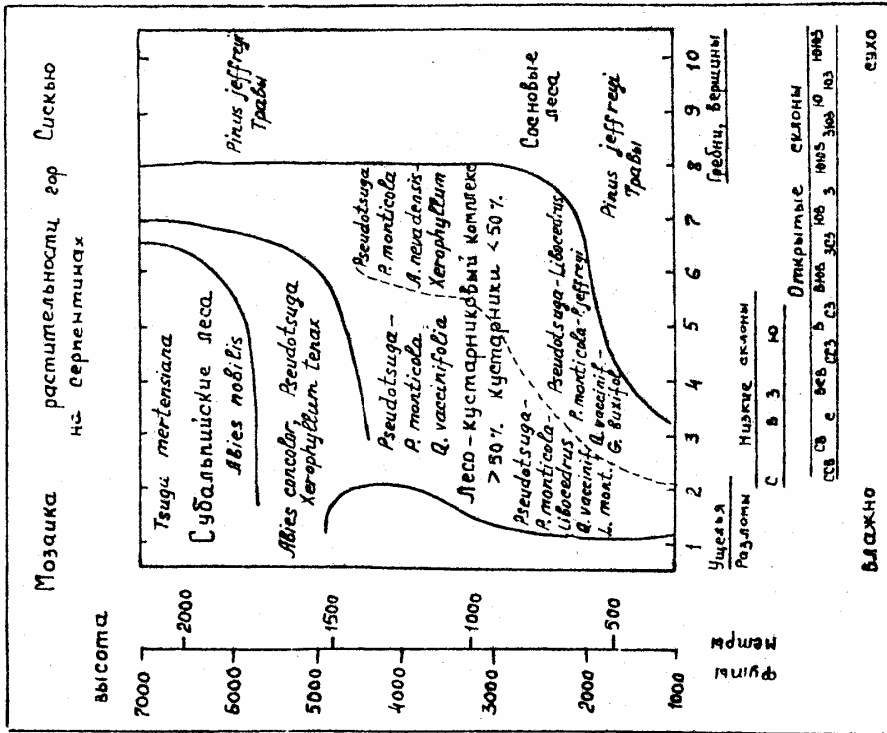
группируются в типы сообществ или переходы между ними, и каждая площадка помещается на схеме в соответствии с высотой и топографическим положением. Границы проводятся в зависимости от типов сообществ и с учетом условий среды, которые этими типами заняты, так что в конечном итоге удается выявить зависимость распределения типов сообществ от изменений условий среды (поскольку топографическое положение представляется достаточно грубой оценкой, границы разных типов могут оказаться перекрытыми, и в этом случае лучше руководствоваться положением средних, корректируя границы). На рис. 5 показано две таких карты мозаичности, по которым главные характеристики растительности могут быть сравнены для кислых (диорит) и ультраосновных (серпентинит, перидотит) почв внутри одной и той же горной системы южного Орегона (Whittaker, 1960; сравни: Whittaker, Niering, 1968b; Waring, Major, 1964).

3.4. Номограммы

Мозаичные карты, где показано положение площадок, могут быть подвергнуты дальнейшей обработке. При этом возможно объединение площадок в 5 или 10 ступеней с выведением средних характеристик сообществ для каждой группы и уточнением на этом основании их позиции на схеме. Когда будут получены усредненные оценки важности видов на карте, можно построить изодемы их распределения. Такие популяционные изодемы обычно имеют вид эллиптических кривых (рис. 6, верхний, левый), но при генетической неоднородности видов характер карт оказывается более сложным (см. три остальные карты). На такого же рода схемах могут быть построены номограммы и для уровня типов сообществ, как это показано на рис. 7 (Whittaker, 1956; Whittaker, Niering, 1965).

4. Заключение

Схематизируем пути, которыми разные варианты техники [ординации] могут быть использованы для целей градиентного анализа. *Первая* возможность использования результатов заключается в классификации растительных сообществ, хотя ординация основывается на градиентах и непрерывности в большей степени, чем на классах. Трансектные таблицы являются наиболее эффективным способом выражения информации о распределении вида в зависимости от условий среды и о связи между ними. *Вторая* возможность заключается в выявлении взаимоотношений градиента на трех уровнях экологических явлений: условиях среды, популяциях видов и характеристиках растительных сообществ. Различные типы фигур, нарисованные по усредненным данным, показывают варьирование растительности под влиянием условий среды:



а

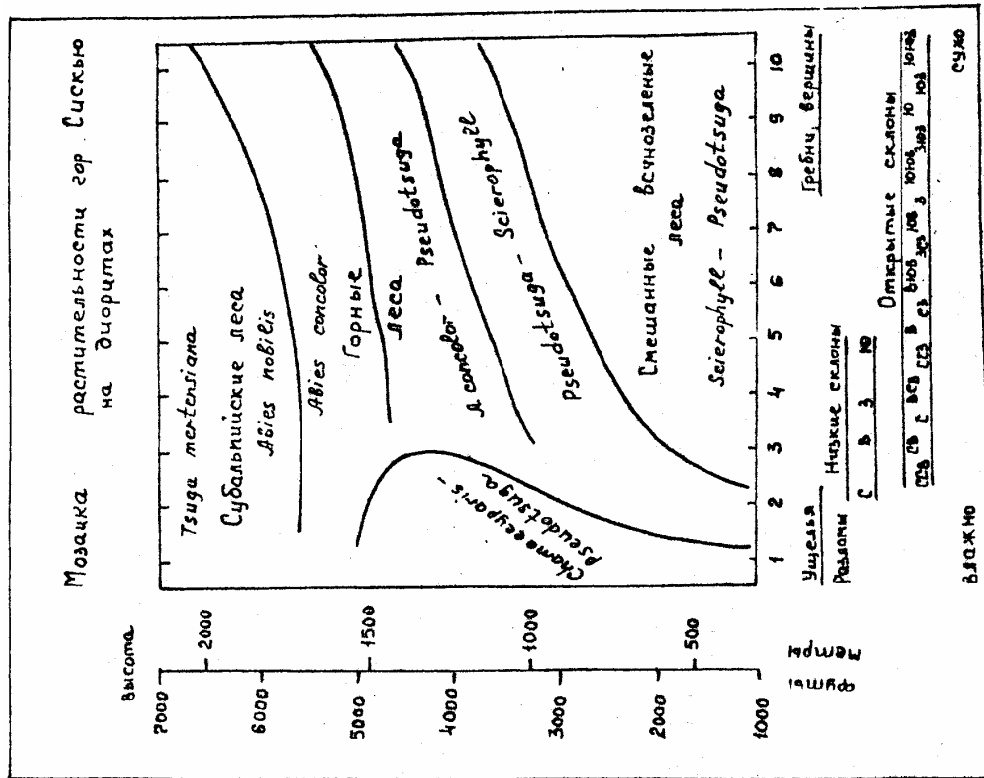
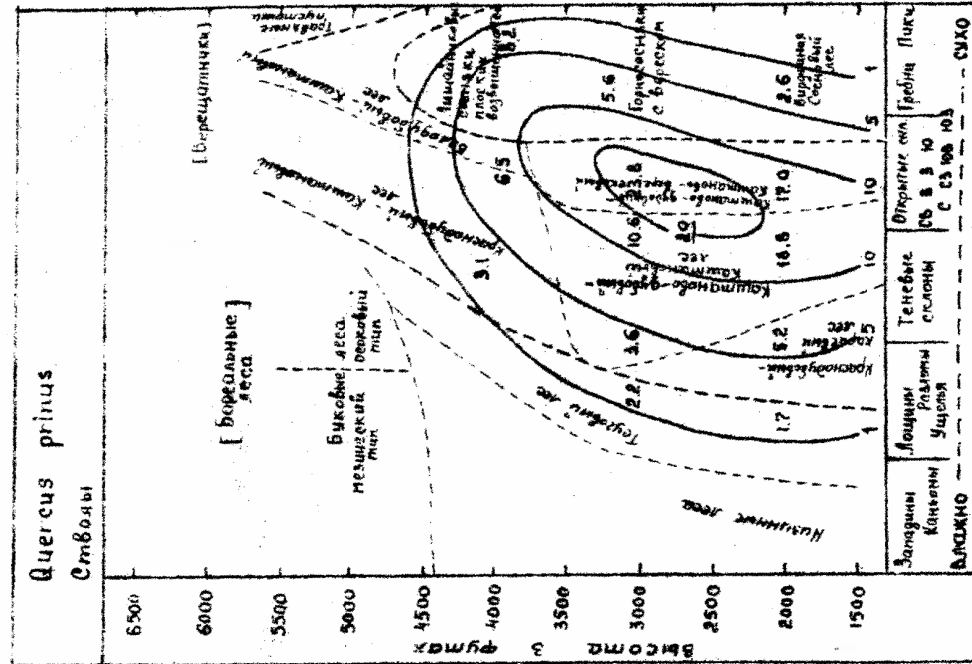
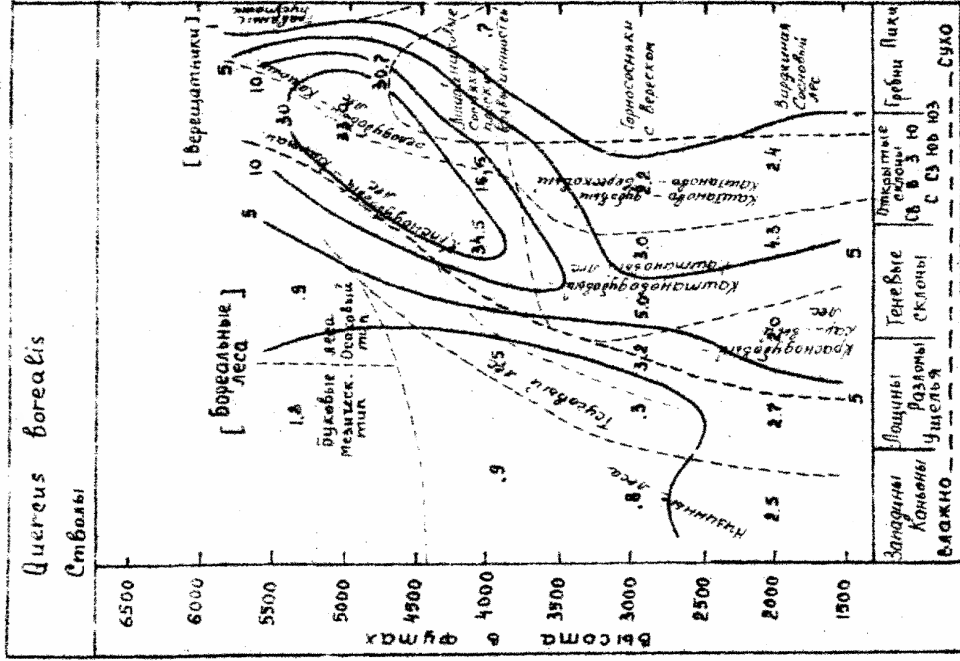


Рис. 5. Мозаичная диаграмма для растительности кварцевого диорита (снизу) и серпентинита (сверху – а) в горах Сисью юго-западного Орегона (Whittaker, 1956, 1960; Whittaker, Niering, 1965, 1968b). Описание растительности от высоты и топографии. Границы для типов сообществ проведены по средним значениям переходов между типами. Растительность на каждой материнской породе считается сложной мозаикой непрерывности и дискретности (Whittaker, 1960).



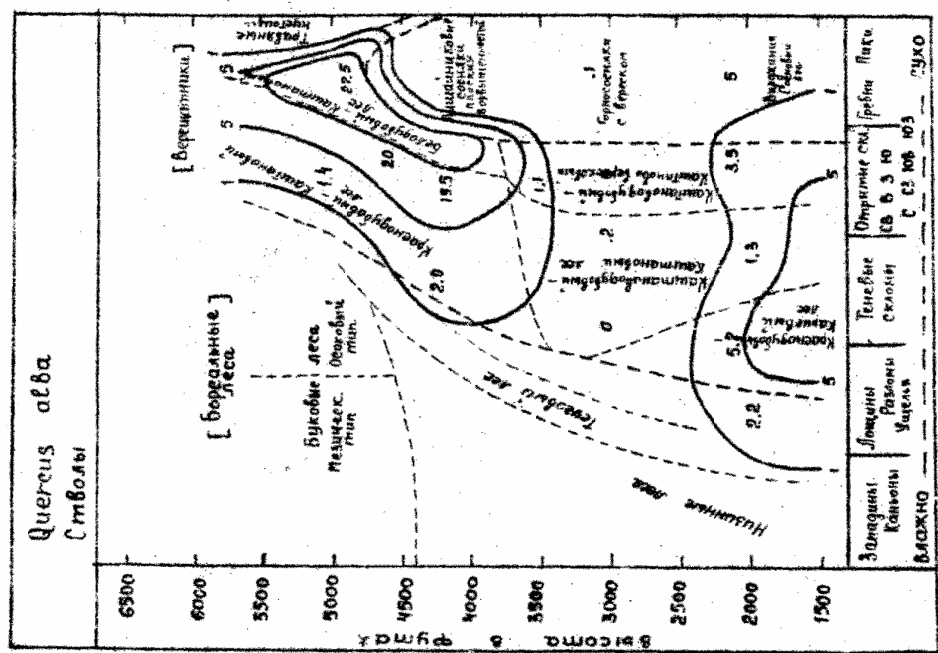
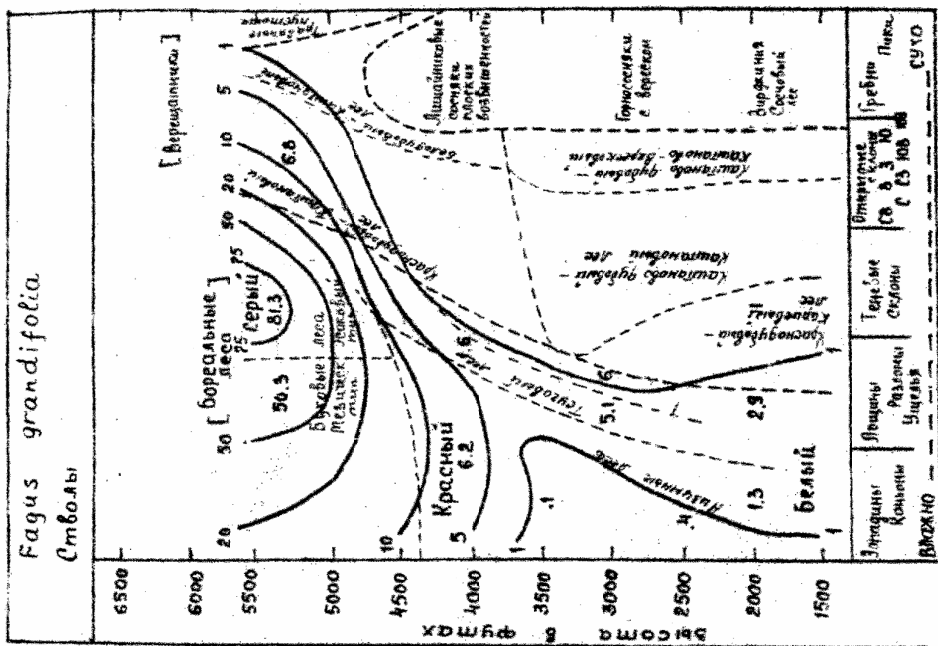
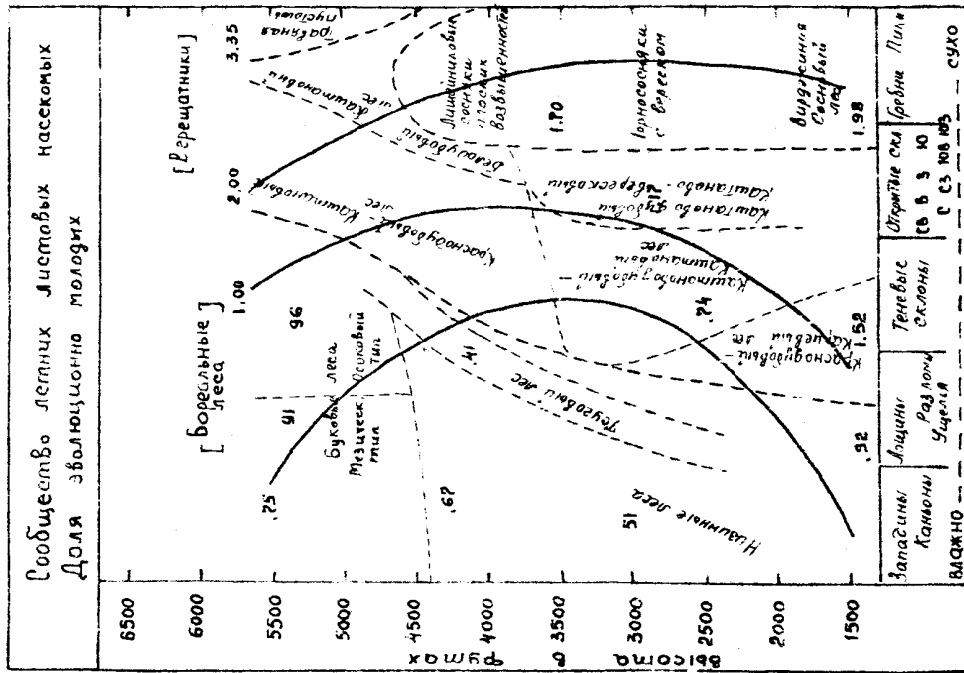
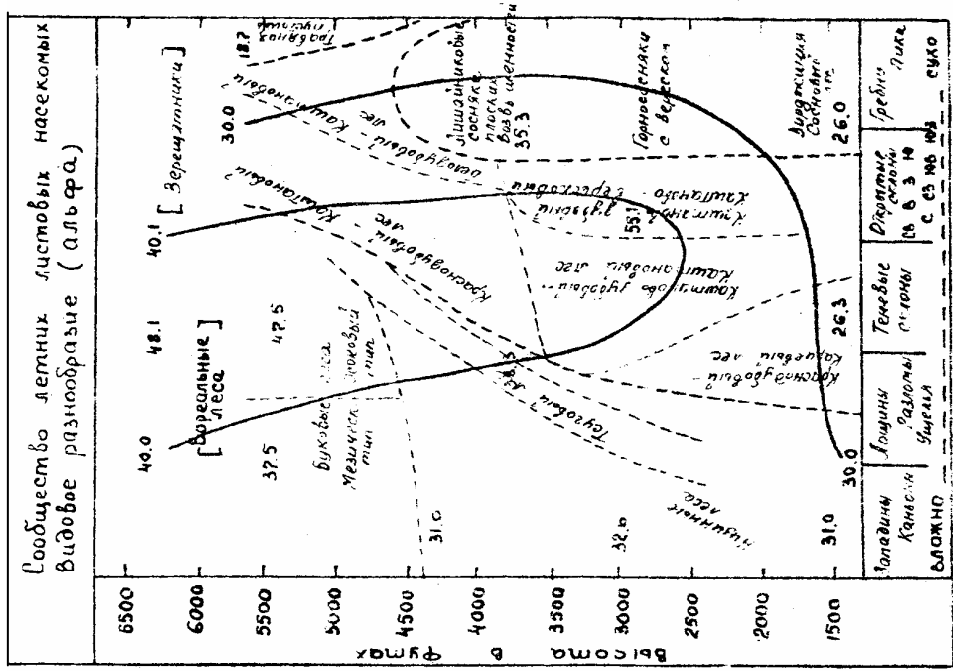


Рис. 6. Популяционные номограммы для четырех древесных видов Больших скалистых гор Теннесси (Whittaker, 1956). Процент числа стволов в сложных учетных единицах (в долях от 1000 стволов) нанесен на мозаичную карту, и сходные значения объединены популяционными линиями (изодемами). *Quercus prinus* демонстрирует типичное холмообразное распределение популяции с одним «пиком» и убыванием численности по всем направлениям от области максимума. Три других вида демонстрируют более сложную картину [распределения], отражающую их генетическую разнородность.



а



б

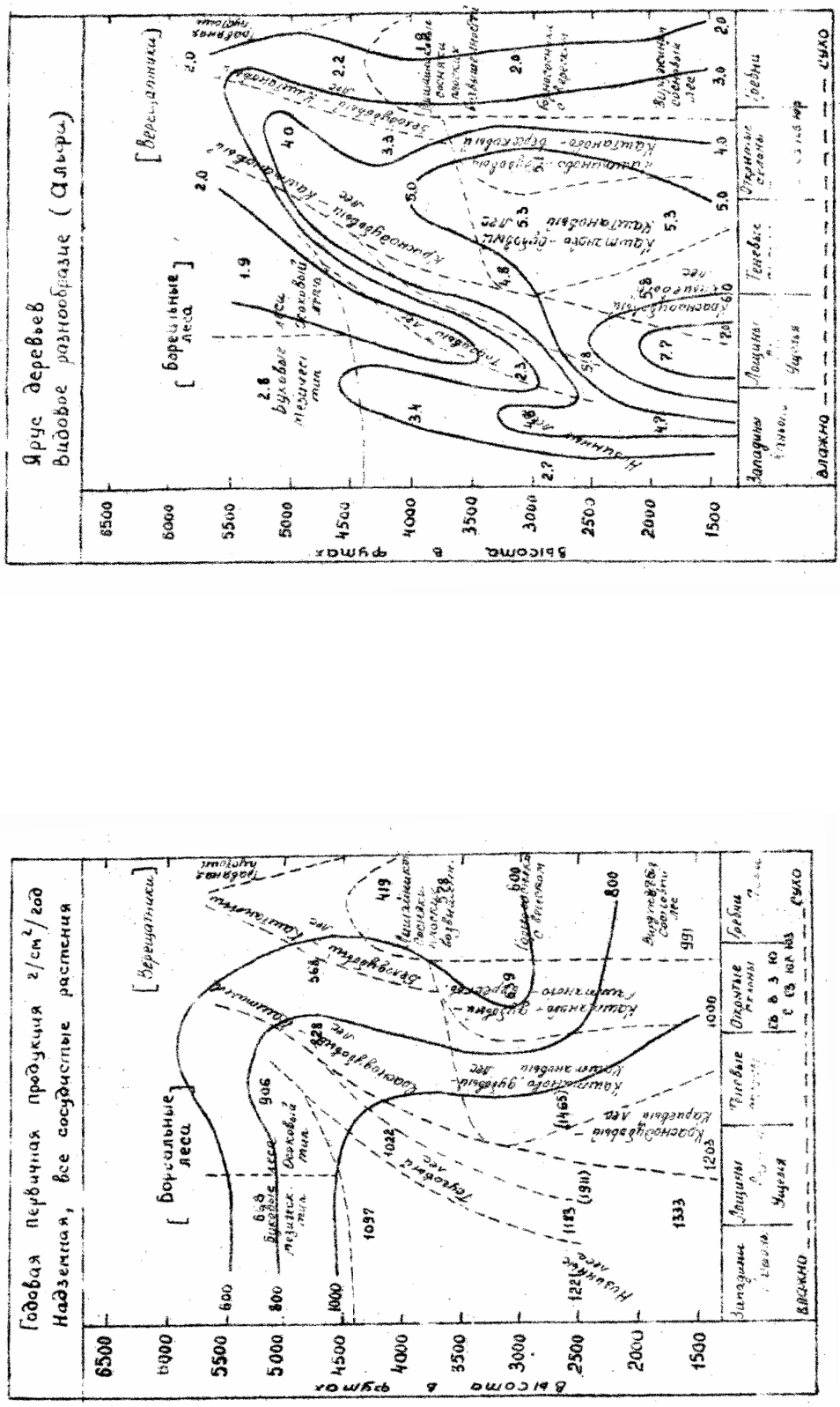


Рис. 7. Номограммы для характеристики сообществ Больших скалистых гор Теннесси. Сверху слева (a) – долевое участие более [эволюционно] современных насекомых в наземных пробах, отражающее концентрацию более примитивных форм в условиях влажного климата; сверху справа (b) – видовое разнообразие насекомых в наземных пробах. Снизу слева – первичная продукция лесных сообществ (Whittaker, 1966); снизу справа – видовое разнообразие смешанных описаний древесного яруса (Whittaker, 1956).

- 1) популяции видов в зависимости от условий среды и друг от друга (рис. 1, 4 и 6);
- 2) характеристики сообщества в зависимости от условий среды (рис. 9 в следующей статье и рис. 7);
- 3) типы сообществ в зависимости от условий среды (рис. 5);
- 4) видовые популяции и характеристики сообществ в зависимости от типов сообществ (рис. 6 и 7).

Многие из рисунков, приведенных в следующей статье, иллюстрируют приложение различных вариантов ординационных техник для показа тех же взаимоотношений. *В-третьих*, описанные варианты техники при сложности растительности и ее отношений со средой являются целеуказующими для развертывания более интенсивных казуальных (причинно-следственных) и функциональных исследований различных аспектов этих отношений. В конечном итоге, градиентный анализ дает возможность понять растительность как мозаику популяций и сообществ, контролируемых условиями среды. Это положение будет развито в следующей статье.

5. Резюме

Прямой градиентный анализ основывается на учетах растительности, отражающих структуру и характеристики условий среды в различных точках ландшафта. Площадки должны быть гомогенными в отношении растительности, достаточно большими, чтобы раскрывать ее структуру, и достаточно удобными для работы. Три типа учетов нашли широкое применение при использовании методов градиентного анализа: (1) описания школы Браун-Бланке, (2) квадратные площадки с площадью 0,1 га или другой фиксированной площадью, использованной во многих ординационных исследованиях (3), бесплощадочные или центрированные вокруг точек учеты школы висконсинцев.

Для прямого градиентного анализа проводится ординация или на основе измерений среды, или через посредство других индексов, выражающих отношение сообществ к условиям среды и их месту на градиенте этих условий. Имеется два наиболее эффективных приема ординации по композиции сообществ:

- 1) использование взвешенных средних, выделенных на основе экологических групп – наборов видов, центры распределения которых лежат в одном и том же классе условий среды;
- 2) сравнение всех площадок с площадками концов градиента, представляющими экстремальные условия.

Может быть сопоставлена относительная эффективность разных вариантов ординационной техники. Путем ординации описания площадок могут быть объединены в трансектные таблицы, которые показывают из-

менения вдоль градиента и отдельных видовых популяций, и целых сообществ.

Описано несколько методов из числа прочих вариантов ординационных техник, используемых для изучения растительности, контролируемой более чем одним комплексным градиентом:

- 1) перекрестные трансекты, показывающие отношение растительности к двум градиентам среды в пределах одного района исследования;
- 2) ценоклины или градиенты сообществ (обычно вдоль градиентов увлаженности) сравниваются для различных высотных поясов, различных материнских пород и климата;
- 3) карты мозаичности показывают распределение видов сообществ в зависимости от двух экологических факторов;
- 4) номограммы показывают отношение видовых популяций и характеристик сообществ к условиям среды и растительности, отражаемой картами мозаичности.

Таким образом, можно изучить растительность ландшафта, как мозаику видов и сообществ вдоль градиентов среды.

ПРЯМОЙ ГРАДИЕНТНЫЙ АНАЛИЗ. РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Введение

Есть все основания полагать, что использование градиентного анализа позволяет достичь больших успехов в изучении естественных сообществ. Результаты градиентного анализа полезны для многих направлений развития теории сообществ, позволяя составить представления о том, как виды распределены по отношению друг к другу в сообществах и какова природа ассоциаций видов. Эти исследования дают основание сделать вывод о том, что сообщество – это ансамбль видов, организованный внешними экологическими факторами. Выявление характера распределения видов по градиентам позволяет широко использовать получаемые данные для практических задач ординации и классификации сообществ. Достаточно подробно результаты градиентного анализа обсуждались во многих статьях и обзорах Уиттекера (Whittaker, 1951, 1956, 1967) и Макинтоша (McIntosh, 1967). Графики, приведенные в предыдущей статье, дают хорошее представление о результатах градиентного анализа, достигаемых при использовании разных вариантов техники, а в этой статье мы обобщим некоторые из этих результатов.

2. Формы распределения видов

Основная форма распределения видовых популяций вдоль комплексных градиентов факторов экологической среды – колоколовидная, похожая на биномиальную кривую Гаусса, что проиллюстрировано табл. 1 и рис. 1 в предыдущей статье (Whittaker, 1951, 1956, 1967; Brown, Curtis, 1952). Если градиентов два, то большинство популяций имеет форму Гауссовой поверхности, как это показано на рис. 6 (сверху слева) с формой популяционного распределения, напоминающей холм. Форма распределения при N -мерном количестве осей может быть названа «атмосферным распределением» (Bray, Curtis, 1957) с центром максимальной плотности в гиперпространстве комплексных градиентов, выступающих как оси координат. От этого центра плотность распределения убывает во всех направлениях. Мода распределения вида на комплексном градиенте не является его физиологическим оптимумом, а отражает эффект конкуренции с другими популяциями сообщества. Центр распределения популяции может быть смещен в сторону от наиболее благоприятных физиологических условий, где достигается максимальная скорость роста.

Многие виды могут отклоняться от Гауссового распределения в сторону более сложных форм распределения (три остальных графика рис. 6). Би- или полимодальное распределение в этом случае отражает генетическую неоднородность популяции и специализацию вошедших в нее экотипов к разным вариантам условий среды. Как показано на рис. 6, эти пики могут быть сближены или разомкнуты друг от друга. В большинстве случаев полимодальность при детальном морфологическом изучении позволяет видеть и морфологические различия разных экотипов. Если пики сближены или образуют седловину, то всегда удается найти экотип, который представляет собой постепенный переход между экотипами, образовавшими пики (*Quercus borealis* на рис. 6). Таким образом, анализ формы распределения вида в осях комплексных градиентов дает результат, имеющий значение для генэкологии (Whittaker, 1956).

На рис. 6 может быть замечена скошенность «популяционного холма» по отношению к комплексным градиентам. В горах, при переходе высоких уровней к низким (обычно с сухим климатом), распределение видов обычно смещается влево к более мезическому концу топографического градиента увлажнения. Подобные явления отмечаются всегда, когда рассматриваются видовые популяции при смене влажного климата аридным, что наблюдается при снижении высоты (Boyko, 1947; Walter, Walter, 1953; Perring, 1960). Такое же смещение наблюдается и при замене более благоприятной для данного климата материнской породы менее благоприятной (рис. 4), замене диорита серпентинитом или диорита известняком (Whittaker, 1960; Whittaker, Niering, 1968a, b). Более сложные формы смещения моды наблюдаются при бимодальном или полимодальном распределении (Whittaker, 1960).

3. Индивидуальность видов

Центры видовых популяций распределены вдоль комплексного градиента более или менее случайно (рис. 1). Когда распределения видов анализируются средствами непрямого градиентного анализа, центры их распределений оказываются скорее разомкнутыми, чем собранными в группы (Whittaker, 1967). Виды не образуют более или менее четких экологических групп, распределены в соответствии с принципом индивидуальности: каждый вид распределен по-своему в соответствии со своими генетическими, физиологическими и популяционными особенностями, определяющими его отношение к условиям среды [включая и эффекты взаимодействия с другими видами (Ramensky, 1924; Gleason, 1926, 1959; Lenoble, 1926, 1928)].

Виды могут быть объединены в экологические группы и группы характерных видов по сходству распределений, но такое группирование всегда более или менее произвольно.

4. Непрерывность сообществ

Видовые популяции с их выраженными пиками и амплитудами, перекрываясь, дают популяционный континуум или композиционный градиент (Whittaker, 1951, 1956, 1967; Curtis, McIntosh, 1951; McIntosh, 1967). Таким образом, в результате градиентного анализа подтверждается принцип, сформулированный Раменским и Глизоном (Ramensky, 1924; Gleason, 1926), который гласит, что сообщества постепенно переходят одно в другое (если сообщества не разделены из-за резкой границы условий среды или нарушенности). В случае, если на растительность действует более чем один комплексный градиент, то она может трактоваться как *сложный популяционный континуум*, который в некоторых ландшафтах может быть разорван на дискретности из-за резкого изменения условий среды или нарушенности (Whittaker, 1951, 1956, 1967). Физиономические изменения сообществ по градиенту, так же как и композиционные изменения, тоже образуют континуум вдоль экологических градиентов (Beard, 1955; Whittaker, Niering, 1965, 1968b). Отношение растительности к градиенту, таким образом, может быть рассмотрено либо как популяционный континуум, либо как последовательность типов сообществ с более или менее произвольными границами. Такое изменение типов сообществ вдоль экологического градиента называется *экологической серией* (Cajander, 1903; Keller, 1925, 1926; Sukachev, 1928, 1932). Ряд физиологически определенных доминантных типов (формаций), упорядоченный вдоль градиента, носит название *формационной серии* (Beard, 1944, 1955; Whittaker, Niering, 1968b).

В некоторых случаях отсутствие скачков в изменении градиентов или нарушенности может менять континуум сообществ (рис. 8). Распределение в этом случае определяется термином, звучащим как «платообразное распределение» (Whittaker, 1956, 1967), и интерпретируется как вертикально усеченное гассуово распределение сильных доминантных видов. Такие распределения вызывают относительную дискретность композиции сообществ (по крайней мере, в отношении доминантных видов). Некоторые соображения по поводу платообразных распределений сводятся к следующему:

- 1) наблюдаемые случаи платообразных распределений имеют крайне малое число, в то время как градиентным анализом уже выявлены тысячи колоколообразных распределений;
- 2) такие случаи чаще проявляются в экстремальных условиях, когда сообщество представлено, чаще всего, одним доминантным видом. Биелс (Beals, 1969a) обнаружил, что большинство таких случаев проявляется при резком изменении высоты н.у.м. и крайне редко они могут быть отмечены при пологих склонах;

- 3) сообщества, сравнительно дискретно сменяющие друг друга по одному комплексному градиенту, оказываются непрерывно связанными с сообществами по другим градиентам (Whittaker, 1956);
- 4) в некоторых случаях, например, в высокогорных буковых лесах (Whittaker, 1956, 1967; Mark, 1963; Scott et al., 1964), доминантный вид показывает относительно дискретную картину распределения, но непрерывно меняются все прочие виды этих сообществ. Таким образом, увлеченная на первый взгляд картина дискретности растительности перерастает в непрерывность при учете всей композиции сообщества. Платообразные распределения, таким образом, должны оцениваться как частные и имеющие весьма локальное распространение.

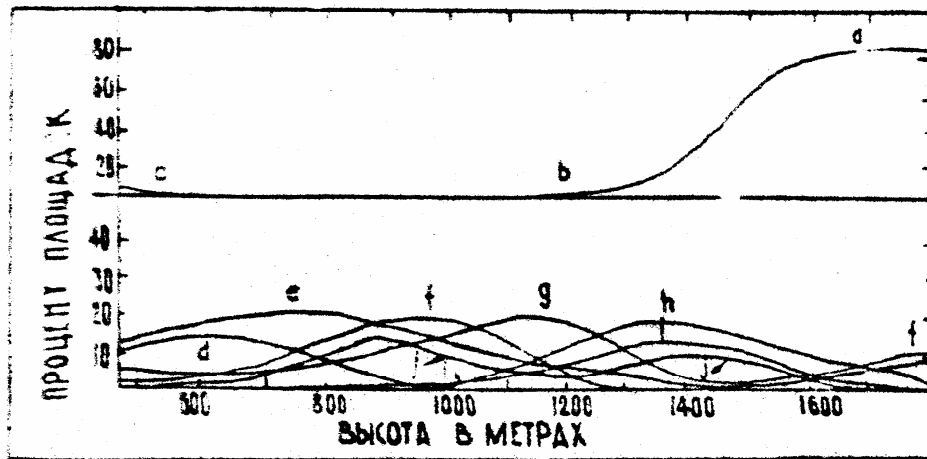


Рис. 8. Распределение видов деревьев по высоте н.у.м. в мезофильных лесах Больших скалистых гор в Теннесси (Whittaker, 1956). Бук (*Fagus grandifolia*) демонстрирует «платообразное» распределение, которое контрастирует с более обычным колоколообразным распределением остальных древесных видов низкогорий. Три экотипа бука (см. рис. 6) показаны как серый (а), красный (b) и белый (с). Другие виды: *Acer rubrum* (d), *Tsuga canadensis* (e), *Halesia monticola* (f, бимодальное распределение), *Tilia heterophylla* (g), *Acer spicatum* (h), *Aesculus octandra* (i) и *Betula allegheniensis* (j, бимодальное распределение). Цифры показывают процент деревьев с диаметром стволика более 1 см на сложной учетной трансекте каждого 100-метрового интервала высоты. Бук (*Fagus*) демонстрирует относительное изменение плотности популяции на отрезке градиента 1350-1500 м на южном склоне каньонов; все другие виды варьируют с изменением высоты более или менее непрерывно.

5. Тренды сообществ

Многие характеристики сообществ показывают непрерывный тренд (форма кривой) к распределению по градиентам факторов. На рис. 9 показано отношение раункиеровских жизненных форм и типов ареалов (гео-

графических типов по распределению в пространстве) вдоль высотного градиента гор Санта-Каталина в Аризоне.

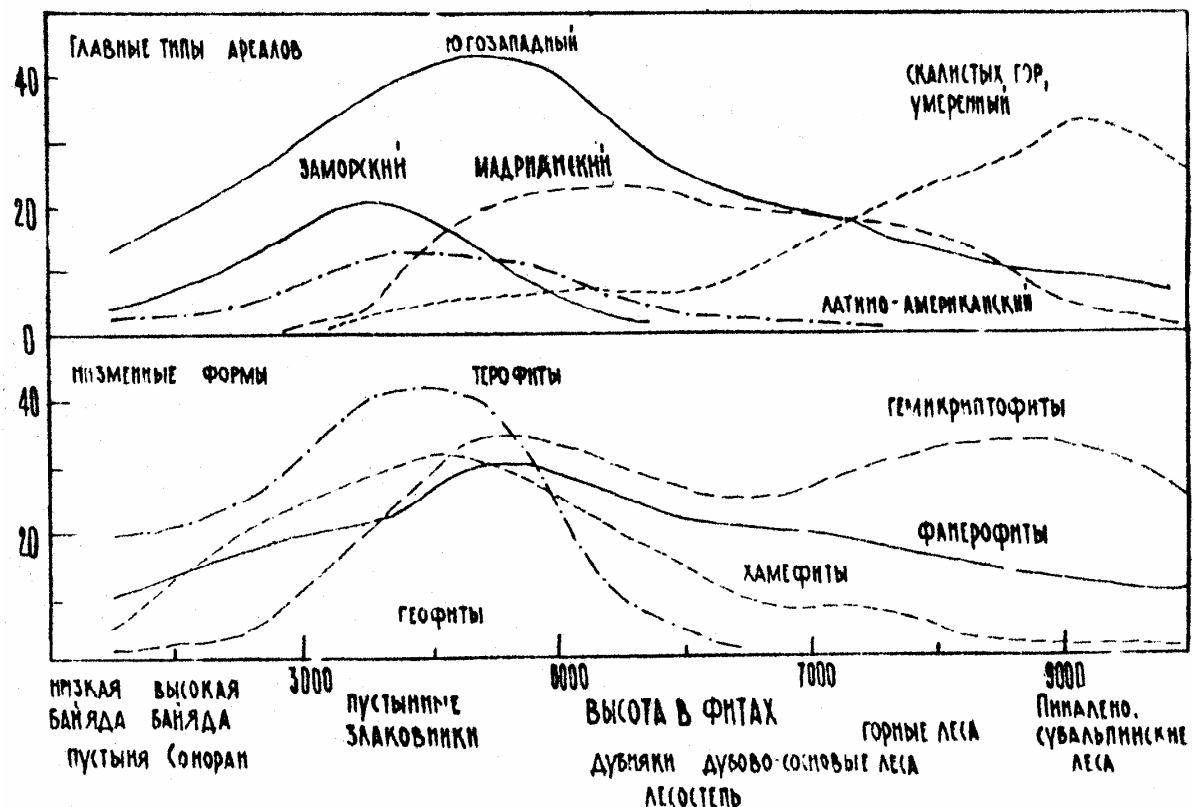


Рис. 9. Тренды композиции сообществ по отношению к высоте н.у.м. в горах Санта-Каталина, юго-восточная Аризона (Whittaker, Niering, 1964). Числа показывают количество видов разных типов ареалов и жизненных форм в сложении сообществ учетных площадок (для каждого случая по 10 площадок по 0,1 га), заложенных на открытых и южных склонах южного макросклона хребта

Жизненные формы, определяющие композицию высокогорных лесов холодного климата – гемикриптофиты, постепенно сменяются по мере понижения уровня сообществами с господством хамефитов и терофитов пустыни Сонора (Sonora). В высокогорьях преобладающими являются виды северного и высокогорного типов, в средней части преобладают мадрианские виды с центром распределения в горах Мексики, в нижней части градиента господствуют юго-западные, соноранские виды (характерные для пустынь Сонора, Аризоны и Калифорнии). Покрытие растительностью почвы также демонстрирует устойчивый тренд вдоль градиента (табл. 1)

(Whittaker, 1956, 1960; Whittaker, Niering, 1965). При учете нескольких ярусов картина изменения покрытия по градиенту оказывается более сложной, чем при общей оценке покрытия. Степень покрытия деревьями, кустарниками и травами изменяется вдоль градиента в известной степени независимо (Whittaker, 1956). Высота древесного яруса, биомасса сообществ и первичная продукция также показывают четкие тренды изменения вдоль высотного градиента (Whittaker, 1966).

6. Видовое разнообразие

Особый интерес представляет изменение вдоль градиентов видового разнообразия. *Альфа-разнообразие*, или видовое богатство, отражает количество видов в каждом конкретном учете. Основной географической закономерностью альфа-разнообразия является его нарастание к наиболее благоприятным местообитаниям (и, отчасти, – к наиболее стабильным), причем максимум этого разнообразия отмечается в тропических дождевых лесах (Dobzhansky, 1950; Ashton, 1969; MacArthur, 1969; Whittaker, 1969). Вдоль локальных градиентов разнообразие, однако, не меняется линейно в зависимости от ухудшения условий существования. Максимум видового разнообразия сосудистых растений отмечается в наиболее мезической, а в центральной части градиента – топографической влажности (Whittaker, 1956, 1969). Во многих случаях максимум определяется средним значением pH (Maarel, Leertouwer, 1967). Разнообразие обычно увеличивается в сторону наименее кислых и наиболее богатых почв (Dahl, 1957; Monk, 1965; Frydman, Whittaker, 1968; Whittaker, 1969; Prusinkiewicz, 1970), но в горах Сискью максимум разнообразия отмечался на химически экстремальных серпентинитовых почвах, а не на более нормальных почвах диоритов (Whittaker, 1954b, 1960). Разнообразие различных жизненных форм оказывается относительно независимым в разных ярусах. В горах Сискью максимум разнообразия древесных видов лежит в нижней части градиента, а максимум разнообразия трав – при средней высоте (Whittaker, 1960; Daubenmire, Daubenmire, 1968). Разнообразие трав оказывается более высоким в широколиственных лесах по сравнению с хвойными вечнозелеными лесами тех же местообитаний, и оно достаточно устойчиво показывает тенденцию к увеличению под пологом невысоких, слабо сомкнутых деревьев по сравнению с ярусами под сомкнутыми высокоствольными древостоями (Whittaker, 1965; Whittaker, Niering, 1968b). Общее видовое богатство сосудистых растений значительно выше в залесенных территориях умеренных широт по сравнению с сомкнутыми лесами этой же полосы. Разнообразие не имеет четкой связи с продуктивностью (Whittaker, 1965, 1969).

Исследование может иметь также задачей измерение *бета-разнообразия*, или степени флористической дифференциации ценоклина (Whit-

taker, 1960; Whittaker, Niering, 1965). Бета-разнообразие, или разнообразие сообществ разных местообитаний показывает изменение композиции от площадки к площадке, т.е. степень контрастности флористической композиции разных площадок одного ландшафта. Бета-разнообразие, подобно альфа-разнообразию, отражает продвинутость эволюционных процессов, которые вели к дифференциации видов и, таким образом, снижению межвидовой конкуренции путем перехода видов к новым наиболее подходящим для них местообитаниям. Альфа-разнообразие – результат эволюции внутри сообщества и дифференциации экологических ниш по их функциям, пространственному положению и отношению с другими компонентами сообщества. Бета-разнообразие – это результат аккумуляции видов на ценоклине по различным местообитаниям и, через сближение экологических амплитуд видов по градиенту, снижения конкуренции при увеличении числа видов (Whittaker, 1969, 1970a). Оба типа разнообразия отражают увеличение числа видов с удлинением времени эволюции, они проявляют известный параллелизм в зависимости от характера градиента. И альфа-, и бета-разнообразие имеют тенденцию убывать при ухудшении условий и при падении стабильности сообществ.

И альфа-, и бета-разнообразие возрастают (однако в разной степени, в зависимости от различий сообществ и ярусов) от арктических и альпийских сообществ к равнинным тропическим сообществам. И альфа-, и бета-разнообразие возрастают при движении из районов приморского климата внутри материка к районам континентального климата умеренной зоны (Whittaker, 1960, 1969; Whittaker, Niering, 1965). Касаясь бета-разнообразия, определяемого разными материнскими породами, при построении градиентов топографической увлажненности, отметим, что в этом случае различия оказываются менее очевидными. И все же на серпентинитах бета-разнообразие выше, чем на диоритах в системе гор Сискью (Whittaker, 1960). Но бета-разнообразие заметно ниже на известняках, чем на диоритах в горах Санта-Каролина (Whittaker, Niering, 1968b).

7. Узор характеристик сообществ

Изучение узора изменения характеристик сообществ проводится путем составления карт мозаичности (см. рис. 7). Такие карты позволяют выявить закономерности изменения растительности ландшафта (Whittaker, 1953, 1956; Whittaker, Niering, 1965). Из анализа такого рода схем могут быть сделаны следующие выводы:

- 1) формируются сложные, однако более или менее одновершинные, поверхности в осях комплексных градиентов; в некоторых случаях такие поверхности могут быть бимодальными или полимодальными;

- 2) в большинстве случаев характеристики сообщества континуально изменяются вдоль градиентов ландшафта, однако связь с этими градиентами сплошь и рядом линейной не является;
- 3) подобно популяциям, жизненным формам или формам роста, все характеристики сообщества оказываются строго индивидуальными и нет двух таких, которые бы показали общую картину.

8. Критика градиентного анализа

Получаемые узоры распределения отдельных видов и характеристик сообществ позволяют оценить степень связи сообществ с условиями среды и друг с другом и таким образом охарактеризовать растительность ландшафта как целое. Концепция дискретности в растительности, которой придерживаются некоторые фитоценологи, исходит из признания реальности типов сообществ, т.е. некоторых сочетаний (ансамблей, видов), которые в пространстве разделены более или менее резкими границами. История появления аргументов этой точки зрения была рассмотрена нами ранее (Whittaker, 1962). Современная критика градиентного анализа принадлежит ряду ученых (Daubenmire, 1966; Langford, Buell, 1969; Gounot, 1969; McIntosh, 1967, 1968). Наиболее вескими аргументами для критики градиентного анализа являются следующие:

- 1) Получаемая картина непрерывности растительности связана не с ее природой, а с «кругообразностью» использованного метода (см. раздел 2.3.1).
- 2) Площадки, использованные для градиентного анализа, не являются достаточно гомогенными, и поэтому непрерывные изменения растительности, выявленные градиентным анализом, отражают именно негомогенность использованных пробных площадей.
- 3) Недоучет сукцессионных изменений растительности и включение серийных площадок в обработку. При стабильной растительности границы между типами выделяются более четко.
- 4) Более того, градиентный анализ самой теоретической концепцией его авторов нацелен на выявление непрерывности, и потому дискретность не может быть установлена.
- 5) Встреча в условиях полевых исследований повторяющихся комбинаций видов, очевидная на глаз, противоречит результатам и посылкам градиентного анализа.
- 6) Эволюция видов шла как коадаптация, в первую очередь, к видам-доминантам, что привело к формированию сравнительно дискретных групп видов, которые устойчиво повторяются в растительности.

Значительное число исследований теперь показало, что явления природы адекватны результатам градиентного анализа (пункты 1 и 3) и наиболее важным результатом использования этого метода является то, что вы-

явлены индивидуальные кривые распределения видовых популяций по градиентам среды, причем кривые имеют и пик и амплитуду. Это не является артефактом, порожденным одним из вариантов ординационной техники. Нарушенные сообщества оказываются в большей степени непрерывными, чем ненарушенные. Более того, можно подтвердить сделанные выводы, воспользовавшись классификационными таблицами, где опубликованы описания сообществ, расположив их вдоль градиентов (Whittaker, 1962). Это опровергает распространенное положение о том, что дискретные по своей природе площадки не могут служить аргументом для доказательства континуума. В противовес аргументу 4 градиентный анализ позволяет выявить дискретность, если она действительно имеет место, и континуум, если изменения непрерывны. Свобода от предубеждений при сборе исходных данных позволяет наряду с изучением континуума выделить ассоциации или доминантные типы (Whittaker, 1956, 1960; Beals, 1969a; Beschel, Webber, 1962) или формации (Whittaker, Niering, 1965), отражающие платформу дискретности. Эти работы позволяют делать вывод о том, что зависимость растительных сообществ от условий среды чаще всего носит характер континуума, хотя иногда в результате действия эффектов топографических, эдафических факторов, а также нарушения растительности растительность представляет собой комплекс непрерывности и дискретности (Whittaker, 1956; Dahl, 1957).

Повторение одних и тех же видовых комбинаций в одних и тех же условиях среды (аргумент 5) в равной степени может ожидаться и при признании индивидуальности видов, и при утверждении коадаптации видовых групп, если сообщества связаны отношениями дискретности и непрерывности. Более важным является вопрос об основном направлении эволюции видов. Уже на первый взгляд в этом вопросе заметен парадокс между коадаптацией видовых групп внутри сообщества и индивидуальностью их распределения (Whittaker, 1962). Парадокс снимается признанием основным направлением эволюции видов дифференциации экологических ниш для уменьшения межвидовой конкуренции (дифференциация позиции или роли вида в сообществе как основы коадаптации) и дифференциации местообитаний (дифференциация положения пиков распределения на градиентах факторов внешней среды). Признание факта дифференциации экологических ниш исключает принципиальную возможность формирования резких границ между сообществами, но объясняет явления перекрытия экологических амплитуд и возникновения континуума, описываемого градиентным анализом. Виды не эволюционируют в направлении образования дискретных групп и, соответственно, сообществ с резкими границами (аргумент 6), но меняются путем постепенной дифференциации и формирования непрерывно перекрывающихся друг друга распределений (Whittaker, 1962, 1967, 1970). Нет никаких противоречий между результатами градиентного анализа и теорией эволюции видов.

9. Заключение

Полученные результаты позволяют воссоздать картину пространственной структуры растительности (Whittaker, 1956, 1965, 1967, 1970). Растительность ландшафта складывается из большого числа видов, которые развиваются в направлении дифференциации их отношений к факторам внешней среды. Эта эволюция включает:

- 1) дифференциацию видовых популяций внутри сообщества по экологическим нишам;
- 2) дифференциацию популяционных центров по различным частям градиентов факторов внешней среды;
- 3) широкое развитие амплитудного перекрытия видов, что и обуславливает их дифференциацию по нишам внутри каждого сообщества.

Виды, слагающие растительность, свободно и самыми разными способами комбинируются друг с другом, создавая, таким образом, непрерывность растительности – континуум, который, однако, может прерываться в отдельных частях. Целью градиентного анализа является именно выяснение закономерностей градиентных отношений видовых популяций, факторов внешней среды и характеристик растительного сообщества как частей целого.

Взаимодействие топографии и других факторов внешней среды создает сложный узор, который трудно оценить непосредственно при полевом обследовании. Растительный покров, до некоторой степени, запутан и лишь отчасти повторяет себя при переходе от одного склона к другому или от одной долины к другой. Градиентный анализ – это средство распутывания этих закономерностей. Градиентный анализ позволяет абстрагироваться от ландшафта с его запутанными и непонятными отношениями сообществ и условий внешней среды. Оси этого абстрактного варьирования – экоклины (направления вариации ландшафта, отражающие корреляции комплексных градиентов и ценоклинов). Эта абстрактная картина может быть более сложной и представлена как схема в осях координат двух факторов или в осях N -мерного гиперпространства. Центры видовых популяций или типы сообществ могут быть распределены в осях этого гиперпространства. В следующих статьях будут обсуждаться направления развития техники непрямого градиентного анализа, когда оси варьирования отражают лишь композицию сообществ, но по своему экологическому смыслу приближаются к комплексным градиентам. По результатам непрямого градиентного анализа в основном совпадает с прямым градиентным анализом, что соответствует нашему пониманию концепции растительности (McIntosh, 1967; Whittaker, 1967, 1970b).

10. Резюме

Главные результаты прямого градиентного анализа заключаются в следующем:

- 1) распределение видовых популяций вдоль градиентов среды, как правило, имеет колоколовидную форму, причем распределения разных видов перекрываются;
- 2) вдоль градиентов моды видов разомкнуты и нет двух видов, которые бы характеризовались идентичными распределениями;
- 3) большинство естественных сообществ (если они не нарушены) распределены по градиентам как континуумы;
- 4) видовое разнообразие и прочие характеристики сообществ распределены по градиентам как непрерывные тренды между разными типами сообществ;
- 5) эти характеристики, использованные для составления карты мозаичности, отражают отношения сообществ и среды, и нет двух характеристик, которые бы на такой карте имели сходную конфигурацию;
- 6) результаты градиентного анализа ведут к утверждению концепции сложного континуума, отражающего отношения внешней среды и растительных сообществ ландшафта. Сложный континуум – абстрактное понятие, включающее распределение популяций, типов сообществ и их характеристик. Направление эволюции видов идет к формированию «индивидуальных» распределений по градиентам среды, причем эти распределения, перекрываясь, создают континуум растительности.

Сложный континуум может быть изображен в осях координатной системы, отражающей основное направление варьирования растительности ландшафта. Оси, которые определяют абстрактное положение центров распределения видов или сообществ, – комплексные градиенты. При непосредственном градиентном анализе описания сообществ сами по себе оказываются основой для выявления отношений видов друг к другу или сообществам.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

В списке цитированной литературы 102 работы, большую часть из которых можно найти в списках к переведенным на русский язык монографиям Ю. Одума (1975, 1986), а так же в обзорах В.И. Василевича (1972) и Б.М. Миркина и Г.С. Розенберга (1979).

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

- ^A Эта работа переведена на русский язык (Грейг-Смит, 1967).
- ^B Понятие «экологическая группа» (группа видов со сходным отношением к условиям среды) было введено Б.А. Келлером в 1912 г.; целенаправленное выделение экологических групп видов связано с именем Х. Элленберга (H. Ellenberg). Следует согласиться с Р. Уиттекером в том, что непрерывная природа растительного покрова «замыкает» методы ординации, основанные на выделении экологических групп видов, в порочный круг. По этой причине понятие «экологическая группа» видов условно и всегда в большей или меньшей степени локально: виды, отнесенные к одной группе в одном районе, могут оказаться в разных группах в другом (Миркин и др., 1989).
- ^C Отечественные исследователи пошли значительно дальше этих «очень осторожных» статистических приемов ординации Р. Уиттекера. Строгую статистическую форму прямому градиентному анализу придали исследования уфимских геоботаников и экологов под руководством Б.М. Миркина (1974; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, Наумова, 1983; Миркин и др., 1989). Количественный прямой градиентный анализ складывается из следующих этапов:
- разбиение интересующего исследователя прямо измеренного фактора X на классы (градации – x_i);
 - построение графика эмпирического распределения встречаемости (обилия, биомассы и пр.) некоторого вида в зависимости от градаций фактора среды (p_i);
 - проверка достоверности одновершинного характера этого распределения с использованием статистического критерия Стьюдента (в соответствии с моделью колоколовидного распределения);
 - если в одной или нескольких градациях на встречаемость вида оказывает достоверное влияние какой-либо другой фактор, приводящий к возникновению двух- или многовершинности эмпирического распределения, то проводится процедура выравнивания распределения методом скользящей средней до достоверно одновершинного распределения (эта процедура может осуществляться несколько раз);
 - проводится оценка силы влияния фактора с использованием однофакторного дисперсионного анализа (η^2) или критерия хи-квадрат (χ^2);
 - если влияние на выровненное распределение встречаемости вида оценено (например, по критерию Фишера) как достоверное, то проводится

определение средневзвешенной напряженности фактора и ее дисперсии:

$$X = \sum x_i * p_i ,$$

$$\sigma^2 = \sum (x_i - X)^2 * p_i .$$

При этом положение средневзвешенной напряженности фактора для данного вида на оси градиента будет свидетельствовать о «принадлежности» вида к минимальным или максимальным значениям исследуемого фактора, а величина дисперсии – о степени эвритопности (большая дисперсия) или стенотопности вида (маленькая дисперсия).

^D *Среди отечественных исследований по этой тематике назову монографические работы (Василевич, 1969, 1972; Миркин, Розенберг, 1978), а также специальную статью (Розенберг, Миркин, 1978).*

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.

Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1972. – Т. 1. – С. 7-83.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 359 с.

Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. – М.: Наука, 1974. – 174 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Градиентный анализ растительности // Успехи совр. биол. – 1983. – Т. 95. – Вып. 2. – С. 304-318.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1979. – Т. 3. – С. 71-137.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.

Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.

Одум Ю. Экология: В 2 т. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.

Розенберг Г.С., Миркин Б.М. Эволюция и сравнение ординационных техник // Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. – Уфа: БФАН СССР, 1978. – С. 95-117.

И.К. Пачоский¹

СМЕНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

¹ Paczoski J. Zmiany szaty roślinnej // Kosmos (Lwow). – 1930. – Ser. B, zesz. 2-3. – S. 241-265. (Пер. с польск. В.Н. Сукачева.)



Иосиф (Юзеф) Конрадович Пачоский (1864-1942) —
российский, польский фитоценолог, эколог.

Долгие годы работал в России, изучая растительность ее южных регионов (главным образом, Таврической [Херсонской] губернии). Он дал название науке о растительных сообществах — «фитосоциология» (в 1896 г.), впервые применил понятие «фитоценоз», обосновал понятие «фитоклимат», ввел в геоботанику целый ряд широко используемых и сейчас терминов (зональная, азональная, экстразональная растительность и др.). В 1898 г. он убедил просвещенного землевладельца Фридриха Э. Фальц-Фейна выделить и сделать заповедными около 500 десятин дикой степи в своем имении Аскания-Нова, расположенном в низовьях Днепра, — так был организован заповедник "Чапли" ("Аскания-Нова"). В 1923 г. Пачоский уезжает в Польшу, где продолжает активную научную деятельность.

Как известно, американский исследователь Клементс (Clements) предложил *климаксовую концепцию*, на основании которой растительные ассоциации (формации) он разделяет на заключительно согласованные с климатом (climax units) и согласующиеся, которые до совершенного согласования с климатом данной области еще не дошли (seral units). Представляют они *цепь очагов*^A (сукцессии), заканчивающиеся *климаксовым очагом* постольку, поскольку климаксовый очаг окончательно согласован с климатом.

Согласно этой концепции, ассоциации, согласованные с почвой или даже с местными климатическими факторами (mikroklimat), не достигли еще климаксового состояния, а являются только некоторыми стадиями, стремящимися к климаксу. И если бы не было местных условий, отличающихся и противоположно действующих условиям макроклиматическим, то целые области, относящиеся к одной и той же климаксовой провинции, были бы покрыты однообразным растительным покровом, являющимся выражением данного климата.

Еще в своей работе "Szkice fitocjologiczne" (1925, с. 90) я посвятил несколько слов концепции Клементса и отметил, что она не имеет никакого значения для фитосоциологии^B. Соколовский^C, который, по-видимому, вообще не сочувствует климаксовой концепции (что видно из следующих его слов: «Описанные здесь явления служат доказательством, что "климакс" нельзя понимать как создание постоянное и не изменяющееся, что понятие "климакс" трудное и не постоянное, наконец, что было уже сказано, о климаксовом характере ассоциации решает не только климат, но и почва»), выдвигает на первый план значение «климакса почвы» или, вернее, среды. Ассоциацию, находящуюся в полной гармонии с важнейшими факторами среды, климата и почвы, можно с полной уверенностью назвать «*климаксовой ассоциацией*».

Без сомнения, климат является самым главным фактором, который не только создает биосферу, но и влияет на процессы, происходящие в литосфере и во всех поверхностных слоях. Климатические факторы действуют своим изменяющимся состоянием, так как они представляют собой чисто динамическую погоду. То, что мы называем *климатом*, есть конвенция энергии, получаемой Землей от Солнца, а это подвергается изменениям. В силу этого мы считаем климат энергодающим, пульсирующим [воздействием]. В сравнении с климатическими факторами, вечно изменяющимися и как бы живыми, почвы, на которых развивается растительный покров, кажутся чем-то мертвым и второстепенным. В этом случае первое место должно быть признано за климатом.

Однако поверхность Земли не такая уж мертвая, как это кажется. Землетрясения, опускание и поднятие [земной коры] происходят под влиянием сил, находящихся в ее недрах. Эти изменения, происходящие на поверхности Земли, совершенно не зависят от климата, так же как и геоморфологические изменения, которые являются выражениями климатических факторов, действующих на фактический климат в той части атмосферы, которая непосредственно указывает направление в развитие биосферы.

Из вышеизложенного вытекает, что только местные климаты (микроклиматы) являются чем-то действительно существующим и что понятие «общего климата» (макроклимата) является чистой абстракцией, каким-то средним состоянием (в приближении) фактических измерений в области микроклимата, которые то больше, то меньше, но всегда отличаются от теоретического климата (географического). Макроклимат может совпадать с микроклиматом только на совершенной равнине с однородным субстратом.

Хотя растительный покров создается не под влиянием макроклимата (известно, как мало дают нам для географии растений и фитосоциологии данные обычных метеорологических станций), а под влиянием тех модификаций, которые мы называем местным климатом (микроклиматом), действительная жизнь растительных ассоциаций зависит, собственно, еще от одной модификации [климата], которая создается самой растительностью (эта модификация названа мной в 1915 г. *фитоклиматом*²).

Однако растительные ассоциации формируются и живут не только под влиянием одной среды (почвы + климат). Биотические факторы тоже принимают в этом участие, и растительная ассоциация – есть функция этих факторов. В некоторых случаях мы можем утверждать, что явно климаксовая ассоциация теряет свое равновесие, если будет исключен какой-либо один из биотических факторов.

Из этого очень поверхностного и краткого обзора видим, что фактический, а не воображаемый климакс возникает только тогда, когда растительный покров не только соответствует местообитанию, а когда фактическая среда (почва с подпочвой и материнской породой, климатические факторы, растительный и животный мир) гармонизированы и динамически уравновешены. В данном случае и растительный покров, который с ним [фактическим климаксом] связан и является его производной, а также составной частью, влияющей на все остальные факторы, выступает как мера [устойчивости] и как законченный образ. Он будет для нас настоящим климаксом или постоянной ассоциацией, хотя и не в абсолютном значении, а относительно, так как абсолютных вещей мы не знаем и с течением времени все без конца изменяется.

² Можно сказать, что и почвы имеют свой собственный климат, который следует назвать *эдафоклиматом*.

Можно отметить, что в вышеуказанном смысле сама концепция климакса вместе с названием является лишней и не нужной. Климаксовая ассоциация в вышеуказанном значении будет просто настоящей и законченной ассоциацией, а следовательно, постоянной. Противоположно ей могут существовать ассоциации не законченные, не уравновешенные и, следовательно, временные, переходные. Вполне понятно, что обе категории различны лишь внешне; в действительности, они являются одним и тем же, но в разные моменты своего развития.

Из вышеизложенного мы принимаем, что к отличительным признакам настоящей растительной ассоциации, как законченной (в настоящее время) синтетически (а не генетически^D), можно отнести *динамическое (подвижное) равновесие*^E, на которое автор данной статьи обратил внимание в 1915 г. В дальнейшем, концепция подвижного равновесия растительности была подробно развита в русской научной литературе Л.Г. Раменским (1916), А.А. Еленкиным (1921), А.П. Ильинским (1921), В.В. АLEXИНЫМ (1924) и др. В настоящее время в России эта концепция принята^F везде.

Вводя в определение ассоциации признак равновесия, исключаем из ряда самостоятельных ассоциаций все временные ассоциации, как не имеющие самостоятельного значения. Однако эти стадии, не подходящие для типологических целей, как моменты еще не законченного социального синтеза, имеют большое значение для фитосоциальной динамики.

Вводя, согласно вышесказанному, равновесие в само понятие «ассоциации» и отбрасывая климатическую климаксовую концепцию (не только как не реальную, но и потому, что, вообще, она совпадает с равновесием) и само слово «климакс» (как только новое название последнего), посвятим немного внимания концепции первых русских почвоведов, которые вывели эту науку [почвоведение] на современный путь. Это концепция почвенной зональности, которая имеет некоторые общие элементы с гипотезой климакса, хотя несколько превосходит ее в том, что не отрывается от реальности и очень полезна при географическом понимании растительного покрова. Зональные почвы – явление нормальное, органически связанное с господствующим там макроклиматом, т.е. они являются тем, для чего в настоящее время придуман термин «климакс». (*Далее подробно описаны примеры азональных, интразональных и экстразональных^G почв и растительности. – Прим. пер.*)

Рассмотрим примеры климатической зональности. Принимая во внимание, что у степной границы лесная растительность надвигается на степь, а это должно быть связано с макроклиматическими изменениями в соответствующем поясе, вызванными степной растительностью, приходим к выводу, что растительность в некоторых случаях способна склонять (изменять) климакс к своему уровню, а не только достигать его. Вследствие

этого климат не является чем-то совершенно не поддающимся влиянию других факторов среды. Если бы земная поверхность не была бы покрыта растительностью, ее климат был бы иным, чем в настоящее время.

На юге России зоны чередуются к югу, к морю в известной последовательности, что не является общеклиматическим движением, а зависит от прогрессивного в данном направлении понижения местности.

Еще один пример – [изменение растительности] при движении от Перекопа к Крымским горам. Все эти зоны связаны с высотой местности над уровнем моря, что и вызывает соответствующие изменения в климате. Здесь можно видеть влияние микрогипсометрии на климат на фоне макроклимата.

Кроме климатической зональности, которая хорошо видна в равнинных областях, следует указать еще и на экологическую зональность, проявляющуюся локально в зависимости от изменения различных экологических факторов. Обычно эти изменения связаны с поднятием или понижением над уровнем моря. Серии таких изменений называются *экологическими рядами*. Они подобны, в некотором отношении, тому, что называется *сукцессиями* (некоторые исследователи не разделяют эти две категории), но ясно различаются тем, что изменения происходят в пространстве, тогда как в сукцессиях – во времени. Сравнительный анализ в пространстве локальной зональности известен в России как метод экологических рядов^H. (Далее подробно описаны примеры экологических рядов соленых озер, леса в полупустынном климате среди песков Днепра, леса Беловежской Пуши. – Прим. пер.)

Среди всех смен растительности совершенно особняком стоят ассоциации мелких вод и заболоченных мест. Главное отличие от материковых образований состоит в том, что подпочвы, с которыми они связаны, не уравновешены. (Далее подробно описаны примеры изменений в подпочве и в растительности под влиянием торфообразования и т.д. – Прим. пер.)

Переходя, наконец, к сукцессиям – сменам, происходящим в одном месте, – необходимо указать на две их категории. Первую группу составляют изменения, вызванные стремлением восстановить то, что было теми или иными факторами уничтожено. Сущность и цель их заключается не в тех изменениях, которые в силу необходимости возникли в известном порядке на данном пространстве, а в возвращении первоначального состояния, которое представляет собой сообщества граничных изменений, после которых начался процесс деградации¹. Это есть выражение *консервативных основ*, реализующихся в регенеративных процессах, которые происходят всюду и везде и ничего нового собой не представляют, так как происходят по старым известным путям. Регенеративные стадии, в некотором

отношении, повторяют исторические сукцессии, аналогичные онтогенезу и филогенезу.

Остается рассмотреть еще одну, последнюю категорию, которая отличается тем, что процессы, представляющие *ея*¹ сущность, проявляются на огромных пространствах в темпе для нас не посягаемом, совершаются в неясных направлениях, не возвращаются (не цикличны) и постоянно нарушают свой собственный средний уровень. Такие смены представляют собой настоящие сукцессии, сукцессии без всяких оговорок.

Отношение смен сукцессий к регенеративным аналогичны (но не гомологичны) тому, которые наблюдаются между филогенезом и онтогенезом. Сукцессии являются элементами истории растительного покрова, это моменты,двигающие целое вперед или назад, моменты, которые заключены в самой среде и действующие в виде климатических факторов.

Элементы сукцессии мы узнаем из основ палеонтологии. Некоторые указания в истории смен, которые произошли в ближайшее время, дают нам факты, связанные с географическим распределением организмов в настоящее время. Наконец, о направлении смен растительного покрова в прошедшие времена, а в некотором отношении даже и будущего времени, мы можем судить на основании фитосоциологических исследований регенеративных процессов и отношений в экологических рядах.

Все это позволяет сформулировать следующие выводы.

1. Концепция климакса не только не реальна, но и совсем не нужна.
2. В вопросе оценки заключительной ассоциации, мерою является ее равновесие или соответствие ее со средой.
3. Экологические ряды в вопросах познания сукцессии могут (хотя и не всегда) иметь большое значение, но еще большее значение они имеют для социальной динамики и типологии.
4. Регенеративные процессы, имеющие такое большое значение для сукцессии, не могут быть им идентичными.
5. Сукцессии являются категориями историческими, не повторяющимися.

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^A В некоторых случаях я оставлял, может быть, не совсем удачные фразы или определения переводчиков, чтобы продемонстрировать сложность выполненной работы и немного «обезопасить» (в других работах) себя-как-переводчика. Здесь подразумеваются последовательные стадии.

^B Термин «фитосоциология» (нем. *Phytosoziologie, Pflanzensoziologie*) предложен в 1896 г. И.К. Пачоским и независимо от него в 1898 г. П.Н. Крыловым (Работнов, 1995); синоним «фитоценологии» – науки о растительных сообществах. Термин используется редко и, в основном, в работах западноевропейских исследователей. Хотя Пачоский и понимал невозможность прямых аналогий между растительным сообществом и человеческим обществом, его «социологизм» был достаточно вульгарен: «Так, например, в 1921 г. он утверждает, что как ни беспредельно велико расстояние между растительным и человеческим сообществами, между ними принципиальных различий нет» (Трасс, 1976, с. 34). Выше он ссылается на свою работу (Paczowski, 1925).

^C Скорее всего, имеется в виду известный агропочвовед А.Н. Соколовский (1884-1959).

^D И.К. Пачоский, вслед за А.Н. Красновым и С.И. Коржинским, развивал генетические (филоценогенетические по В.Н. Сукачеву) подходы к классификации растительности, пытаясь отразить в синтаксономической иерархии историю растительности. По Пачоскому (1891), генетическая классификация, созданная на основе учета флорогенеза, – «...единственно научная классификация растительности».

^E Гипотеза подвижного равновесия была предложена А.А. Еленкиным в 1906 г. для объяснения сущности симбиоза у лишайников. В дальнейшем Еленкин считал, что «...эта теория (подвижного равновесия. – Г.Р.) объединяет в одно целое и объясняет противоречивые факты, примиряет противоположные теории и дает единое научное мировоззрение, а также позволяет приблизиться к математической формулировке законов, обуславливающих все явления совместной жизни организма в сообществах в сообществах» (Трасс, 1976, с. 69). Представления о подвижном равновесии развивал и отечественный ботанико-географ А.П. Ильинский (1921, 1937). Так, он писал: «Мои наблюдения на лугах Тверской губ.

еще в 1912 г. привели меня... к тому, что единственный язык, при описании луговых сообществ, отвечающий сути явления, – язык учения о равновесии» (Ильинский, 1921, с. 152). При этом предлагалась следующая формализация подвижного равновесия:

$$y = p/q + a * \sin x(t) ,$$

где y – параметр, характеризующий состояние организма (например, его встречаемость в определенном месте в момент времени t ; p – сумма наследственных потенций вида; q – условия данного местообитания, ограничивающие осуществление последних; a – амплитуда колебаний внешних условий (или условий, находящихся в минимуме в соответствии с законом Либиха); $x(t)$ – функция времени. Если $x = 0$, то $y = p/q$ представляет собой «тип» данного местообитания, выраженный через среднюю величину интересующего нас параметра (встречаемости). Таким образом, в рамках данной гипотезы процесс управления сукцессией и достижения климаксового состояния «отдан» абиотическим компонентам экосистемы (в отличие от рассмотренных выше гипотез, где основным моментом сукцессионного развития признается взаимодействие между биотическими компонентами). По-видимому, в этом и слабость, и сила данной гипотезы, которая подвергалась критике с момента ее появления.

^F В настоящее время эта гипотеза представляет лишь исторический интерес.

^G Современные представления об интра- и экстразональной растительности (понятия введены И.К. Пачоским в 1915 г.) сводятся к следующему (Миркин и др., 1989). Интразональная растительность – растительность, которая благодаря сильнодействующему фактору, не связанному (или слабо связанному) с климатом, может быть встречена сразу в нескольких природных зонах (большинство сообществ водоемов, прирусловой поймы, солончаковатых и слабокислых почв и др.). Экстразональная растительность – растительность, близкая к растительности какой-либо зоны, но находящаяся вне ее (сосновые леса в степной зоне). Проявления интра- и экстразональности весьма относительны (растительность не может не испытывать влияния климата), выявляются формальной оценкой сходства сообществ (в первую очередь, по составу доминантов).

^H Понятие «экологический ряд» (последовательность популяций, групп видов, сообществ вдоль экологических факторов) предложил Б.А. Келлер (1912, с. 147): эти ряды «позволяют с большой тонкостью следить за изменением растительности в связи с изменениями внешней об-

становки». Это понятие лежит в основе большинства методов прямой ординации.

^I *Попытка «дважды войти в одну воду» с известным исходом...*

^J *Это «ея» несколько раз встречается в рукописном варианте перевода и, как мне представляется, несет «аромат времени»...*

Ильинский А.П. Опыт формирования подвижного равновесия в сообществах растений // Изв. Глав. бот. сада. – 1921. – Т. 20.

Ильинский А.П. Растительность земного шара. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – 458 с.

Келлер Б.А. Ботанико-географические исследования в Зайсанском уезде Семипалатинской области. I. Очерк растительности Кальджирской долины. II. Ботанические исследования 1908 г. // Тр. О-ва естествоисп. при Казан. ун-те. – 1912. – Т. 44.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.

Пачоский И.К. Стадии развития флоры // Вестн. естествознания. – 1891. – Т. 8.

Работнов Т.А. История фитоценологии. – М.: Аргус, 1995. – 158 с.

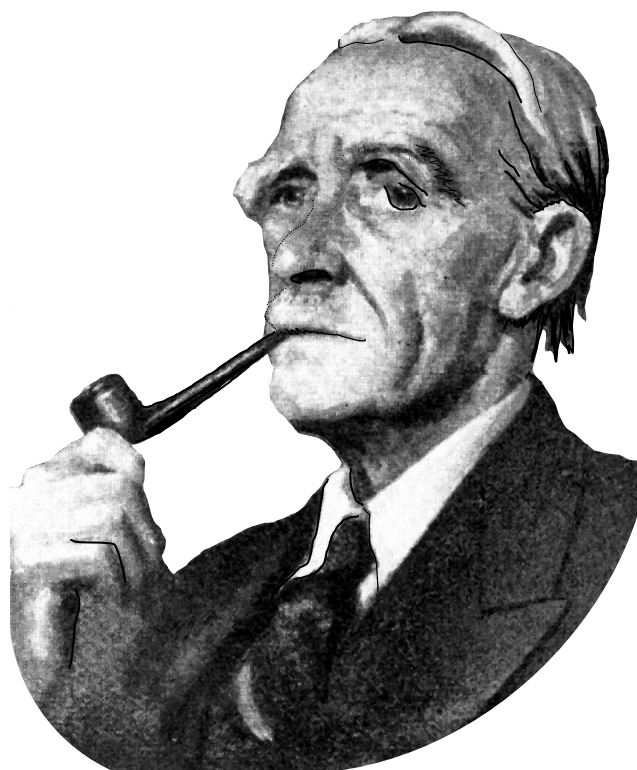
Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. – Л.: Наука, 1976. – 252 с.

Paczowski J. Szkice fitosocjologiczne // Bibliot. bot. – 1925. – Т. I.

А. Тэнсли¹

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ЗЛОУПОТРЕБЛЕНИЕ
РАСТИТЕЛЬНЫМИ КОНЦЕПЦИЯМИ
И ТЕРМИНАМИ**

¹ Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. – 1935. – V. 16. – № 3. – P. 284-307. (Пер. с англ. Г.С. Розенберга и А.Г. Розенберг.)



Артур Тэнсли (Arthur George Tansley; 1871-1955) —
британский геоботаник и эколог.

Родился в Лондоне, высшее образование получил в Лондоне и Кембридже. Уже в начале XX в. он становится признанным лидером английских экологов, свидетельством чему стало избрание его в 1914 г. первым президентом Экологического общества Великобритании. «Успех концепции и термина "экосистема" [Tansley, 1935] обязан двум обстоятельствам.

Их появление освободило экологов от давних дискуссий по поводу терминов (биома, биоценозы, ассоциации и т.д.), показав, что можно обойтись и без них, а понятие "уровня организации", оказавшееся весьма полезным, позволило достойно похоронить предмет многих споров о надпопуляционных единицах биоты...»
(Маргалев, 1992, с. 13).

Сегодня экологами растений признается, что не только растительность претерпевает различные изменения, но и растет их внимание к исследованию этих изменений, вместо изучения растительных сообществ как статических объектов, что ведет к более глубокому пониманию природы растительности и той роли, которую она играет в мире. Бóльшая часть растительных изменений известна под названием *сукцессии*, что стало общепотребимым техническим термином в экологии, хотя все еще кажется, что наблюдаются некоторые разночтения относительно вкладываемого в этот термин смысла; именно анализ сукцессии в широком плане способствовал и продолжает способствовать более глубокому изучению растительности, чем любая другая концепция.

Мы в долгу перед Генри Чендлером Каулсом [Henry Chandler Cowles], который не первым дал определение сукцессии и даже не первым ее изучил, но определенно был первым, кто сделал полное, поразительно красивое и детальное исследование сукцессионных рядов (Cowles, 1899); вместе с другими более всесторонними работами (Cowles, 1901, 1911) он очень живо продемонстрировал экологами реальность и универсальность сукцессионного процесса, чтобы стимулировать везде (по крайней мере, в англоговорящем мире) интерес и энтузиазм к его изучению, что привело и продолжает приводить к таким замечательным результатам. В течение первого десятилетия этого века [XX в.] Каулс действительно сделал гораздо больше, чем кто-либо другой для того, чтобы создать и увеличить наши знания о сукцессии и установить ее общие законы. Проницательность, всесторонность наблюдений и ясность изложения сделали его великим первопроходцем в данной области. Поэтому естественно и вполне обоснованно, что данная статья является моим выражением глубокого уважения Каулсу, признанного [лидера] друзьями-ботаниками, работающими в этой области.

В 1920 и в 1926 гг. я написал обзорные работы (Tansley, 1920, 1929)² на эту и сходные темы. Мой возврат к этой теме сегодня связан с появлением трех статей профессора Джона Филлипса (Phillips, 1934, 1935a, b) в "*Journal of Ecology*", которые, как мне кажется, приглашают к весьма срочной дискуссии и критике. В то же самое время я попытаюсь разъяснить некоторые из логических основ современной фитоценологической теории [vegetational theory].

² Выход в свет последней статьи был осуществлен лишь в 1929 г. в связи с задержкой издания трудов Международного конгресса наук о растениях в Итаке (Ithaca, N.Y.). Это было тем более печально, что некоторые исправления опечаток не были включены в окончательный вариант статьи.

Если некоторые из моих комментариев будут восприниматься как прямолинейные и провокационные, то я уверен, что мой старый друг доктор Ф. Клементс [F. Clements] и мой более молодой друг профессор Дж. Филлипс [J. Phillips] простят меня. Некоторая резкость изложения кроме краткости имеет и другие преимущества, но всегда при условии, что она не злонамеренна и не преступает границу, отделяющую ее от грубости. Первоначально позвольте выразить свое убеждение, что д-р Клементс дал нам теорию растительности, которая создала основу для плодотворной современной работы. С некоторыми разделами этой теории и ее отдельными понятиями, тем не менее, я никогда не мог согласиться; и когда они были доведены до своего логического конца (а может – и дальше), подобно тому, как это сделал профессор Филлипс, «бунт» [the revolt] стал неизбежным. Но я уверен, однако, что Клементс – это безусловно величайший из авторов науки о растительности^A, и история это подтвердит. От работ Филлипса (особенно, от его интеллектуальной энергии и преданности делу) я так же прихожу в восхищение.

Статьи Филлипса похожи на единственное, неопровержимое истолкование вероучения – закрытой религиозной системы или философской догмы. Клементс предстает как главный пророк, а Филлипс – как главный апостол, с избыточным истинно апостольским усердием. К счастью, *теологическая одиозность* полностью отсутствует: действительно, точки зрения оппонентов представлены полностью и должным образом, и с еретиками, и даже с неверующими обращаются вполне любезно. Но хотя обзор полон и рассматриваются почти все возможные оттенки мнений, которые можно было бы поддержать, наблюдается поразительный недостаток любой длительной критики аргументов противников. Только кое-где (как, например, в отношении с видовой конкуренцией Гильмана [Gillman] и Мичелморе [Michelmore] и в некоторых других местах) автор приводит научные *аргументы*. Он занят, главным образом, предоставлением нам чистого молока клементского слова [the pure milk of the Clementsian word]^B в истолковании и развитии организменной теории растительности. Этот обзор, с очень полными цитатами и ссылками, полезная часть работы, но это и приглашение к нападению почти в каждом пункте.

Три статьи посвящены, соответственно, «Сукцессии», «Развитию и климаксу» и «Сложному организму». Большая часть третьей статьи, в основном, связана с отношением этой последней концепции к теории целостности ["holism"], как она истолкована генералом Смутсом [J. Smuts]^C и другими последователями целостной веры. Что касается влияния этой веры на биологию, то об этом я скажу в дальнейшем. Но позвольте мне вначале разобраться с «Сукцессией» и «Развитием и климаксом».

Сукцессия

Мои собственные представления о сукцессии довольно подробно обсуждаются в двух уже упомянутых статьях. Во-первых, я полагаю, что концепция сукцессии имеет полезный научный смысл только тогда, когда мы прослеживаем в сериях растительности «некоторое единообразие, которое мы можем сделать предметом исследования, сравнения и формулировки законов» (Tansley, 1929). В работе, также заслушанной на Конгрессе в Итаке, В. Купер (Cooper, 1926) высказывает точку зрения о том, что так как сукцессия – это универсальный процесс изменения растительности, то «все изменения растительности неминуемо должны быть сукцессионными». Но я думаю, что концепция сукцессии должна включать не *только* изменения, но и представления о *последовательности стадий* (по общему признанию, непрерывные переходы от одной стадии к другой), подчиненных обнаруженным законам: иначе зачем мы используем термин «сукцессия» вместо уже традиционного «изменение»? И также я не могу признать, что катастрофические изменения под воздействием внешних факторов должны рассматриваться как часть сукцессии. Допустим, что некоторая часть леса (*A*) захвачена и опустошена, но не полностью разрушена, стадом слонов, которые после этого отбывают на новые земли в поисках пропитания. Пусть после этого подрост той же части леса (*B*) полностью разрушен вулканическим извержением и на вулканической золе, похоронившей растительность *B*, возникает новая растительность (*C*). Могут ли *A*, *B* и *C* рассматриваться как части *какой-нибудь* сукцессии? Купер называет катастрофы «вехами» [landmarks]. Мне следует сказать, что они [катастрофы] всякий раз *прерывают* развитие, иницируют новую сукцессию. Я думаю, что Купером овладел образ универсального изменения растительности как «переплетенного потока», точно так же, как Клементсом и Филлипсом – образ «сложного организма». Поток непрерывен, и *потому* все изменения растительности также должны быть непрерывны. Сукцессия (в моем определении) *является* непрерывной, но она может быть прервана катастрофами, не связанными с сукцессионными процессами, поскольку последние подчинены обнаруженным законам. Аналогия с потоком имеет свой смысл, особенно в терминах «разделения» и «воссоединения» потоков, но она сразу рушится в применении к полной истории растительности на Земле именно из-за катастроф; и я не считаю эту конструкцию очень полезной при рассмотрении собственно сукцессионных процессов^D.

В 1926 г. (Tansley, 1929, p. 680) я предложил различать *автогенные сукцессии*, в которых сукцессионные изменения связаны непосредственно с деятельностью растений в их местообитании, и *аллогенные сукцессии*, в которых изменения вызваны внешними факторами. «Это, конечно, истина, и необходимо помнить, что реальные сукцессии обычно представляют со-

бой смесь этих факторов воздействия – внешних и внутренних» (Tansley, 1929, p. 678). Сейчас я думаю, что мне следовало бы пойти дальше и применить предложенные мной приоритетные термины вообще к факторам, чем к сукцессиям. Это факт, и я думаю, что автогенные и аллогенные факторы присутствуют во всех сукцессиях; но часто наблюдается явное превосходство одних факторов над другими, и где это встречается мы смело можем использовать эти термины применительно к сукцессиям со всеми необходимыми оговорками. Я продолжаю настаивать, как я это делал в 1920 г. (Tansley, 1920, p. 136-139), хотя и без использования соответствующей терминологии, что только для автогенных сукцессий мы можем применять концепцию развития, названную мной «квази=организм» (= климаксовая растительность), но что это развитие (или автогенная сукцессия) есть нормальный, типичный процесс в постепенном достижении климаксового состояния растительности.

Филлипс, вслед за Клементсом, отстаивает другую точку зрения: «сукцессия представляет собой только биотические реакции и всегда прогрессивна... сукцессия служит развитию природы и потому процесс должен и может быть только прогрессивным» (Phillips, 1934, p. 562); и снова: «сукцессия – выражение развития» (Phillips, 1935a, p. 214).

Теперь мы коснемся использования слов. С одной стороны, если мы предполагаем ограничить использование термина «сукцессия» по отношению к ряду стадий растительности, которые ведут к климаксовому состоянию, например, варианты первичной сукцессии [«priseres»] от голой скалы или воды к лесу, тогда целесообразно поддержать и назвать такой процесс «только прогрессивным». Если, кроме того, мы представляем растительность как целостный организм, кульминационным моментом которого считается взрослое состояние, а более ранние стадии первичной сукцессии – сукцессионными «личиночными» формами, тогда также очевидно, что сукцессия связана с «развитием в природе» и является «выражением развития». Но если, с другой стороны, мы применяем термин, как это делаю я и как, я думаю, делают большинство экологов, к любому ряду стадий растительности, следующих друг за другом на одной территории и повторяющихся всюду при подобных условиях с тем же или подобным набором факторов, то говорить, что «сукцессия должна и может быть только прогрессивной» или это все всегда и всюду связано с развитием, нельзя, так как это противоречит фактам.

Основные противоречия относительно возможности использования понятия «регрессирующая сукцессия» связаны просто с различиями в использовании этого слова. Клементс (Clements, 1916, p. 146-163) совершенно точно показал, что явления, для описания которых использовано понятие «регресс», должным образом описываются как разрушение (например, разрушение климаксовой фазы развития или доминантов климаксовой фазы, разрушение, которое приводит к субсерии, вновь ведущей к климаксу,

если растительность была оставлена в покое). Но если, с другой стороны, имеется обратный процесс, который Филлипс назвал бы «дополнительной причиной работать» и который постепенно ведет к деградации растительности к более низкой стадии, мне представляется, что такой феномен должен называться *регрессирующей сукцессией*. Здесь я должен привести пример эффекта непрекращающегося пастбищного воздействия животных, которые в процессе поедания растений могут перевести лес в пастбище, постепенно выщелачивая [почвы] и сопровождая это образованием грубого гумуса, что, в свою очередь, способно перевести лес в пустошь и за счет нарушения почвенного дренажа привести к замене мезофитной и более богатой на ксерофитную и бедную растительность или, наоборот, привести к постепенному подтоплению и заболачиванию, что также ведет к замене более «высшего» на «низший» тип в сукцессионной серии. Все это – хорошо известные процессы, происходящие с растительностью. Для меня они – яркие примеры аллогенных регрессирующих сукцессий, и я не вижу как их название может быть отклонено произвольным и неестественным ограничением слова «сукцессия». Все указанные процессы, конечно, затрагивают разрушение, но они также свидетельствуют об инвазии, захвате новых местообитаний [ecesis] и росте новых видов. «Разрушение» само по себе не является критерием: не все ли *прогрессивные* сукцессии, как указывал Купер (Cooper, 1926, p. 402), вызваны постоянным разрушением растительных сообществ на ранних стадиях?

В упомянутой дискуссии Клементс (Clements, 1916, p. 402) сомневается в истинности регрессирующих изменений, постулируемых европейскими экологами в смене леса пустошью в отсутствие сильных разрушений или изменения климата. С настойчивостью, достойной лучшего приращения, он подчеркивает важность факторов увлажнения в сукцессии и отказывается принять возможность постепенного изменения почвенных факторов в результате прогрессирующего выщелачивания без изменения климата. Мы можем соглашаться с Клементсом, которому недостает строгого доказательства действительности регресса, до тех пор, пока мы не будем иметь результатов долговременных и непрерывных наблюдений в должным образом управляемом эксперименте с соответствующими количественными данными; мы можем также согласиться с тем, что «биотические факторы» не всегда удовлетворительно исключались из демонстрационных примеров, подчеркивающих, прежде всего, процесс выщелачивания. Но мы не можем не говорить о многочисленных наблюдениях в океанических и субокеанических регионах Европы, где регресс растительности из-за выщелачивания почвы и сопутствующих обстоятельств в высшей степени возможен – по крайней мере, столь же вероятен, как и множество сукцессий, которые были приведены для демонстрации. И к этим примерам я бы добавил регресс жизненных форм, вовлеченных в постепенное

замещение леса на пустошь или пастбище и пустоши на пастбище в результате постоянного выпаса.

Я согласен с Клементсом, который не рассматривает в качестве регресса вторжение [invasion] и разрушение леса (или пустоши) под воздействием Sphagnum (заболачивание). Я должен назвать это завоеванием и подавлением «более высокого» типа сообществ «более низким» (вследствие специфической природы последнего). Естественно, такое вторжение и захват объясняются, в первую очередь, биологическими особенностями Sphagnum, способному удерживать воду и «вести» ее за собой в процессе вторжения и таким образом формировать новую гидрофильную среду обитания, которая может стать отправной точкой новой водной серии растительности. Клементс приравнивает этот случай возникновению новых формаций в совершенно «голой» (водной) области, что делать нельзя^E. Sphagnum – в конце концов, растение, доминирующее в весьма различных и очень пространственно протяженных сообществах. При некоторых условиях, которые возникают частично благодаря климату, а частично топографическим особенностям, такое доминирование может сохраняться неопределенно долго. Я сам не должен колебаться и описать его как основной доминант особой растительной формации, но тогда я – еретик (или лучше сказать раскольник? Tansley, 1920, p. 139-145). Слабость подобной позиции Клементса, как мне кажется, частично базируется на его исключительной настойчивости в признании главенства факторов увлажнения (мы все признаем их важное значение), частично на равноправном использовании понятия «разрушение», но больше всего (и это мне кажется особенно неверным) на признании того, что растительность является целостным организмом и должна подчиняться законам развития, которые свойственны организмам.

Катастрофические разрушения в результате естественных причин или под воздействием человеческой деятельности, я думаю, удаляют нас от подтекста понятия «сукцессия», так как они не связаны с причинами изменений растительности, вовлеченными в фактический процесс сукцессии. Они только являются иницирующими причинами, и здесь Клементс прав: они расчищают «поле», если можно так выразиться, для новой сукцессии. Именно поэтому я настаиваю на постепенности как характеристике сукцессии. Постепенность в действительности – это ярлык действия «продолжающихся» причин.

Развитие и квазиорганизм

Слово «развитие» [development] используется в очень широком смысле: так мы говорим о развитии темы или ситуации, хотя всегда, я думаю, всегда более или менее понимая соответствующий подтекст. Также всегда, это некоторый *конкретный* [entity] объект, который развивается; в

биологии это индивидуальный рост и изменения, которые непосредственно хорошо наблюдаемы и различимы для конкретных организмов, что и позволяет нам применять это понятие. Следовательно, мы можем совершенно спокойно говорить об общем пути развития любой части растительности, имеющей конкретный облик, скажем, болото или лес, на обычном языке, что мы, фактически, и делаем; но мы должны использовать термины как часть теории растительности, для центральных, твердо установленных и вообще приемлемых концепций и законов, только в том случае, если мы можем распознать в растительности достаточное число конкретных объектов, чье развитие можно проследить и чьи законы такого развития можно сформулировать.

В 1920 г. я вопрошал, могли ли мы распознать такие объекты в растительности, я анализировал тему в целом, детально и со значительной осторожностью. Моя эрудиция меня не подвела, и этот анализ серьезно не критиковался и не подвергался сомнению, хотя высказывались некоторые отличные мнения (правда, не аргументированные). Кратко мой вывод гласил, что сложившиеся вполне единые растительные сообщества (которые я отождествил с растительными ассоциациями) имели достаточно свойств организмов, что позволяло их рассматривать как *квазиорганизмы*, подобно дому, как обычно рассматриваются сообщества людей. Хотя сообщества растений, естественно, имеют не такую высокую организацию, как сообщества людей, и, конечно, ниже сообществ некоторых животных (термиты, муравьи, пчелы), сравнение с организмом не просто красивая аналогия; оно вполне обосновано, по крайней мере, для сложных и комплексных сообществ, теснотой взаимосвязей частей их структуры, их целостным поведением и рядом других свойств, на которые впервые указал Клементс (Clements, 1916). В 1926 г. я привлек внимание к другой важной аналогии (Tansley, 1929, p. 679), которая, как мне кажется, усиливает сходство растительного сообщества с организмом, – замечательное соответствие между видами растительного сообщества и генами организма: обе совокупности должны развивать свои «фенотипы» в присутствии других членов совокупности и в пределах некоторого диапазона условий окружающей среды.

Но это представление далеко от тех, что удовлетворяют Клементса и Филлипса. Для них растительное сообщество (или в настоящее время «биотическое сообщество») – организм, и тот, кто так не считает, отлучается от истинной веры.

И нам вновь приходится вернуться к вопросу о значении слов. Профессор Филлипс пишет, полагая, что слова имеют совершенно точные и постоянные значения и что данное вербальное^F утверждение *должно* быть либо истинным, либо нет, тогда как, фактически, высказывание понимается различно в зависимости от смысла [connotation] использованных слов. Слово «организм» действительно может применяться очень широко. Например, Уайтхед [Whitehead] в книге "Философия организма" и целая

школа философов-«организмистов» не колеблясь называют вселенную организмом. Действительно, казалось бы, цитируя оксфордский "Новый английский словарь", можно убедиться, что термин [организм] прежде всего был закреплен за отдельными особями животных и растений, по крайней мере, еще сто лет тому назад. Профессор Филлипс, несомненно, имеет собственную, более широкую концепцию и, конечно, принимает в своей работе (Phillips, 1935b) «веру целостности», а цитирование философов-«организмистов» придает ему уверенности. Однако он должен помнить, что пишет, прежде всего, для экологов, которые являются биологами, и что современный биолог *понимает* под организмом особь животного или растения и чаще всего откажется применять этот термин к чему-либо еще. Максимум, что мы можем сделать, это убедить среднего биолога признать, что растительные (или биотические) сообщества имеют некоторые черты организмов и что к ним можно применить такой термин, как «квазиорганизм». Это, я думаю, было бы весьма удобным, потому что я ожидаю (вместе с Клементсом и Филлипсом), что эта идея принесет большую пользу.

Нет никакой необходимости утомлять читателя перечнем точек, по которым биотическое сообщество *не совпадает* с особью животного или растения. Они настолько очевидны и так многочисленны, что высказанные разногласия и даже насмешки относительно того, что растительность *есть* организм, легко понятны. Конечно, Клементс и Филлипс отвечают, что никто и не утверждает, что сообщество растений – *индивидуальный* организм. В более новом [свежем] контексте это «сложный организм» – еще более неудачный термин, поскольку, как мне кажется, он прочно связан в умах биологов с высокоорганизованными животными и растениями (млекопитающими и семенными растениями). В любом случае, по моему мнению, нельзя, улучшая неверное понятие, прийти к истинному утверждению: либо это истина, либо нет, и все будет зависеть от смысла, вкладываемого в понятие «организм». Относительно последнего современные биологи имеют устоявшуюся смысловую нагрузку, от которой они не откажутся, и я считаю, что они будут правы. Мы нуждаемся в специальном понятии для определения этого отдельного, резко ограниченного и уникального типа организации, материализованного в особи животного или растения, и «организм» – общепринятый термин.

Я предполагаю, что, например, В. Купер мог бы сказать, что даже такое понятие, как «квазиорганизм» не нужно, если мы придерживаемся концепции климакса, которая широко распространена. Я не соглашусь, потому что климакс не предполагает *организацию* [подобную организму], а организация зрелой, сложной растительной ассоциации – это реальность. Относительно устойчивое сообщество климакса – это сложная и целостная система с более или менее определенной структурой, т.е. взаимосвязь отдельных частей системы, приспособленных для существования в данном местообитании и к сосуществованию друг с другом. Такое состояние воз-

никает после прохождения ряда стадий, которые все более и более приближаются к динамическому равновесию этих взаимосвязей. Это, конечно, «организация», и организация того же самого типа, хотя и не идентичная, что и особь животного или растения. Факторы организации – это, с одной стороны, действие факторов окружающей среды, с другой – взаимодействия отдельных организмов. Филлипс удачно цитирует Карзинкина (1927)^G, работавшего с «биоценозом» животных, живущих на водных растениях. Карзинкин показал, что изменения во внешних к биоте факторах или в элементах биоценозов нарушают равновесие: как волнение на море, которое может быть долгим и сложным, но в конечном счете успокаивается, равновесие достигается вновь. Все это позволяет сказать, что «биоценоз» в целом реагирует на изменения внешних и внутренних факторов. В. Купер (Cooper, 1926, p. 402) говорит, что прогресс в изменении растительности – есть развитие «...не потому, что единица растительности – организм, а потому, что сообщество состоит из организмов, находящихся в состоянии развития», и добавляет, что прогресс целого – есть «...зависимые изменения в результате массовых действий [организмов]»^H. «Массовые действия» – это совершенно верно; вместе с соответствующими действиями замкнутых и часто чувствительных, взаимосвязанных функций слагающих [сообщество] организмов вынуждает нас объявить эту «единицу» органичной сущностью и позволяет говорить о ее развитии.

То, что это «развитие» кое-чем очень сильно отличается от онтогенеза растения или животного (хотя и там, и здесь можно наблюдать поразительное сходство) само собой разумеется. Взрослый квазиорганизм может начать развиваться с сообществ, которые весьма различны и даже противоположны, что полностью противоречит онтогенезу растения или животного. Это, например, могут быть водные серии растительных сообществ или сообщества сухих местообитаний и компоненты (сообщества) «стадий развития» весьма отличны от компонент (сообществ) «взрослой стадии». Отталкиваясь от развития индивидуального организма, мы наблюдаем очень много различий, что оправдывает отказ называть это тем же самым именем, но в то же время есть и достаточно много сходства, чтобы это имя оставить.

Я могу лишь заключить, что термин «квазиорганизм» оправдан применительно к растительности, а вот термины «организм» и «сложный организм» – нет.

Климаксы

Обращение профессора Филлипса к концепции климакса открывает возможности для почти такой же критики, как и его обращение к сукцессии. Так, он считает, что раз имеет место только одна всегда прогрессивная сукцессия, вызываемая лишь «биотической реакцией» сообщества, то бу-

дет только один вид климакса – климатический климакс, который наблюдается в каждой климатической области. Он довольно бесхитростно предлагает опустить прилагательное «климатический» – это вводит в заблуждение непосвященных. Раз имеется только один климакс, то зачем давать определение слову? Предложение стало бы неоспоримым, если бы мы все согласились с ним!

Во-первых, есть экологи, которые полагают, что в климатической области может быть больше чем один климакс причем, каждый с разными доминантами. Это так называемая теория «поликлимакса», противостоящая доктрине «моноклимакса» Клементса и Филлипса, которая предполагает наличие только одного «истинного» климакса в каждой климатической области и называемого поэтому *просто* «климаксом».

Теперь, так называемая «теория поликлимакса» берет то, что кажется постоянными типами растительности при данных условиях и называет их климаксами, потому что они являются кульминацией сукцессий. Обычное убеждение состоит в том, что при «типичных» климатических условиях области на наиболее благоприятных почвах климатический климакс представляет собой результат сукцессии; но на менее благоприятных почвах развиваются и остаются устойчивыми другие сообщества, такие же постоянные, как и климатический климакс. Они называются *эдафическими климаксами*, потому что фактор их дифференциации – специальный тип почвы. Подобным же образом назовем *физиографическими климаксами* сообщества, дифференцированные по фактору топографии (например, по рельефу поверхности земли). Но мы можем пойти дальше и говорить о *биотических климаксах*, так как, например, непрерывный выпас животных формирует специфические устойчивые сообщества [в данной климатической области]. Далее, мы можем говорить о *климаксах пожара* [fire climaxes], когда регион находится под воздействием постоянно случающихся пожаров, возникает растительность, состоящая из видов, способных выжить в этих условиях; или *климакс сенокосов*, которые возникают в результате регулярного и периодического скашивания трав. В каждом случае растительность достигает равновесия при воздействии всех эффективных факторов (в том числе и климатических), что и отражается в названии климакса. Эдафические климаксы перекликаются с эдафическими формациями А. Шимпера [A. Schimper].

В любом случае я не должен называть реализованное в этой терминологии словоупотребление «теорией». Это просто эмпирическая терминология, примененная к тому, что выглядит довольно очевидными фактами распределения растительности. Слово «климакс» используется в простом и естественном значении «кульминации развития» – постоянно или предположительно постоянно достигаемое состояние, когда растительность находится в равновесии со всеми свойственными [местообитанию] факторами.

Клементс (Clements, 1916) одним из первых осознал, что растительность не достигает климатического климакса, а как часть серии, фактически, находится в «движении» к нему, в постоянном или квазипостоянном состоянии, которое можно охарактеризовать как «не доезжая» [short of] до климакса; и такую растительность он назвал *субклимаксом*. Он использовал этот термин в двух вариантах: для обозначения фактической серийной стадии растительности, которая обычно ведет к климатическому климаксу, и типу климакса, «подчиненного» климатическому климаксу. При этом указывалось, что такое двойное использование [термина] нежелательно, и это, если мы ограничились термином «субклимакс» в его первоначальном значении, потребовало бы ввести термины для постоянной или квазипостоянной растительности, которая не является специфической серийной стадией, ведущей к климатическому климаксу, а представляет собой разновидность любой из «нормальных» серий. Для таких климаксов Клементс (Clements, 1934, p. 45) предложил слово *проклимакс*, т.е. это растительность, которая появляется *вместо* климатического климакса, или, как он говорит, *вместо собственно* климакса [*the climax*]. Это, я думаю, не вызывающий возражения термин, но здесь не определены факторы, которые дифференцировали бы различные типы этой разновидности климакса.

Г. Годвин (Godwin, 1929) настаивает, что факторы, которые не позволяют серии достичь климатического климакса, не только *задерживают* серию, но и *отклоняют* ее от нормального курса, на который она может снова вернуться, когда эти факторы перестанут действовать. Он скептически настроен относительно существования субклимаксов в строгом смысле и предпочитает говорить об относительно «отклоненных [искривленных] сукцессиях». Мы могли бы назвать такие сукцессии, которые несомненно существуют, *плагиосериями* [plagioseres], т.е. «согнутые» или «искривленные» серии, и если растительность действительно в этом случае достигает равновесия с факторами среды, то это будет *плагиоклимакс*, если такой термин кажется полезным.

Как изложено Филлипсом, «теория моноклимакса» находит оправдание тому, что некоторые из нас приучены выделять эдафические и физиографические климаксы в пределах климатической области только в двух случаях. Или эти предполагаемые климаксы – не климаксы вообще, а стадии в серии, ведущей к *собственно* климаксу, чье движение было *замедленно*, возможно, в течение длительного времени эдафическими или физиографическими факторами, или они простые вариации «формации» (климатического климакса). Это не гипотеза и не является фактом; это служит доказательством того, что климат и почва будут абсолютно однородны в пределах большой климатической области, которая зачастую простирается на многие сотни миль. Климатическая формация (*собственно* формация согласно «теории моноклимакса») – часто «истинная мозаика» растительности (Клементс). Это, конечно, совершенная истина: возникает

единственный вопрос – *как велики те различия*, которые мы допустим в качестве меры изменчивости в пределах формации? Эта трудность, конечно, исчезнет, если мы *определим* формацию – климатический климакс – как всю постоянную растительность в пределах климатической области и, следовательно, охотно проглотим [swallow] такие различия, как бы велики они не были. Но в чем смысл этого эмпирического метода? Не лучше ли создавать теорию под факты? Не является ли содержанием научного метода *первоначально* распознать, описать и изучить все взаимоотношения реально сложившейся растительности, а *затем* посмотреть, как они соответствуют или не соответствуют некоей общей гипотезе, которую мы, возможно, временно приняли?

Большинство видов растительности, которую некоторые из коллег Филлипса в Африке рассматривают в качестве отдельных формаций, сам Филлипс определяет как серийные стадии – например, замедленные (retarded) сукцессии, и если они не являются ими, то они являются разновидностями климакса. Совершенно невозможно, если вы не изучали и не видели эту растительность собственными глазами, определить кто же прав – Филлипс или его критики. Мое общее впечатление после прочтения дискуссии, коль скоро она завершилась, состоит в том, что недостаточно знать поведение растительности в одном сомнительном случае, необходимо быть уверенным во всех случаях и стремиться к более естественной интерпретации фактов. Возможно, что Филлипс прав в своих специфических интерпретациях, некоторые из которых он, кажется, дает достаточно хорошо. На его взгляд, так называемые «эдафические климаксы» или «эдафические формации» *никогда* не бывают постоянными, а *всегда* представлены серийными стадиями, в которых сукцессия может быть замедлена на более длительное или более короткое время, но которая всегда, в конечном счете, будет направлена к климаксу. Если это так, то они должны быть исключены из категории Клемента «проклимаксы», которые предложены (Clements, 1934, p. 45) для описания климаксов под воздействием таких аллогенных факторов, как пожар или выпас. С другой стороны, если эдафические факторы действительно способны поддерживать растительность в постоянном или квазипостоянном равновесии (а я далек от мысли, что это не так), тогда, как мне представляется, такая растительность вполне разумно может быть включена в концепцию «проклимакса», хотя совершенно ясно, что определенные эдафические факторы находятся по отношению к ней в несколько ином положении, чем пожары и выпас: и потому, что они представляют собой как бы часть «исходной» окружающей среды, и потому, что они и сами подвергаются непрерывным изменениям.

Здесь мы сталкиваемся с трудностью, которую до сих пор не встречали. Как я знаю, в литературе принято любое адекватное этому мнению – я говорю о влиянии современной теории развития почв на теорию и классификацию растительности. Эта простая и привлекательная идея состоит в

том, что развитие профиля почвы управляет *pari passu* (во всех отношениях) развитием растительности, произрастающей на этой почве, и что, следовательно, зрелый климатический тип почвы согласуется и сосуществует с сообществом климатического климакса. Однако это весьма преждевременное и не соответствующее действительности утверждение. Вполне возможно, что в специфических условиях такое соответствие будет наблюдаться фактически. Но с другой стороны, даже, когда развитие почвенного профиля под влиянием климата совершенно нормально и правильно, климатический климакс сообщества может сформироваться намного раньше того, когда почва достигнет зрелого состояния, и может, по существу, не изменяться на более поздних стадиях развития почвы. Опять же, климатический климакс может установиться на почвах, которые *сохраняются не зрелыми* по геологическим и физиографическим причинам, например, на крутом склоне. И, наконец, с этим вообще согласны почвоведы, что некоторые горные породы, вследствие простоты их состава, создают почвы, которые никогда не смогут сформировать нормальный, климатически зрелый профиль, где могут (или не могут) возникнуть типичные климатические климаксы растительности. Любые отклонения сообществ, которые почвы могут нести на себе, будут включены как *часть* климатического климакса и будут зависеть, как это мне кажется, от *степени* этого отклонения. Если брать широко, привлекая, например, доминирование различных жизненных форм, то утверждать, что такая растительность *должна* быть частью климатического климакса, *потому что* это появляется в той же самой климатической области, это значит засунуть факты в Прокрустово ложе, классифицировать растительность произвольно и противоестественно в угоду предвзятой теории. То же самое можно сказать и о растительности, определяемой любым другим эдафическим фактором (*e.g.* [например], постоянным подтоплением в течение части года или высокой кислотностью почвы из-за бедности подпочвы основными ионами или высокой скоростью выщелачивания в высоко водопроницаемом грунте), который препятствует созреванию почвы или отклоняет ее от этого курса и тем самым предотвращает появление сообществ климатического климакса. Нет никаких свидетельств, что такие типы растительности представляют собой серийные стадии, которые приведут к климатическому климаксу; они не могут быть естественно оценены и как части такого климакса.

С другой стороны, Р. Буэн (Bourne, 1934) рассматривал любое отдельное изменение климаксовой формации как отдельный климакс, например, еловые леса [горных массивов на границе Франции и Швейцарии] Vosges и Jura. Без сомнения, они отличаются, как он говорит, весьма заметно в некоторых отношениях, которые могут быть важны для специалистов-лесников и для детальных экологических исследований; и они, возможно, могут быть различимы как отдельные *климаксовые социации* [climax sociations]. Но его личный взгляд напоминает [взгляд] отдельных так-

сономистов, которые проявляют внимание только к микровидам, теряя из виду более высокие ранги таксономической иерархии.

Я даже слышал аргумент, что «незрелая топография», например, наклон холма, несет незрелую растительность, и, так как наклон со временем исчезнет (в конечном счете, он будет «изношен» процессами эрозии), растительность должна быть оценена как серийная. Но из этого следует вывод, что и тектонические процессы должны управлять развитием растительности *pari passu*, хотя их характерные времена сильно различаются. Это очень далеко от реальности, и «незрелая топография», фактически, очень часто несет на себе климаксовую растительность, хотя Г. Каулс (Cowles, 1901) привел некоторые поразительные случаи совместного развития физиографии и растительности.

Я выступаю в защиту эмпирического метода и терминологии только в работе по растительности и во избежание обобщающей интерпретации, основанной на теории «что *должно* происходить потому что "растительность – это организм"».

«Сложный организм»

Третья статья профессора Филлипса (Phillips, 1935b) посвящена обсуждению «сложного организма», по-другому известного как «биотическое сообщество» (или «биом» Клементса), в свете доктрины эмерджентной эволюции и философии целостности (холизма). О биотическом сообществе он писал раньше (Phillips, 1931), также об этом писали В. Шелфорд (Shelford, 1931) и другие.

Я уже выразил некоторую долю скептицизма по поводу прочности концепции биотического сообщества (Tansley, 1929, p. 680) без подробного раскрытия причин. Теперь, мне кажется, это необходимо сделать, чтобы обосновать мой скептицизм и в то же время ясно дать понять, что я не считаю, «что все средства хороши» по отношению к критике этих идей, хотя я считаю, что они более естественно могут быть выражены другим способом.

Из лингвистических соображений я не люблю термин «биотическое сообщество». «Сообщество», я надеюсь, со мной согласятся, подразумевает, что оно состоит из [равноправных] *членов*, и мне кажется, что рассматривать в целом животных и растения как *членов* сообщества – это ставить знак равенства между объектами, которые слишком различны по своей природе и поведению. Животные и растения не могут быть общими членами чего-нибудь, кроме органического мира (в биологическом, а не в «организмистском» смысле). Так же можно было бы сказать, что картофель или декоративные деревья и цветы в садах человека являются *членами* его сообщества, несмотря на то, что они, конечно, входят в его состав и оно было бы другим без них. Должен существовать некоторый вид *подо-*

бия (конечно, не идентичность) в характере и статусе между членами сообщества, если не уходить далеко от обычного смысла [такого сходства]. Сторонниками понятия «биотическое сообщество» приводится такой аргумент, что различие природы между автотрофными растениями и паразитами – грибами или явнотрофными растениями (фанерогамы) – столь же велико, как и между животными и растениями. На это можно ответить, что «человеческие паразиты» хорошо известны в сообществах людей и что, возможно, человеческое сообщество развивалось бы лучше без них, но все же они, в некотором смысле, члены сообщества. Хотя грибы так сильно отличаются от автотрофных растений, что их выделяют даже в третье царство, отличное от животных и растений, они представляются более близкими к растениям, чем к животным; паразитические фанерогамы несомненно служат для формирования в природе связей между паразитическими грибами и автофитами, в то время как сапрофитные грибы сведены в пределах концептуальной структуры как «члены» сложного сообщества, такого как лес, без любого насилия вовсе. Между всеми этими организмами и членами животного царства имеются очень большие различия во всех отношениях.

Экологи животных, постоянно работающие в поле, считают необходимым говорить об относительно *разных* сообществах животных, живущих в данном сообществе растений; и это – более естественная концепция, которая сформировалась на основе эмпирических знаний и опыта, чем концепция «биотического сообщества». Некоторые из животных, принадлежащих этим различным сообществам животных, имеют очень ограниченные местообитания, другие – намного более обширные, в то время как третьи (крупные и более активные хищные птицы и млекопитающие) вообще свободно «пересекают» не только растительное сообщество, но и живут далеко за его пределами. Так же и по этим причинам (практическая потребность при работе в поле выделить и независимо исследовать сообщества животных «биомы», а для других целей рассматривать их как внешние факторы по отношению к сообществу растений) я не могу принять концепцию *биотического* сообщества.

Это неприятие, однако, далеко от того, что я не воспринимаю различные «биомы» как достаточно целостные сплетения жизни, приспособленные к специфическим комплексам факторов окружающей среды; они являются реальными «целыми» объектами, часто высоко интегрированным целым, подобным живым ядерным *системам* в понимании физика. Я не думаю, что они должны описываться как организмы (кроме как в «организмическом» смысле). Я предпочитаю рассматривать их вместе со всем комплексом сложных действующих факторов как просто «*системы*».

Я уже критиковал понятие «организм» применительно к сообществам растений или животных или к «сообществу» растений и животных на том основании, что эти агрегации, хотя и имеют *некоторые* черты орга-

низмов (в биологическом смысле), они существенно отличаются от них, что не позволяет принимать на веру этот несоответствующий [явлению] термин. И я критиковал понятие «сложный организм» на том основании, что он обычно применяется к видам или особям высших животных и растений. Третья статья профессора Филлипса (Phillips, 1935b) в значительной степени посвящена описанию и защите концепции «сложного организма». Согласно философии организмизма, которой, кажется, он придерживается (хотя определенно и не говорит об этом), он совершенно вправе обозначить целое, полученное объединением совокупности животных и растений («биоценоз», если использовать европейский [continental] термин), как «организм», при условии, что он включает в свою концепцию и физические факторы местообитания. Но тогда он должен назвать организмом и вселенную, и солнечную систему, и молекулу сахара, и ион, и свободный атом. Они все организованы как «целое». То, что в природе биологами называется живыми организмами, полностью противоречит этой концепции. Они только специальный тип «организма».

Я здесь не имею возможности обсуждать философские аспекты дискуссии с Филлипсом. Они затрагивают, как он справедливо подчеркивает, некоторые из наиболее сложных и ускользающих проблем философии. Доктрина «последовательной [emergent] эволюции» сформулирована специфическим образом, и я удержусь от поиска смысла, хотя некоторые (но не все) идеи, содержащиеся в философии целостности генерала Сматса, мне кажется, приемлемы и полезны. Но я думаю, что в научном плане, в отличие от философского, «много суеты и мало дела». Например, «...новое возникает от взаимодействия, взаимосвязи, интеграции и организации частей [системы]... и не может быть предсказано как сумма отдельных свойств или как связанных свойств: интеграция частей, таким образом, приводит к появлению целого, отличного и непредсказуемого от их простого суммирования». Может ли, фактически, одна такая ясная концепция, как «простое суммирование», означать противопоставление фактическим отношениям и взаимодействиям между компонентами интегрируемой системы? Имеет ли «простое суммирование» вообще какой-либо смысл в этой связи? То, что мы *наблюдаем*, есть непосредственное соседство и взаимодействие [видов] с эмерджентным результатом, который мы назовем (и я с этим *должен* согласиться) «новой» сущностью. И кто будет настолько смел, чтобы сказать, что эта новая сущность, например, молекула воды со своими свойствами, была бы непредсказуема, если бы мы действительно поняли *все* свойства атомов водорода и кислорода и сил, приведенных в действие их союзом? Непредсказуемо на нашем уровне знаний – да, непредсказуемо *теоретически* – конечно нет¹. Когда изобретатель создает новую машину (механизм), он так же, конечно, строит новую сущность, но он может с высокой точностью предсказать что это будет и как оно будет работать, так как в рамках своих целей он понимает все свойства исполь-

зубых материалов, знает как они будут взаимодействовать, учитывая специфический набор пространственных отношений, которые он и задает.

При обсуждении доктрины «холизма» генерала Сметса Филлипс делает упор на целостности как *основе*, «холизм» определяется им как «основной [фундаментальный] фактор, существенный по отношению к созданию всей вселенной». Это и есть «существенная основа» и «неотъемлемая динамическая характеристика» сообществ. Все, кроме тех, кто «руководствуется статическим взглядом на структуру, состав и жизнь сообществ, не могут не увлечься фундаментальной природой *фактора целостности*, присущего подлинной сути сообщества, фактора *причины*» (курсив в оригинале).

Чем оправдывается такая точка зрения? «Целое воздействует на местообитание на различных уровнях, изменяя (улучшая) его для целого более высокого уровня: реакция целого, принимая во внимание информацию о его специфическом местообитании и взаимосвязях между организмами, слагающими это целое, показывает как изменения на стадии становления местообитания отличались бы от суммы изменений, вызванных воздействием отдельных организмов, не объединенных в ассоциации»³ (Phillips, 1935b, p. 498).

В этом утверждении мы можем заметить, что там «действует» не таинственный «фактор», называемый «холизмом», а *специфическое* «целое», которое, как предполагается, выступает в качестве причины. Возможно, «фактор холизма» выступает как некая абстракция от результатов всех наблюдаемых специфических целых. Здесь вновь наблюдается искусственная антитеза абстракции: «от суммы изменений, вызванных воздействием отдельных организмов», если бы они были «не объединены в ассоциации», что на самом деле и имеет место в сообществе. Такая «сумма» представляется нереальной, так как трудно представить себе ситуацию, когда будет иметься возможность оценить (при *точно не установленных условиях*) воздействия отдельных сходных организмов, «не объединенных в ассоциацию». Более того, они, действуя друг на друга, изменяют свои действия и порождают новые, которые уже становятся зависимыми от двух и больше компонент [организмов]. А вот это – уже точно сумма этих измененных и новых воздействий, которые составляют (о чем мы говорим и говорим справедливо) деятельность сообщества в целом, так как они зависят от существования этой специфической ассоциации организмов в данном специфическом местообитании.

³ Филлипс, кажется, думает, что его утверждение открыто для логически обоснованных возражений, но тут же добавляет, что «накопление экологических фактов, хоть и выглядит внушительным, но я серьезно не встревожен строгой критикой чистой логики». Конечно, это его дело: либо принять, что использованная логика плоха, либо еще *быть* «серьезно встревоженным» этим.

Является ли в этом случае сообщество «причиной» собственных действий? Здесь мы касаемся самого сложного философского вопроса о причинно-следственных связях, который я даже не буду пытаться обсуждать. В некотором смысле, однако, сообщество как целое может быть вышеупомянутой «причиной» своих собственных действий, так как она представляет собой агрегацию компонентов и сумму (лучше сказать, синтез) чьих действий мы называем действиями сообщества (действиями, которых не было бы, если бы компоненты не были бы связаны в ассоциации). Так что мы можем признать поражение [concede] утверждения Филлипса. Но следует помнить, что эти действия сообщества *можно анализировать* только при условии действия компонентов, объединенных в ассоциацию. Мы просто изменили нашу точку зрения и рассматриваем новую сущность, которую расцениваем по результатам ее действий как единицу более высокого ранга⁴.

Трудно сопротивляться впечатлению, что восторженная защита профессором Филлипсом холизма основана не на объективном рассмотрении реальных (природных) фактов, а, по крайней мере, частично мотивирована предполагаемой будущей «целостностью», которая должна быть осознана в идеальном человеческом обществе, и чье отраженное очарование проецируется на менее возвышенные «целые», освещая ложным светом образ «сложного организма».

Экосистема

Я уже изложил свои причины, по которым отклоняю понятия «сложный организм» и «биотическое сообщество». Более ранний термин Клементса «биом» для целого комплекса организмов, обитающих в данной области, также не желателен и не очень удобен для некоторых целей. Но есть более фундаментальная концепция, как мне кажется, это *целостная система* (в физическом смысле), включающая не только комплекс организмов, но и комплекс физических факторов, формирующих, как мы говорим, окружающую среду биома – факторы местообитания в самом широком смысле. Хотя организмы и претендуют на наш первостепенный интерес, мы с трудом представляем их «самими по себе» и, по существу, мы не можем отделить их от особенностей окружающей среды, с которой они формируют единую физическую систему.

Сформированные таким образом системы, с точки зрения эколога, – основные природные единицы на лике Земли. Наши естественные челове-

⁴ Если это утверждение применяется к индивидуальному организму, это, естественно, влечет отказ от веры в любую форму витализма. И я не понимаю профессора Филлипса, который наделяет «сложный организм» «жизненным принципом».

ческие предубеждения заставляют рассматривать организмы (с точки зрения биолога) в качестве наиболее важных частей этих систем, но, конечно, неорганические (абиотические) «факторы» – это такие же части [системы] и без них никакой системы просто не было бы; имеется постоянный обмен наиболее важными видами в каждой системе и не только между организмами, но и между органическими и неорганическими составляющими. Эти *экосистемы*¹, так мы можем их назвать, имеют различный вид и размеры. Они образуют одну категорию из множества физических систем мироздания, которые ранжированы от вселенной в целом до отдельного атома. Целое направление науки, как убедительно показал Г. Леви (Levy, 1932), направлено на то, чтобы мысленно изолировать системы с целью их изучения, так «разорвать» ранжированный ряд, чтобы сделать их фактическими объектами наших исследований: могут быть изолированы солнечная система, планета, климатическая область, сообщество растений или животных, индивидуальный организм, органическая молекула или атом. Фактически, системы, которые мы мысленно изолируем, не только включены как части в более крупные [системы], но они так же накладываются, переплетаются и взаимодействуют друг с другом. Такого рода изоляция – искусственный прием, но это единственно возможный путь познания мира⁵.

Некоторые из систем более изолированы в природе, более автономны, чем другие. Они все демонстрируют организацию, которая является результатом взаимодействий и последовательного взаимного регулирования их компонент. Если организация из возможных элементов не дает результата, то система «не состоялась» или зарождающаяся система гибнет. Фактически, можно говорить о естественном отборе зарождающихся систем, которые могут достигать наиболее устойчивого равновесия, длительное время оставаясь живыми. Таким образом, то динамическое равновесие, о котором пишет профессор Филлипс, достигается. Глобальная направленность эволюции к динамическому равновесию признана давно. Соответствующие идеи полностью разработаны Юмом и даже были заявлены еще Лукрецием. Чем больше относительно обособленна и автономна система, тем более на высоком уровне она интегрирована и тем выше стабильность ее динамического равновесия.

Некоторые системы развиваются постепенно, становясь все более и более устойчивыми и едиными и более тонко отрегулированными в своем равновесии. Экосистемы принадлежат к такому типу систем, и нормальная аутогенная сукцессия – прогрессивна и направлена в сторону большей интеграции и стабильности. «Климакс» в этом контексте представляет собой высшую стадию интеграции и самый близкий подход к настоящему дина-

⁵ Мысленное изолирование, которое мы проводим, возможно с незначительной частью всех физических систем, но все-таки многие из них позволяют проводить [такой эксперимент] и среди них – экосистемы.

мическому равновесию, которое может быть достигнуто в системе, развитой при данных условиях и с доступными компонентами.

Крупные региональные климатические комплексы мира – важные, основополагающие факторы основных наземных экосистем, и они являются составной *частью* (компонентой) системы так же, как почвы и организмы. При любом фундаментальном анализе экосистем это выглядит как случайное и обманчивое абстрагирование климатических факторов, но с целью различения и классификации систем – это вполне законная процедура. Фактически, климатический комплекс имеет большее влияние на организмы и на почвы экосистем, чем они на климатический комплекс, но взаимное действие все-таки не отсутствует полностью. Климат действует на экосистемы подобно кислотному или щелочному «буферу» химического комплекса почвы.

Следующим [в нашем рассмотрении будет] почвенный комплекс, который порожден и развивается частично выветриванием скальных пород, частично климатом и частично действием биологических объектов. Относительная зрелость почвенного комплекса, обусловленная климатом, подпочвой, физиографией и растительностью, может быть достигнута в другое время, не совпадающее со временем достижения растительностью климаксового состояния. Вследствие того, что подпочва и физиография больше подвержены местным изменениям, чем климат, и что некоторые местные особенности мешают климатическим факторам проявиться в полной мере, на которую они способны, развивающийся почвенный комплекс совместно с климатом может определять варианты биологических компонент [экосистем]. Утверждение Филлипса, что почва никогда это не делает, категорически противоречит опыту слишком многих общепризнанных экологов. Следовательно, мы должны распознавать экосистемы, дифференцированные почвенными комплексами, что не менее реально подчинению их, прежде всего, определенному климату.

Наконец, рассмотрим организменный комплекс, или биом^К, в котором первостепенное значение имеет растительность (кроме некоторых случаев; например, большинство морских экосистем). Главное состоит в том, что мы должны учитывать полную зависимость (прямую или косвенную) животных от растений. Этот факт не может быть оспорен или отрицаем, несмотря на то, что громкий трубный звук «биотического сообщества» уже унесен. Нельзя говорить, что животные не имеют влияния на растительность и, таким образом, на организменный комплекс в целом. Они могут даже изменить первичную структуру климаксовой растительности, но чаще они это не делают. Необходимо во что бы то ни стало позволить экологам животных и растений изучать состав, структуру и поведение биома в целом. Пока они это не сделают, у нас не будет фактов, которые позволили бы нам увидеть всю картину жизни биома, где животные и растения – лишь компоненты. Но действительно ли необходимо формулиро-

вать неестественную концепцию биотического *сообщества*, чтобы проводить такие скооперированные исследования? Я думаю, что нет. С чем мы должны иметь дело – так это *система*, в которой растения и животные являются компонентами, хотя и не единственными. Биом обусловлен климатом и почвой, и его отклонения [turn] вызваны, иногда и до некоторой степени, климатом и всегда [происходят] на почве.

Клементсовская «присерия» (Clements, 1916) – постепенное развитие экосистемы, которое мы можем наблюдать сегодня и на этом месте. Постепенное достижение все более полного динамического равновесия (которое совершенно справедливо подчеркивает Филлипс) – фундаментальная характеристика такого развития. Это – специфический вариант универсального процесса эволюции систем к динамическому равновесию. Достигнутое равновесие, тем не менее, не бывает совершенным: степень совершенства измеряется стабильностью. Атомы химических элементов с низким атомным числом – примеры исключительно устойчивых систем, они существовали многие миллионы тысячелетий; атомы радиоактивных элементов явно менее устойчивы. Но порядок стабильности всех химических элементов, конечно, существенно выше, чем таковой у экосистем, состоящих из компонентов, каждый из которых сам более или менее нестабилен – климат, почва, организмы. По отношению к более устойчивым системам экосистемы крайне уязвимы и за счет их собственных нестабильных компонент, и потому, что они подвержены внедрению компонент других систем. Однако некоторые из полностью развившихся систем – «климаксы» – фактически, поддерживают себя в течение тысяч лет. В других [системах] имеются элементы, которые изменяются крайне медленно, что в конечном итоге ведет к распаду системы.

Эта относительная неустойчивость экосистемы в результате несовершенства ее равновесия имеет всевозможные степени понимания, а наша методика оценки и ее измерения все еще является очень элементарной. Многие системы (представленные растительными климаксами), которые кажутся устойчивыми в течение определенного периода, при более точном наблюдении могут оказаться медленно и постоянно изменяющимися, в силу того, что происходящие в них изменения слишком малы и незначительны, чтобы быть замеченными. Многие экологи считают, что *вся* растительность *всегда* находится в состоянии изменения. Это вполне возможно: мы не имеем достаточной информации для подтверждения или отрицания этого утверждения. Но здесь ясно, что имеются незначительные изменения в пределах системы, которые не вызывают ее разрушения.

В силу положения о том, что климатические комплексы являются первичными детерминантами главных экосистем, отмечаемые изменения климата должны вызывать разрушение экосистем любой данной географической области и их замену другими. Это – *клизерии* [clisere] Клементса (Clements, 1916). Если континентальный ледяной покров медленно и не-

прерывно продвигается или отступает в течение значительного периода времени, то все зональные климаксы будут, согласно концепции Клементса, двигаться поперек континента «как будто бы они были натянуты на струны»; почти так же растительные сообщества вокруг озера будут двигаться к его центру, так как происходит процесс зарастания. С другой стороны, если целый континент попадает в условия засухи или обледенения, то многие из экосистем, которые здесь прежде находились, будут совершенно разрушены. Таким образом, принимая во внимание, что присерия – развитие отдельной экосистемы *in situ*, клисерия приводит к их деструкции или полной замене.

Рассматривая длительные периоды геологического времени, мы, естественно, должны принимать во внимание прогрессивную эволюцию и стремление к доминированию новых типов организмов и снижение (исчезновение) старых типов. От раннего палеозоя, где мы находим первые проблески появления органического мира, через поздний палеозой, где мы можем аналогично сформировать достаточно всестороннюю картину, через мезозой, где мы являемся свидетелями затухания доминирующих групп палеозоя и доминирование других групп, третичный период с подавляющим доминированием покрытосеменных и, наконец, к плейстоцену ледникового периода с бедственным результатом для многих видов северного полушария, – таковым представляется нам изменяющийся образ органического мира, с бесконечно сложной историей формирования и разрушения экосистем, обусловивший не только радикальные перемены поверхности Земли и климата, но и постоянную «поставку» новых органических компонент. Мы никогда не сможем получить больше, чем фрагментарные представления этой истории, хотя границы нашего знания, несомненно, будут расширены в будущем, как это произошло в течение последних 30 лет. Скорее всего, появление и развитие экосистем в прошлом должно управляться теми же самыми принципами, которые мы наблюдаем сегодня. Но мы ничего не приобретаем, пробуя описать в одних и тех же концепциях такие разные процессы, как изменения и разрушение экосистем с одной стороны, и индивидуальное развитие систем – с другой. Прав Купер (Cooper, 1926), который настаивает, что изменения растительности на поверхности земли формируют непрерывную историю: можно сказать, что они формируют только часть из истории изменений поверхности нашей планеты. Но чтобы эффективно их [изменения растительности] анализировать, мы должны разделить историю на части [периоды] и сфокусировать свое внимание на изучении этих периодов в соответствии с различными типами этого сложного процесса.

Биотические факторы

Профессор Филлипс считает обязательным для себя различать результат [воздействия] пастбищных травоядных животных, *от природы* принадлежащих «биотическому сообществу» (таких, как бизон североамериканских прерий, антилопы и прочие южноафриканских вельдов), от влияния пастбищных животных, интродуцированных человеком. Первые, как считают, способствуют в развитии короткой травяной растительности Великих прерий (Great Plains), которая даже называется *Bison-Bouteloa* климакс, и препятствуют вторжению леса в границы пастбищной формации. Последние, предполагается, просто являются разрушителями и не играют какой-либо роли в [прогрессивных] процессах сукцессии или развития. Это, наверное, вполне приемлемо как описание экосистем мира перед появлением человека или в ситуации, когда действия человека преднамеренно игнорируются. Очевидно, что современный цивилизованный человек нарушает развитие «естественных» экосистем или «биотических сообществ» в очень крупных масштабах. Было бы трудно, если не сказать – невозможно, провести линию между действиями человеческих племен, которые приспособлялись [к окружающей среде] как часть «биотического сообщества», и разрушительными действиями человека в современном мире. Является ли человек частью «природы» или нет? Может ли его существование быть согласовано с концепцией «сложного организма»? Рассматриваемая в качестве исключительно мощного биотического фактора, который все более и более нарушает равновесие существовавших ранее экосистем и в конечном счете уничтожает их, формируя в то же время очень разнообразные новые [экосистемы], деятельность человека находит свое собственное место в экологии.

Пастбищное воздействие как экологический фактор почти повсюду действует на растительность, препятствуя развитию древесных растений. Если такая пастбищная нагрузка существует, то пастбищные животные – важный биотический фактор вне зависимости от того, естественного ли они происхождения или интродуцированы человеком. Динамически поддерживаемое равновесие – это прежде всего равновесие между пастбищными животными и травами и другими гемикриптофитами, которые могут существовать и процветать, хотя они непрерывно вновь и вновь поедаются.

Лес может превратиться в пастбище под воздействием пастбищных животных. Замена одного типа растительности на другой, конечно, разрушительный процесс, но в то же время и процесс появления и постепенного образования новой растительности. Это сукцессионный процесс, достигающий кульминации в климаксе под влиянием фактической комбинации имеющихся факторов, и так как этот климакс есть четкая сущность, то он и развивается как эта сущность. Естественно, когда человек вводит [в экоси-

стему] овец и крупный рогатый скот, он защищает их, уничтожая плотоядных животных, и таким образом искусственно поддерживает экосистему, важнейшей особенностью которой является равновесие между пастбищной растительностью и пастбищными животными. Он может изменить положение равновесия, кормя животных не только на пастбище, но и, частично, далеко от него, с тем, чтобы их экскременты выступали в качестве удобрения и флористический состав этого поля изменялся. Этим *антропогенные экосистемы*^L отличаются от тех, которые развивались независимо от человека. Но главные образующие растительность процессы – те же самые, хотя иницирующие их факторы управляемы.

Мы должны иметь систему экологических концепций, которые допустят интерпретацию *всех* форм растительной структуры и динамики. Мы не можем ограничивать себя так называемыми «естественными» объектами и игнорировать современные типы растительности, которыми в изобилии обеспечила нас деятельность человека. Такой курс с научной точки зрения «не звучит» (not sound), так как научный анализ предполагает проникновение вглубь форм «естественных» объектов, и он практически не пригоден, потому что экология должна быть применима и к условиям, сформированным деятельностью человека. «Естественные» объекты и антропогенные производные сходным образом должны быть проанализированы в терминах соответствующих концепций, которые мы можем предложить. Растительное сообщество, сукцессия, развитие, климакс – вот эти концепции, которые следует использовать в широком, а не специальном смысле. Они, конечно, несут элемент абстрактной растительности, «выхваченной» из целого комплекса компонентов экосистемы; оставшиеся компоненты выступают в качестве факторов. Такая абстракция удобна, она помогала и будет нам помогать. Она, в сущности, имеет много (хотя и не все) качеств организма. В этом контексте «биом» менее удобен, хотя и может иногда использоваться; это все равно лучше, чем использовать «биотическое сообщество» или «сложный организм» – термины, которые введены ошибочно и вводят в заблуждение.

Методологическая ценность концепций сукцессионных изменений

Можно не сомневаться, что создание концепции сукцессии привело к тому, что сегодня часто называют динамической экологией; это в свою очередь существенно увеличило наше знание о характере и поведении растительности. Простейшая из возможных схем приводит к сукцессии растительных стадий (присерии Клементса) на первоначально «голом» участке с завершением стадией климакса, вне которого никакой дальнейший прогресс не возможен при данных условиях местообитания (в самом широком смысле) и данном наборе видов. Если мы признаем, что климакс с окру-

жающей средой представляет собой систему в относительно устойчивом динамическом равновесии, а предшествующие стадии – нет, то мы имеем уже *основной каркас*, в который мы можем встроить наши детальные исследования отдельных сукцессий. Если мы не используем этот каркас, если мы не распознаем универсальную тенденцию системы, в которой растительность является наиболее заметным компонентом, чтобы достигнуть динамического равновесия путем наиболее полного регулирования всевозможных компонент системы, мы не будем иметь ключа для интерпретации наблюдаемых явлений, открытых для любого неверного истолкования. По результатам детальных исследований сукцессий, которые, кстати, проливают много нового света на имеющуюся растительность, чей характер и статус предварительно был неясен, мы можем выводить некоторые общие законы и формулировать множество полезных вспомогательных концепций. До настоящего времени концепция сукцессии остается главной методологической ценностью.

То же самое едва ли можно сказать о концепции климакса как организма и сопровождающих ее интерпретациях. Напротив, она ведет к догматическому тезису, что развитие «сложного организма» *никогда* не может быть регрессивным, так как регресс в развитии противоречит природе организма, и что эдафические или биотические факторы *никогда не* смогут определять климакс, потому что это противоречит концепции климатического климакса как *конкретного* «сложного организма».

Филлипс говорит (Phillips, 1935a, p. 242), что «полезности климакса в смысле Клементса очень повредило бы, если бы мы попытались изолировать ее от концепции сообщества как сложного организма. Эта естественная и функциональная полезность, направленная на ориентацию исследований сукцессий, развития и классификации, будет очевидно уменьшена». И снова (Phillips, 1935b, p. 503), «биотическое сообщество – высоко сложный организм: эта концепция фундаментальна для определения и классификации весьма важных процессов сукцессии, развития и достижения динамического равновесия».

Каково оправдание таким утверждениям? Какие исследования стимулировались и каким содействовала концепция «сложного организма»? Профессор Филлипс, кажется, имеет в виду совместную работу экологов растений и животных. Но никто и не отрицает необходимость исследования *всех* компонент экосистем и путей, по которым они взаимодействуют в своем движении к состоянию динамического равновесия. Это – главная задача экологии будущего.

Мы не можем избежать вывода о том, что предполагаемая методологическая ценность концепции «сложного организма», противопоставляемая ценности сукцессии, развития, климакса и экосистемы, – ложная ценность, вводящая только в заблуждение. Ложная потому, что основывается

либо на ошибочном расширении биологической концепции организма⁶ (Клементс), либо на путанице между биологическим и «организмистским» использованием слов (Филлипс).

Выводы

Сукцессия – непрерывный процесс изменения в растительности, где можно выделить ряд стадий. Когда доминирующие факторы изменения зависят непосредственно от деятельности самих растений (автогенные факторы) – сукцессия *автогенная*; когда доминирующие факторы являются внешними по отношению к растениям (аллогенные факторы) – это *аллогенная* [сукцессия]. Сукцессии (присерии), которые идут от голого субстрата до высших типов растительности, формируемых в данной климатической области (прогрессивное развитие) – преимущественно автогенные. Те из них, которые «уводят» от более высших типов растительности (регрессивные изменения), – в значительной степени аллогенные, хотя оба типа факторов присутствуют во всех сукцессиях.

Климакс – относительно устойчивая стадия, достигаемая в процессе сукцессии. Изменения могут проходить в пределах климаксового [сообщества], но они весьма медленны или слишком малы, чтобы затронуть общий характер растительности; очевидно, такая устойчивая стадия все-таки должна быть названа климаксом. Самые высшие типы растительности, характеризующиеся климатической областью и ограниченные только климатическим фактором, формируют климатический климакс. Другие климаксы могут определяться другими факторами, такими как типы почв, выпас, пожары и т.п.

Термин *развитие* может применяться, как и в обычной речи, к феномену любого четко различаемого объекта растительности; но термин более строго применим к автогенным сукцессиям, идущим в направлении климакса, что имеет некоторые сходные черты с развитием организма. Такие климаксы могут рассматриваться как *квазиорганизмы*.

Концепция «биотического сообщества» неестественна, потому что животные и растения слишком различны по своей природе, чтобы рассматривать их как членов одного сообщества. Целый комплекс организмов в рамках экологической единицы может называться *биомом*.

⁶ Клементс ссылается на сообщение, что биологи представляют эволюцию многоклеточных [как «кооперацию»] одноклеточных организмов, и потому им можно отказать в том, что они *были* организмами, так как они были [построены] из *различных* организмов. Возможно, но мы можем утверждать с высокой степенью достоверности, что так называемый «сложный организм» значительно более отличен [от своих компонент], чем многоклеточные организмы от «создавших» их одноклеточных.

Концепция «сложного организма» применительно к биому нежелательна, так как этот термин уже «занят» и используется для описания индивидуального более крупного животного или растения и еще потому, что биом не организм, кроме как в смысле, в котором неорганические системы являются организмами.

Фундаментальная концепция, соответствующая биому, рассматриваемому совместно со всеми действующими неорганическими факторами окружающей среды, – *экосистема*, которая является специфической категорией среди физических систем, составляющих вселенную. В экосистеме организмы и неорганические факторы – равноправные *компоненты*, которые создают относительно устойчивое динамическое равновесие. Сукцессия и развитие – два универсальных процесса, которые направлены на формирование таких сбалансированных систем.

С точки зрения растительности биотические факторы (в смысле активного воздействия животных) являются логичной и полезной концепцией. Из этих биотических факторов сильный и постоянный выпас, который изменяет и стабилизирует растительность, – один из удачных примеров.

Предполагаемая методологическая ценность идей биотического сообщества и сложного организма иллюзорна, в отличие от ценности [концепций] растительного сообщества, сукцессии, развития, климакса и экосистемы, формирующей необходимый [эколого-теоретический] каркас, в который следует встроить детальные исследования сукцессионных изменений.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Bourne R. Some ecological conceptions // *Empire Forestry J.*, 1934, v. 13, p. 15-30.
- Clements F.E. *Plant Succession*. – Washington: Carnegie Inst. Wash. Publ., 1916. – 242 p.
- Clements F.E. The relict method in dynamic ecology // *J. Ecol.*, 1934, v. 22, p. 39-68.
- Cooper W.S. Fundamentals of vegetational change // *Ecology*, 1926, v. 7, p. 391-413.
- Cowles H.C. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan // *Bot. Gaz.*, 1899, v. 27, p. 95-391.
- Cowles H.C. The physiographic ecology of Chicago and vicinity // *Bot. Gaz.*, 1901, v. 31, p. 73-108.
- Cowles H.C. The causes of vegetative cycles // *Bot. Gaz.*, 1911, v. 51, p. 161-183.
- Godwin H. The subclimax and deflected succession // *J. Ecol.*, 1929, v. 17, p. 144-147.
- Levy H. *The Universe of Science*. – London, 1932.
- Phillips J. The biotic community // *J. Ecol.*, 1931, v. 19, p. 1-24.
- Phillips J. Succession, development, the climax and the complex organism: an analysis of concepts. I. // *J. Ecol.*, 1934, v. 22, p. 554-571.

- Phillips J. Succession, development, the climax and the complex organism: an analysis of concepts. II. // J. Ecol., 1935a, v. 23, p. 210-246.
- Phillips J. Succession, development, the climax and the complex organism: an analysis of concepts. III. // J. Ecol., 1935b, v. 23, p. 488-508.
- Shelford V.E. Some concepts of bioecology // Ecology, 1931, v. 12, p. 455-467.
- Tansley A.G. The classification of vegetation and the concept of development // J. Ecol., 1920, v. 8, p. 118-144.
- Tansley A.G. Succession: the concept and its values // Proc. Intern. Congress Plant Sciences, 1926. – Ithaca, 1929, p. 677-686.

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^А *Вполне вероятно, это и есть первое упоминание о «науке о растительности» (НОР), которую сегодня активно пропагандируют Б.М. Миркин и Л.Г. Наумова (1998). В предисловии к работе они так формулируют цель своих исследований (с. 10): «...дать обзор истории и современного состояния основных концепций НОР»; при этом постулируется, что «науки НОР исследуют закономерности отношений растений друг с другом и условиями среды в пространстве и во времени на уровнях от индивидуума и популяции до растительности крупных фитоценозов» (с. 8). Фактически, с «точностью до запятой» и акцентом на «растительную составляющую», – это и есть определение «экологии». Например, «...экология – это наука о взаимоотношениях живых существ между собой и с окружающей их неорганической природой, о связях в надорганизменных системах, о структуре и функционировании этих систем...» (Чернова, Былова, 1988, с. 3) или «...экологию можно определить как систему научных дисциплин, изучающих жизнь на надорганизменном уровне организации... Экология имеет дело в основном с той стороной взаимодействия организмов со средой, которая обуславливает развитие, размножение и выживание особей, структуру и динамику популяций (видового населения) и сообществ и их роль в протекающих в биоценозах процессах...» (Гилларов и др., 1977, с. 3-4).*

^В *Цитата из Первого послания Петра (2:2): «...Как новорожденные младенцы, возлюбите чистое словесное молоко, дабы от него возрасти вам во спасение».*

^С *Имеется в виду генерал Ян Христиан Смутс (Jan Christian Smuts) – южноафриканский ботаник и политический деятель, участник освободи-*

тельной бурской войны, министр внутренних дел, юстиции, премьер-министр ЮАР, автор концепции «холизма» (Smuts, 1926).

^D Из этих не удачных, по мнению Тэнсли, представлений, Р. Уиттекер (Whittaker, 1953, 1974; Уиттекер, 1980) развил концепцию климакс-мозаики (climax-pattern) – непрерывно варьирующий под воздействием эдафических факторов климакс однородной в климатическом отношении территории. Как сторонник концепции континуума в растительности, он считал, что между климаксовыми фитоценозами существуют переходы, и поэтому количество климаксов в поликлимаксе стремится к бесконечности. В каждой точке, по Уиттекеру, существует свой климакс, постепенно переходящий в соседние (Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, Наумова, 1998).

^E Фактически, здесь идет речь о первичных и вторичных сукцессиях в их современном понимании: первичная сукцессия – это автогенная сукцессия формирования растительности на новых субстратах, где растительность ранее отсутствовала; вторичная – так же автогенная сукцессия, которая протекает на субстратах, где ранее существовала, но была уничтожена растительность (от уничтоженной растительности в почве сохраняются банки семян и вегетативных зачатков, что резко увеличивает скорость вторичной сукцессии по сравнению с первичной). Чаще всего вторичная сукцессия носит характер восстановительной.

^F Хотим мы того или нет, но любое вербальное (словесное, устное, не формализованное) утверждение представляет собой элемент нечетких множеств и потому, неизбежно будет вероятностным. Иными словами, дихотомия «да – нет» в этом контексте не проходит.

^G Здесь А. Тэнсли ссылается на работы профессора Московского университета, гидробиолога и ихтиолога Г.С. Карзинкина.

^H При формализации этого положения сегодня мы сказали бы, что имеет место проявление вероятностного закона больших чисел (теорема Хинчина). Экологические примеры проявления этого закона можно найти в монографии Р. Маргалефа (1992).

^I Здесь А. Тэнсли не прав: приводимый им пример (H₂O) касается простых свойств сложных систем (см. Розенберг и др., 1999), особенность которых и состоит в их аддитивности.

^J Вот и свершилось: это и есть **первое использование** понятия «экосистема», которое сегодня стало краеугольным камнем современной экологии.

^K *Читатель уже убедился, что А. Тэнсли использует понятие «биом» в собственном, оригинальном смысле, как просто объединение организмов любой территории. Сейчас мы используем для этого, ставшее сленговым, понятие «биота».*

^L *За А. Тэнсли следует закрепить приоритет и в понятии «антропогенная экосистема».*

Гиляров М.С., Винберг Г.Г., Чернов Ю.И. Экология – задачи и перспективы // Природа – 1977. – № 5. – С. 3-11.

Маргалев Р. Облик биосферы. – М.: Наука, 1992. – 214 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология (элементы теоретических конструкций современной экологии). – Самара: СамНЦ РАН, 1999. – 396 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.

Чернова Н.М., Былова А.М. Экология. – М.: Высш. шк., 1988. – 272 с.

Smuts J.C. Holism and Evolution. – London: MacMillan & Co., 1926. – 361 p.

Whittaker R.H. A consideration of the climax theory: the climax as a population and pattern // Ecol. Monographs. – 1953. – V. 23. – P. 41-78.

Whittaker R.H. Climax concepts and recognition // Handbook of Vegetation Science. Part VIII. Vegetation Dynamics / Ed. by R. Knapp. – Hague: Dr. W. Junk B.V. Publ., 1974. – P. 138-154.

В.Н. Сукачев^{1;2}

ИДЕЯ РАЗВИТИЯ В ФИТОЦЕНОЛОГИИ

БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ И ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

¹ Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника. – 1942. – № 1-2. – С. 7-17.

² Сукачев В.Н. Биogeоценология и фитоценология // Докл. АН СССР. – 1945. – Т. 47. – № 6. – С. 447-449.



Сукачев Владимир Николаевич (1880-1967) —
русский, советский лесовед, геоботаник и эколог.

Особую роль в формировании Сукачева-эколога сыграл Г.Ф. Морозов, под воздействием идей которого он начал интенсивное изучение лесов. Уже в 1920 г. он избирается членом-корреспондентом РАН, а в 1943 г. — академиком АН СССР. В 1915 г. он стал членом-учредителем Русского ботанического общества, входил в состав бюро и совета, был первым казначеем РБО, а в 1946 г. был избран президентом Общества. В 30-е годы он вывел отечественную геоботанику из под удара И.И. Презента и впоследствии был последовательным борцом с "учениями" Т.Д. Лысенко. Его основная заслуга — это создание биогеоценологии (системной науки о структуре и динамике биогеоценозов).

ИДЕЯ РАЗВИТИЯ В ФИТОЦЕНОЛОГИИ

Идея закономерной изменяемости, динамичности растительного покрова земли была ясна задолго до выделения фитоценологии как самостоятельной ветви ботаники (историю этого вопроса см. у Клементса; Clements, 1926, 1928). С особенной же силой эта проблема была выдвинута более половины века назад Пачоским (1891), Коржинским (1891) и Вармингом (1895). С тех пор динамике растительности было посвящено огромное количество работ. Однако большинство работ носит чисто описательный характер. Очень мало сделано в отношении анализа движущих сил динамики растительности. Особенно слабо разработана теоретическая сторона этого вопроса.

Отрицательное влияние на развитие учения о динамике растительности оказало, во-первых, то, что в развитии растительности видели аналогию с развитием отдельного организма (Пачоский, 1891, Clements, 1936; Phillips, 1935 и др.); во-вторых, учение Клементса и многих других зарубежных авторов о климаксе, как заключительном, малоподвижном или даже устойчивом этапе развития растительности и, в-третьих, по существу близкая к нему теория «подвижного равновесия» применительно к растительному покрову, развивавшаяся у нас Еленкиным (1921), Ильинским (1921), Пачоским (1921), Раменским (1924) и другими авторами. Критика этих ошибочных взглядов коротко, но верно дана в последнее время Н.Ф. Комаровым (1940), а о неприемлемости понятия климакса специально писал Пачоский (1930)^A. Поэтому я на этих вопросах сейчас не буду останавливаться. Изучение же явлений динамики растительности, особенно ее развития, имеет исключительно большое как теоретическое, так и практическое значение.

Динамика растительности проявляется в следующих формах:

А. Динамика фитоценозов.

1. Изменение фитоценозов в связи с онтогенезом эдификаторов.
2. Самовозобновительный процесс фитоценозов.
3. Сезонная смена аспектов фитоценозов.
4. Погодная смена фитоценозов.

Б. Динамика растительного покрова (сукцессии).

1. Сингенетические сукцессии.
2. Эндозоогенетические сукцессии.
3. Экзодинамические сукцессии.

В. Филогенез растительных ассоциаций и других фитоценологических таксономических единиц.

В настоящей статье я не буду останавливаться на анализе различных форм динамики растительности, а коснусь лишь тех ее форм, которые мы можем назвать развитием растительности.

Однако прежде всего надо условиться относительно того, что считать развитием растительности. Всякое ли изменение растительности, всякая ли смена фитоценоза одного другим есть уже развитие растительности? В нашей обыденной речи, да и в научной литературе эти понятия нередко отождествляются и вообще нечетко разграничиваются. Однако все же в отдельных случаях эти понятия ясно различаются. Так, мы говорим о болоте, которое, благодаря накоплению торфа, переходит из стадии низинного в верховое, что оно развивается, но если мы видим, что на месте осушенного болота появилась луговая растительность, то мы не скажем, что луг возник в результате развития болота. Какие же характерные черты развития природных явлений? Исчерпывающий ответ на этот вопрос мы находим прежде всего у Ленина. Ленин пишет: «Условие познания всех процессов мира в их "самодвижении" в их спонтанном развитии, в их живой жизни, есть познание их как единства противоположностей. Развитие есть "борьба" противоположностей. Две основные (или две возможные? или две в истории наблюдающиеся?) концепции развития (эволюции) суть: развитие как уменьшение и увеличение, как повторение, и развитие как единство противоположностей (раздвоение единого на взаимоисключающие противоположности и взаимоотношение между ними). При первой концепции движения остается в тени *само* движение, его *двигательная* сила, его источник, его мотив (или сей источник переносится *во вне* – бог, субъект etc.). При второй концепции главное внимание устремляется именно на познание *источника "само"* движения. Первая концепция мертва, бледна, суха. Вторая – жизненна. *Только* вторая дает ключ к "самодвижению" всего сущего; только она дает ключ к "скачкам", к "перерыву постепенности", к "превращению в противоположность" к уничтожению старого и возникновению нового» (Ленин. Философские тетради, 1934, стр. 325-326).

Не менее ясный и определенный ответ на этот вопрос дает и тов. Сталин. Он пишет: «В противоположность метафизике диалектика исходит из того, что предметам природы, явлениям природы свойственны внутренние противоречия, ибо все они имеют свою отрицательную и положительную сторону, свое прошлое и будущее, свое отживающее и развивающееся, что борьба этих противоположностей, борьба между старым и новым, между отмирающим и нарождающимся, между отживающим и развивающимся, составляет внутреннее содержание процесса развития, внутреннее содержание превращения количественных изменений в качественные.

Поэтому диалектический метод считает, что процесс развития от низшего к высшему протекает не в порядке гармонического развертывания явлений, а в порядке раскрытия противоречий, свойственных предметам, явлениям, в порядке "борьбы" противоположных тенденций, действующих на основе этих противоречий» (Краткий курс истории ВКП(б), 1938,

стр. 103-104). Итак, развитие всякого природного явления характеризуется тем, что оно осуществляется как самодвижение, источником которого, движущей силой которого, является борьба внутренних противоречий, противоположных тенденций, свойственных данному явлению.

Если мы с этой точки зрения подойдем к различным формам динамики растительности, то увидим, что не каждая форма ее изменений может быть рассматриваема как развитие. Например, среди форм динамики фитоценоза нет ни одной, которую можно было бы отнести к развитию растительности, так как даже в первом случае развиваются лишь отдельные растения, которые в своей совокупности меняют свойства фитоценоза (изменяется среда внутри фитоценоза, ценосреда, изменяются взаимодействия между растениями), но это изменение фитоценоза не есть следствие внутренних противоречий в нем. Фитоценоз в своем составе остается тем же. В силу этих же соображений есть еще меньше оснований рассматривать другие формы динамики фитоценозов как развитие растительности.

Перейдем теперь к рассмотрению динамики растительного покрова, к так называемым сукцессиям³, т.е. к смене одних фитоценозов другими на определенном участке земной поверхности.

Предварительно, однако, нам надо вспомнить, что растительный покров есть явление географическое, находящееся все время во взаимодействии с другими географическими явлениями. Это положение является основным в современной географической науке. Но само по себе это положение еще мало говорит. В природе все находится во взаимодействии. Важно подчеркнуть, что взаимодействие географических элементов не случайно, оно органически связано с ними, с их происхождением и развитием. В этом общем взаимодействии, которое само внутри себя противоречиво, и лежит источник развития географического комплекса как целого, как определенного, взаимосвязанного комплекса природных явлений. Поэтому географы теперь говорят об особом едином, но в то же время в самом себе многообразном, физико-географическом процессе, все время совершающемся на поверхности земного шара. Этот общий физико-географический процесс, приводящий к эволюции географического комплекса как целого, сам складывается из ряда отдельных процессов, по которым идет развитие отдельных его элементов и которые сами все время находятся во взаимодействии. Одной из важнейших современных задач физико-географических наук является вскрытие движущих сил этих процессов, т.е. внутренних противоречий в них как источника их самодвижения, и тем самым выяснение общих закономерностей развития как отдельных элементов, так и географического комплекса в целом. При этом надо помнить,

³ О сукцессиях растительности см. в цитированных выше работах Клементса, а также у Furrer (1922), Ludi (1919, 1923, 1930), Cooper (1926), Tensley (1920, 1925), Braun-Blanquet (1928), Pavillard (1935), Phillips (1935), Сукачев (1938), Кашкаров (1938), Комаров Н.Ф. (1940) и др.

что развитие этого географического комплекса не есть сумма процессов развития отдельных явлений, входящих в него.

Поверхность земли есть место контакта и взаимодействия горных пород (литосферы) и воздуха (атмосферы), а также воды (гидросферы), которая содержится и в литосфере и в атмосфере. Здесь же действуют и живые организмы (биосфера). В результате на поверхности литосферы образуется своеобразный слой как следствие взаимодействия этих «сфер» – почва (педосфера), которая, в свою очередь, взаимодействует с прочими «сферами». Участок земной поверхности, однородный на известном протяжении по горным породам, влаге, атмосферным явлениям, почве, растительности и животному миру и по рельефу, а поэтому отличающийся одинаковым на этом протяжении характером взаимодействия между этими элементами географического комплекса, т.е. одинаковым характером физико-географического процесса, географы рассматривают, как основной объект изучения географии как науки. Этот элементарный участок земной поверхности, однородный внутри себя и специфичный по характеру взаимодействий между «сферами» и по физико-географическому процессу, нередко называют мало удачным термином – элементарным ландшафтом, или индивидуальным ландшафтом. Слово «ландшафт» для этого понятия нельзя признать удачным, во-первых, потому, что в слишком отличном смысле в обыденной речи употребляется это выражение, во-вторых, потому, что названные взаимовлияния выражены в подземной части биосферы не в меньшей степени, а иногда и в большей, чем в надземной ее части. Мало говорящим также является предложенный Гожевым термин «участок территории». Более целесообразно, мне кажется, применить к этому элементарному участку земной поверхности выражение геоценоз (от слова *κοινος* – по-гречески – община) по аналогии с употребляемыми биологами выражениями – биоценоз, фитоценоз и зооценоз. Соответствующие им физико-географические элементы геоценоза целесообразно объединить в понятие экотопа (термин предложен акад. Г.Н. Высоцким и равнозначен термину «биотоп» зоологов в том смысле, как его понимал Д.Н. Кашкаров, 1938). Экотоп, в свою очередь, складывается из эдатопа (участок педосферы вместе с частью литосферы и гидросферы, входящих в состав геоценоза) и климатопа (часть атмосферы, с ее элементами, входящими в состав геоценоза). Для того чтобы подчеркнуть роль биоценоза в жизни этого целого комплекса, можно было бы его назвать **биогеоценозом**^B, но для краткости дальше я буду употреблять выражение геоценоз (как бы географический ценоз).

Соотношение этих явлений природы между собой и их взаимообусловленность может быть представлена в виде следующей схемы (рис. 1).

При изучении природы, конкретно наблюдаемые явления мы всегда сводим к известным их типам. Эта типология природных явлений есть одно из основных условий и их использования (например, такими типами яв-

ляются виды растений, животных, горные породы, типы почв и т.п.). Ботаники для типа фитоценоза обычно применяют наименование «растительная ассоциация». Соответственно этому можно говорить и о типе зооценоза, а тип эдатопа отвечает типу почвы. Мы можем устанавливать также и понятие типа геоценоза. Так называемые типы леса (типы насаждений), которые столь интересуют лесоводов, в сущности, должны трактоваться именно, как типы лесных геоценозов. Это особенно имеет значение потому, что лесовод заинтересован не только в растительности, но и во всех элементах, слагающих лесной геоценоз. В таком же смысле следовало бы употреблять и выражения тип тундры, тип болота, тип степи, тип луга и т.д.

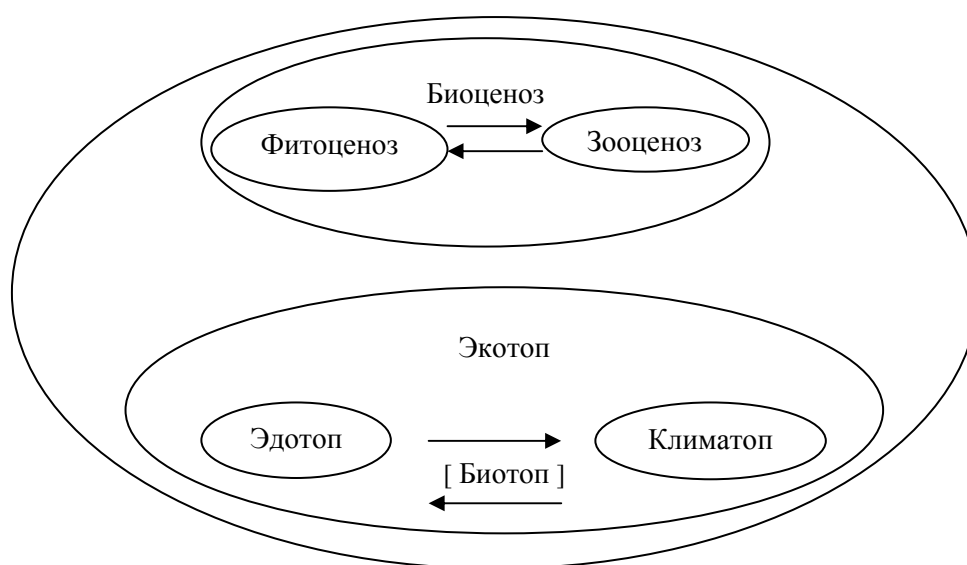


Рис. 1.

Таким образом, физико-географический процесс сводится к развитию, к эволюции геоценоза. Это развитие включает в себя ряд частных процессов развития, например: 1) климатический процесс, т.е. изменение соотношения температуры и влажности воздуха и режима осадков, а также освещения и движения воздуха (ветер); 2) процесс изменения и выветривания горных пород; 3) процесс почвообразования и связанные с ним изменения водного и солевого режима почвы; 4) развитие растительного покрова и 5) развитие животного мира.

Каждый из этих процессов протекает по своим особым законам. Свои законы развития имеет и растительный покров.

Что же считать развитием растительности, что является движущей силой самодвижения растительности, где искать борьбу противоположностей?

Чтобы ответить на эти вопросы, надо прежде всего принять во внимание, что живые организмы («живое вещество» по Вернадскому) характеризуются двумя основными признаками, отличающими их от мертвой природы: во-первых, постоянным обменом веществом с окружающей внешней природой, являющимся необходимым условием их существования (Энгельс. Диалектика природы, 6 изд., 1933 г., стр. 29), и, во-вторых, стремлением занять любое пространство на земле, «растеканием живого вещества», «давлением жизни» (Вернадский), выражающемся в росте и размножении организмов. Это растекание по поверхности земли живого вещества разных видов растений приводит к их столкновению из-за средств жизни, из-за пространства, питательных веществ и света. Поэтому каждый фитоценоз характеризуется наличием внутренних противоречий. Каждый вид и даже индивид, входящий в фитоценоз, составляет в известном смысле противоположность другим; фитоценоз как единое, все время полон борьбы между собой этих противоположностей. Эта борьба ведет к отбору растений в направлении их приспособления друг к другу и к условиям среды, к установлению равновесия. Непрерывно происходящее вселение новых видов в силу того же «растекания живого вещества» и размножение и разрастание старых приводят все время к нарушению этого равновесия, к дальнейшему развитию и к созданию новых фитоценозов и т.д. Здесь находит свое выражение общее положение диалектического материализма, что «всякое равновесие лишь относительно и временно» (Энгельс. Диалектика природы, 6 изд., 1933 г., стр. 14). «Единство (совпадение, тождество, равновесие) противоположностей условно, временно, преходяще, релятивно. Борьба взаимоисключающих противоположностей абсолютна, как абсолютно развитие, движение» (Ленин. Философские тетради, 1934 г., стр. 326).

Таким образом, достаточно одного роста и размножения организмов как их основного свойства, при наличии непрерывающегося обмена веществом и энергией между ним и средой, чтобы вызвать движение (самодвижение), развитие растительного покрова, где основной движущей силой является никогда непрерывающаяся борьба за существование между растительными организмами. Это развитие растительности выражается в так называемых сингенетических сменах (сукцессиях) фитоценозов, которые начинаются с первых шагов формирования растительного покрова на незанятом им участке земной поверхности, и продолжается непрерывно, пока существует растительность.

При этих сингенетических сменах среда под влиянием растительности, конечно, меняется; уже редкое поселение растений вносит известные изменения в среду еще до образования фитоценоза. Но эти изменения до определенного момента не являются движущей силой изменения растительности; эти изменения первоначально не достигают столь значительного своего выражения, чтобы создать условия более благоприятные для

других растений. Изменение среды растениями, как далее будет показано, может стать источником смены фитоценозов; но это наблюдается тогда, когда под влиянием этих изменений создается уже качественно отличная для растений среда, когда количественные изменения среды, вызываемые растениями, делаются столь значительными, что они дают уже новое ее качество.

Но если изменения среды не являются источником движения в сингенетических сменах, то все же влияние среды на эти изменения очень велико. Среда в значительной степени определяет их направление и темпы. Для иллюстрации соотношения внутренних и внешних факторов при сингенетических сменах можно привести следующий пример. Если мы имеем размытый овраг, склоны которого направлены один на север, другой на юг, то процесс зарастания растительностью этих склонов, несмотря на то, что при близости склонов, обсеменение их может и не отличаться, приведет к формированию различной растительности, так как условия среды (климат и почва) на этих двух склонах различны. Таким образом, эти процессы смены фитоценозов всегда идут под влиянием и внешних и внутренних факторов, но роль их различна.

Эти сингенетические смены, как показывает их изучение, протекают на основе определенных закономерностей и ведут обычно к выработке более сложных фитоценозов, с более резко выраженной, экологической дифференциацией составляющих их растений, а вместе с тем и более приспособленных к лучшему использованию средств жизни. Это экологическое усложнение фитоценозов в процессе их сингенетических смен есть лишь следствие того основного положения Дарвина, что внутривидовая борьба за существование протекает более ожесточенно, чем межвидовая, т.е. борьба более интенсивна тогда, когда борются организмы со сходными экологическими свойствами, чем тогда, когда в жизненном состоянии участвуют растения различных жизненных потребностей.

Всегда ли, однако, сингенетические смены ведут к усложнению фитоценозов? Хотя эти смены еще далеко недостаточно изучены, но все же известно, что могут быть случаи, когда в процессе сингенеза из более сложного фитоценоза развивается более простой. К этого рода явлениям надо отнести те случаи, когда внедряется и успешно развивается какой-либо один вид, приспособленный к сильному вегетативному размножению, благодаря чему он вытесняет различные ранее бывшие здесь виды. Такую роль, например, играет пырей в залежной растительности. Поэтому чистый или почти чистый фитоценоз, составленный из такого вида, окажется более просто устроенным, чем предыдущие. Однако, насколько можно думать, наступающее таким образом господство одного или немногих видов бывает непродолжительным, и через известное время продолжится усложнение фитоценоза. При этом усложнение строения фитоценоза может идти и без увеличения его видового состава. Затем в этих только что

рассмотренных случаях большая бедность в видовом составе фитоценоза может и не сопровождаться худшим использованием среды. Поэтому, в целом, в этом случае может и не быть регресса в развитии фитоценозов. Однако нельзя отрицать возможности при сингенетических сменах некоего, вероятно лишь временного, регресса в развитии растительности.

Итак, основной движущей силой развития растительного покрова являются те внутренние противоречия в фитоценозе, которые вытекают из основных свойств организмов обмениваться со средой веществами и энергией и размножаться и расширять свой ареал обитания, и которые выражены в идущей все время в фитоценозе борьбе за существование из-за средств жизни. Это развитие подчинено своим особым законам, свойственным только фитоценозам.

Фитоценоз же, как мы видели, является составной частью более крупного единства в природе, которое представляет собою результат сложного взаимодействия растительного и животного мира с атмосферой, литосферой и гидросферой. Так как и без организмов атмосфера, литосфера и гидросфера оказывают друг на друга влияния, то в результате их взаимодействия возникает особая физическая кора выветривания. В присутствии организмов и под их сильнейшим влиянием эта физическая кора выветривания превращается в почву, или, как говорят, педосферу, которая, в свою очередь, все время взаимодействует с растительным и животным миром.

В этом взаимодействии особую и исключительную роль играют организмы, среди них же в первую очередь растения. Растительность в процессе своей жизни очень сильно изменяет свою среду, накапливает продукты своих выделений и своего отмирания, изменяет условия влажности, температуры и освещения, перемещает вещества из одних горизонтов почвы в другие и т.п. В результате этого воздействия растительности создаются столь отличные условия среды, что и сама растительность, изменяется. Таким образом, уже само существование растительности и ее жизненные процессы постепенно меняют геоценоз в целом. Хотя и другие составные части геоценоза (атмосфера, литосфера, гидросфера, педосфера, животный мир) сами, находясь все время в движении по своим законам, в то же время и изменяют геоценоз в целом, но ведущую роль в этом изменении играет растительность. Благодаря жизнедеятельности растительности все время возникают внутренние противоречия между растительностью и средой, растительность изменяется и приспосабливается к новым условиям, между растительностью и средой стремится установиться равновесие, но оно весьма преходяще, временно, так как оно сейчас же нарушается жизнедеятельностью той же растительности.

В сущности, такой же внутри противоречивый процесс имеется и в соотношении между атмосферой и геоценозом, между литосферой и геоценозом, между педосферой и геоценозом в целом и т.п. В результате этих

внутренних противоречий, которые характеризуют геоценоз как целое, и происходит изменение его, его развитие, его самодвижение. Однако законы, по которым развиваются геоценозы, будут совершенно отличны от законов, по которым развивается растительность.

Иногда растительности приписывают закономерности, присущие развитию геоценозов, забывая, что фитоценоз есть только участок растительности (понятие ботаническое), что в понятие фитоценоза не входят условия среды его существования, что фитоценоз и геоценоз понятия различные, подчиненные в своем развитии различным закономерностям, хотя и обуславливающие друг друга.

Изменения геоценоза в целом, вызываемые жизнедеятельностью растительности как его составной части, влекут за собой смены (сукцессии) растительности, которые были названы мною (Сукачев, 1928) экогенетическими. Однако изменение экологических условий может происходить и в силу влияния внешних, по отношению геоценоза, факторов, поэтому было бы лучше применить в данном случае термин «эндоэкогенетические смены», который был уже употреблен Козо-Полянским (1937), так как в этом выражении именно подчеркивается, что эти изменения экологических условий связаны с процессами идущими внутри геоценоза. Эти смены растительного покрова, но в ином аспекте, давно отмечал акад. Вильямс. Короткое изложение его взглядов в законченном виде см. в его работе "Почвоведение", 4 изд., 1939 г.

Эти смены растительности, будучи следствием развития геоценоза как целого, в сущности, не являются ее развитием, ее самодвижением. Они обусловлены результатом противоречий внутри геоценоза, а не фитоценоза. Если раньше я и их относил к сменам развития растительности (Сукачев, 1938), то, продумывая этот вопрос далее, я пришел к заключению о неправильности этого. Сменами развития, сменами самодвижения растительности являются только сингенетические смены.

Если мы видим, что сингенетические смены ведут, как правило, к усложнению фитоценоза, к его внутренней экологической дифференциации, к лучшему использованию средств жизни, то этого нельзя сказать по отношению эндоэкогенетических смен растительности. Они нередко приводят к упрощению фитоценозов, например, при смене широколиственного леса еловым, при некоторых сменах в процессе заторфовывания водоемов, при заболачивании и пр.

Подобно растительности, каждая из составных частей геоценоза — атмосфера, литосфера, гидросфера и пр., развиваются по своим законам. Каждое из этих явлений природы развивается как результат внутренних, ему свойственных противоречий, как результат самодвижения. В то же время в результате глубокого взаимодействия этих явлений природы создаются новые особые единства, которые развиваются по своим законам, отличным от законов развития отдельных их составных частей. Так, в ре-

зультате взаимодействия литосферы, атмосферы, гидросферы и живого вещества возникает своеобразное тело природы – почва, качественно отличное от других явлений природы, развивающееся по своим особым законам, иным, чем те, по которым развивается геоценоз, составной частью которого является почва.

Каждое из явлений природы, составляющих геоценоз, развиваясь по своим законам, испытывает воздействие как со стороны этого, более общего единства, в состав которого оно входит, так и со стороны других составных частей его, а нередко и со стороны других более отдаленных явлений природы.

Воздействие на развитие данного явления со стороны развивающихся других явлений может то замедлять, то ускорять развитие этого явления, или его направлять в ту или иную сторону, а при более сильных воздействиях даже разрушать или уничтожать данное явление. Так и у растительности мы наблюдаем, что основной процесс развития, сингенетические смены, может развитием других явлений природы то ускоряться, то замедляться, то направляться в ту или иную сторону. Поэтому развитие геоценоза как целого, приводящее к так называемым эндоэкогенетическим сменам растительности, направление которых может то совпадать с общим направлением сингенетических смен, то противоречить ему, часто вызывает, как сказано выше, развитие более примитивных фитоценозов.

Точно так же и развитие почвы как самостоятельного природного тела, влияя на развитие растительности и вызывая так называемые эдафогенные смены растительности, может также привести к более примитивным фитоценозам.

Аналогично этому действуют климатические процессы, изменения животного мира и т.п. Поэтому различают еще климатогенные, зоогенные и т.п. смены фитоценозов. Все эти воздействия со стороны других развивающихся в природе явлений в отдельных случаях не только извращают нормальный путь развития растительности, но могут привести и к полному ее уничтожению.

В числе факторов, воздействующих на геоценоз извне и часто вызывающих смены растительности, совершенно особое место занимает деятельность человека. Однако законы развития общества резко отличны от законов, по которым развивается геоценоз и его элементы, в том числе и растительность. Поэтому нельзя переносить закономерности развития природы на общество и обратно, попытки к чему, однако, имели место и, в частности, среди фитоценологов, изучающих развитие растительности. Изменения в растительности, которые вызывает человек и которые называются антропогенными сменами, столь разнообразны и мощны, что с ними не могут сравниться никакие изменения растительности, вызываемые иными агентами. Чем выше по развитию человеческое общество, тем

глубже и более целеустремленны изменения им природы и, в частности, растительности.

Все смены растительности, вызванные развитием других явлений природы и не вызванные изменением геоценоза в целом, называют экзодинамическими или экзогенными.

Итак, из всех категорий смен растительности только сингенетические смены могут быть отнесены к развитию собственно растительности, другие же являются следствием или развития геоценоза в целом, или воздействия факторов, относящихся к развитию других явлений.

Так как растения по своей природе особенно сильно зависят от среды, в общем гораздо более чем животные, и так как фитоценоз в целом вносит очень значительные изменения в среду, особенно в почву, то обычно при заселении растительностью обнаженного места очень скоро вступают в действие эндоэкогенетические смены, а период чисто сингенетических смен бывает относительно короток. Однако продолжительность периода только сингенетических смен бывает очень различна, исчисляясь от нескольких месяцев до десятков лет. Важно тем не менее подчеркнуть то, что и тогда, когда уже начинается действие эндоэкогенеза, не только не прекращается сингенез, но нередко он бывает очень ясно выражен. Так, например, при формировании растительности на ранее незанятой ею территории, уже спустя некоторое время после образования сомкнутого ковра растительности, за так называемой пятно-зарослевой стадией следует диффузная стадия; этот переход есть типичное проявление сингенеза, хотя в это время почва уже может настолько измениться растительностью, что это изменение вызывает изменение и растительности. Однако переход пятно-зарослевой стадии в диффузную определяется не этим изменением почвы, а только разрастанием растений, внедрением одних зарослей в другие и выравниванием растительного покрова, повышением его однородности, гомогенности.

Однако и в дальнейшем, когда эндоэкогенетические смены полностью себя проявляют, понятно, сингенез продолжается. Точно так же и при наличии экзодинамических смен, если они проходят не чрезмерно бурно, не прекращается сингенез и его проявление можно увидеть. Надо также отметить, что и при экзодинамических сменах может проявляться эндоэкогенез, но опять лишь в том случае, если экзодинамические смены не слишком коренным образом и не слишком быстрым темпом меняют растительность.

Конечно, не только при сингенетических и эндоэкогенетических, но и при экзодинамических сменах, если они не связаны с полным внезапным уничтожением старого фитоценоза и проходят не очень быстро, смена фитоценозов есть следствие того, что одни растения вытесняются другими, т.е. что борьба за существование есть механизм всех этих смен. Но надо помнить, что при сингенетических сменах одни растения вытесняют дру-

гие не потому, что внешняя среда стала более пригодна для этих последних, а потому, что одни из поселившихся или впоследствии вселившихся растений конкурентно более мощны, чем другие при данных условиях среды. Эта конкурентная мощь может определяться или способностью к энергичному разрастанию при помощи корневищ, корней или укореняющихся надземных побегов, или тем, что эти растения оказываются более сильными при данных условиях, благодаря способности лучше использовать среду. Однако далеко не всегда конкурентная мощь растений будет совпадать с их жизненностью в данных условиях среды. Растения, прекрасно развиваясь в данных условиях, могут, однако, вытесняться другими растениями, которые в этих условиях, в общем, будут хуже развиваться. Так, на супесчаных достаточно влажных почвах сосна растет прекрасно, ее общая жизненность здесь очень велика, но она здесь может вытесняться елью, которая растет в этих условиях хуже. Здесь ее общая жизненность ниже. Большая конкурентная мощь ели определяется значительно большей теневыносливостью ее, чем сосны.

Благодаря тому, что конкурентная сила растения может измеряться только сравнительно по отношению других растений и так как она может зависеть в одних случаях от общей большой жизненности, а в других от какого-либо одного свойства растения, то заранее часто очень трудно предвидеть поведение растения в борьбе за существование с другими. В этих случаях лишь наблюдение в природе или опыт может решить вопрос.

При эндозоогенетических и экзодинамических сукцессиях все время, как сказано было выше, замена одних растений другими проходит в результате борьбы за существование, так же как и при сингенетических сменах, но в этом случае вытеснение одних растений другими есть следствие того, что при изменившейся среде вновь вселяющиеся или бывшие ранее в фитоценозе в угнетенном состоянии растения становятся более конкурентно мощными и вытесняют господствовавшие при прежней среде растения. Таким образом, изменяющаяся среда настолько сильно изменяет и извращает направление сингенеза, что не только появляются совершенно иные фитоценозы, но даже в крайних случаях может и вовсе уничтожиться в данном месте растительность. После прекращающего действия этого фактора сингенез начинается как бы сначала.

Однако сингенез в этих случаях пойдет иначе, чем тогда, когда растительность заселяет участок земной поверхности, не бывший никогда под растительностью, так как среда была уже изменена растительностью, была изменена почва. Эти сукцессии американские авторы называют вторичными.

Можно, впрочем, возразить, что и при чистом сингенезе всякое вновь вселившееся, особенно сильно разрастающееся, растение меняет уже своим присутствием условия среды для существования других соседних растений. Это так, но первоисточником смен здесь является не изменение

среды как таковой. Сходит со сцены данное растение и вместе с ним исчезает и его влияние на окружающие растения. Но при эндоэкогенезе меняется растениями среда как таковая; это изменение и вызывает всю перестройку растительного покрова, и по удалении растений, вызвавших это изменение среды, оно остается и далее. Таким образом, сингенез и эндоэкогенез принципиально совершенно разные процессы, хотя в природе последний часто затемняет, затушевывает первый.

Из изложенного ясно, что эти оба процесса необратимы в том смысле, что раз один фитоценоз сменился другим, то обратно смена не может пойти. Совершенно другое дело, если имеются экзодинамические сукцессии. По устранении причины, вызвавшей в этих случаях изменение среды, и восстановлении прежних условий, может восстановиться и прежняя растительность. Это восстановление происходит иногда относительно быстро, например, при рубке леса, выпасе скота и т.п. Если действие этого фактора прекращается, то довольно скоро восстанавливается прежняя растительность. Но при эдафогенных, а особенно при климатогенных сменах, когда изменение почвы и климата идет в обратную сторону, восстановление прежней растительности если и происходит, то весьма медленно. В первом случае для этого восстановления требуются годы или десятки лет; во втором случае – сотни и тысячи лет. Высоцкий различал в таких временных сменах две стадии: стадию разрушения первоначальной растительности (дигрессию) и стадию восстановления растительности (демутацию). Однако после таких временных смен, в сущности, никогда не восстанавливается полностью тот же фитоценоз, так как действие, хотя бы и кратковременное, экзогенного фактора и некоторое время существование этой растительности вносит в почву не устранимые потом целиком изменения. Лишь в относительно редких случаях наблюдается, что восстановленный фитоценоз настолько сходен с первоначальным, коренным, что его можно отнести к той же ассоциации. Согласно же взглядам А.П. Шенникова (1929), причисляющего этот процесс к конвергенции ассоциаций, новый фитоценоз надо всегда считать за относящийся к особой ассоциации.

Из только что сказанного следует, что разделение всех сукцессий на вековые и кратковременные, как это делают некоторые авторы (например, Морозов, 1931; Лавренко, 1940 и др.), очень условно и хотя имеет известное практическое значение, однако не базируется на сущности самих смен, на причинах их определяющих.

В.В. Алехин (1938) относит к экзогенным сменам кроме климатогенных, эдафогенных, зоогенных и антропогенных, так же и те смены, которые обусловлены внедрением в фитоценоз новых более конкурентно мощных видов, названных им фитогенными, т.е. те смены, которые мы относим к сингенетическим. Последним же именем Алехин называет лишь смены восстановления известного типа фитоценоза, например, после распахивания степи или луга, после вырубке леса и т.п., т.е. смены, которые мы рассмат-

риваем как частный случай антропогенных смен. Эти смены Алехин относит к категории эндодинамических, как это я раньше предлагал (Сукачев, 1928); однако эти смены столь принципиально отличаются от эндоэкогенетических, называемых Алехиным также фитогенными, что их объединение в одну группу нельзя признать целесообразным.

Таким образом, сукцессии мы можем классифицировать следующим образом:

1) сукцессии, связанные с развитием самого растительного покрова, сингенетические сукцессии;

2) сукцессии, связанные с развитием геоценоза в целом, эндоэкогенетические сукцессии;

3) сукцессии, вызванные воздействием развивающихся природных явлений, внешних по отношению растительности, могущих либо принадлежать вместе с ней к одному геоценозу, либо быть ему чуждыми. Сюда относятся климатогенные, эдафогенные, зоогенные, пирогенные и антропогенные смены, объединяемые под общим названием экзогенных.

Такое подразделение сукцессий растительного покрова отвечает вообще изменениям всяких явлений природы, которые могут меняться либо в силу своего собственного развития как самодвижения, либо изменяться в связи с развитием того более общего, более крупного единства, к которому это явление вместе с другими относится, либо изменяться в зависимости от развития других соседних явлений, с которыми данное явление находится во взаимовлиянии, достаточно сильном для того, чтобы вызвать такое изменение. При этом более общее, более крупное единство само относится к еще более общему единству, развитие которого также вызывает изменения в первом. Поэтому изменения растительности могут обуславливаться не только развитием геоценоза, но и развитием земли как планеты в целом, развитием всей нашей планетной системы и т.д.

Независимо от того, какие основные причины вызывают смены, в чем лежит источник движения растительности, всегда относительная конкурентная способность растения является очень важным фактором смен. В поисках же причин сукцессий надо всегда помнить, что рассмотренные три типа смен растительности, именно: сингенез, эндоэкогенез и экзогенез, в природе очень часто могут в той или иной степени одновременно проявляться. Но эти категории смен надо строго различать, так как лишь при этом условии можно разобраться в каждом конкретном случае смен, в их причинах, в ходе их течения и в их направлении.

Сингенетические смены в начале заселения растениями незанятой ими территории протекают относительно быстро. Но потом, по мере сложения растительного покрова, их темп замедляется, при этом вырабатывается более определенный, более устойчивый состав фитоценоза, затрудняющий внедрение в него новых растений. Виды, мало приспособленные к сильной конкуренции, исчезают. Вырабатывается состав и строй расти-

тельности относительно устойчивый. В ряде лет или даже десятков лет растительный покров заметно не изменяется, по крайней мере остается все одна и та же ассоциация. Выработка этой относительной устойчивости еще связана с замедлением притока на данную площадь растений-иммигрантов, настолько конкурентно сильных, чтобы быть способными нарушить установившийся состав растений в фитоценозе. Это замедление притока мощных иммигрантов связано с исчерпыванием их запаса в ближайших к данному фитоценозу окрестностях. Примером подобного явления можно привести следующую смену. Если после вырубki и выкорчевки елового леса, распашки освободившейся площади и последующего ряда лет эксплуатации ее она снова забрасывается и начинает зарастать лесом, то в начале смена фитоценозов идет быстро, а затем замедляется. Если сначала может развиваться на этой площади луговая растительность, то с течением времени здесь восстанавливается еловый лес, который постепенно приобретает все элементы, свойственные прежнему еловому лесу как отвечающему данным климатическим и почвенным условиям. Развившаяся таким образом ассоциация в течение десятков и даже сотен лет может оставаться таковой. В этих сменах растительности, приведших к еловому лесу, хотя эндоэкогенез и играл некоторую роль именно в формировании промежуточных звеньев этой цепи фитоценозов, но в основном здесь имел место сингенез. Во всяком случае, здесь мог бы развиваться в конце концов еловый лес и без воздействия несколько изменявшейся почвы.

Американские авторы называют изменившиеся ассоциации или более крупные подразделения растительности сериальными, а заключительную ассоциацию климаксом. Этим термином пользуются и многие западноевропейские авторы. Если понимать под климаксом вполне стабильную устойчивую единицу растительного покрова, то такое представление будет неверным, так как вполне неизменной, вполне устойчивой единицы растительного покрова в природе не может быть. Но против термина «климакс» можно и не возражать, если понимать под ним лишь относительно более устойчивую форму растительности, завершающую ряд более быстро сменяющихся сериальных форм растительности. Тогда наиболее устойчивая ассоциация в ряду сингенетических смен могла бы быть названа климаксом. Однако особой надобности в этом термине нет. К тому же применение этого термина, с которым у ряда американских авторов действительно связано представление о заключительной и устойчивой ассоциации, может повести и у нас к такому пониманию этого термина.

Если в горной стране имеем каменистое обнажение, то первоначально на нем, в силу неблагоприятных почвенных условий, не селится лес. Пройдет немало времени прежде, чем под влиянием атмосферных агентов и растительности каменистый субстрат превратится в почву, пригодную для существования леса. В таких местах в результате процесса, который мы назвали эндоэкогенезом, развивается тип геоценоза, относительно бо-

лее устойчивый, чем предшествовавшие ему сериальные типы геоценозов. Этому относительно более устойчивому типу геоценоза соответствует и более устойчивый тип фитоценоза. Американские, а также некоторые другие авторы, не различая сингенеза от эндозоогенеза, применяют и в данном случае выражение «климакс». Однако, по высказанным выше соображениям, и в данном случае нет надобности в этом термине.

От собственно сукцессий надо строго отличать тот процесс, который имел место в растительном покрове земли в течение весьма длительного времени, измеряемого геологическими масштабами, когда шел подбор видов и вырабатывались фитоценотические отношения в определенных растительных ассоциациях и в более крупных фитоценотических единицах. Этот процесс неразрывно связан с филогенией систематических единиц, которая в свою очередь в значительной степени обусловлена теми фитоценотическими условиями, которые создаются фитоценозами, в которых растет данный вид. Такой процесс имел место, например, в появлении и дальнейшей эволюции наших лесов, степей, сфагновых болот и других типов растительности и слагающих их ассоциаций. Когда мне пришлось обратить внимание на этот процесс, в литературе о нем не было еще речи; я назвал его филогенетической сменой растительности. Б.М. Козо-Полянский (1937) и Алехин (1938) возражали против этого названия, указывая, что этот процесс, по существу, совершенно отличен от филогении видов. Это, конечно, правильно, но мною этот процесс был назван не потому, что в этих процессах есть общее, а потому, что указанная эволюция таксономических единиц растительного покрова неразрывно связана с филогенией видов. Алехин (1938) предлагает назвать этот процесс ценогенетическим. Несомненно, целесообразно подчеркнуть, что в этом процессе наиболее важной чертой является выработка ценологических соотношений. Но это название имеет то неудобство, что оно может быть применимо и к сингенетическим сукцессиям. Поэтому я считаю наиболее рациональным именовать этот процесс филоценогенезом. Он представляет собой совершенно особый процесс, подчиненный своим специфическим законам, возможно, полное раскрытие которых представляет собою одну из интереснейших задач фитоценологии.

В заключение можно сказать, что если переделка отдельных растений трудами советских ученых приняла невиданные ранее размеры и замечательную направленность, то и перестройка растительного покрова в целом, опираясь на закономерности его смен и его развития, вскрываемые советскими фитоценологами, должна иметь такую же направленность на пользу нашего народного хозяйства.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В.В. География растений. 1938.
- Вильямс В.Р. Почвоведение, 4 изд., 1939.
- Еленкин А.А. Закон подвижного равновесия в сожительствах и в сообществах растений // Изв. Гл. Бот. Сада РСФСР. – 1921. – Т. XX, вып. 2.
- Ильинский А.П. Опыт формулировок подвижного равновесия в сообществах растений // Изв. Гл. Бот. Сада. – 1921. – Т. XX, вып. 2.
- Козо-Полянский Б.М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. 1937.
- Комаров Н.Ф. Идея развития и теория подвижного равновесия в современной геоботанике // Сов. ботаника. – 1940. – № 5-6.
- Кашкаров Д.Н. Основы экологии животных. 1938.
- Коржинский С. Северная граница черноземной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Часть II // Тр. о-ва естествоисп. при Казан. ун-те. – 1891. – Т. XXII, вып. 6.
- Лавренко Е.М. Степи СССР. Растительность СССР, т. 11, 1910.
- Ленин В.И. Философские тетради, 1934.
- Морозов Г.Ф. Учение о лесе, 6 изд. 1931.
- Пачоский И. Стадии развития флоры // Вестн. естествознания. – 1891. – № 8.
- Пачоский И. Основы фитосоциологии, 1921.
- Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова // Вестн. опытного дела. – Воронеж, 1924.
- Сталин И.В. О диалектическом и историческом материализме // Краткий курс истории ВКП(б), 1938.
- Сукачев В.Н. Растительные сообщества. 1928.
- Сукачев В.Н. с сотрудниками. Дендрология с основами лесной геоботаники, 2 изд. 1938.
- Шенников А.П. О конвергенции среди растительных ассоциаций. Очерк по фитосоциологии и фитогеографии, 1929.
- Энгельс Ф. Диалектика природы. 6-изд. 1933.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie, 1928.
- Clements F. Plant succession. Carnegie Inst. Wash. Pub. 242. 1916.
- Clements F. Plant succession and Indicators. – New York, 1928.
- Clements F. Nature and structure of climax // J. Ecol. – Т. 24. – 1936.
- Cooper W.S. The fundamentals of vegetation change // Ecology. – 7. – 1926.
- Furrer E. Begriff und System der Pflanzensuccession. – Zurich, 1922.
- Ludi W. Die Sukzession der Pflanzenverhelne. Mttell. d. Naturforsch. Ges. Bern. 1919.
- Ludi W. Die Untersuchungen und Gliederung der Sukzessionsvergaenge in unserer Vegetation. Festband Christ. 1923.
- Ludi W. Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. Handbuch d. biolog. Arbeitsmethoden. Abt. XI. 1930.
- Pavillard J. Elements de sociologie vegetale (phytosociologie). 1935.

- Phillips D. Succession, developments, the climax and the complex organism; an analysis of concepts // J. Ecol. – V. 23. – 1935.
- Paczoski J. Zmiany szaty roślinnej // Kosmos. T. LV, II-III. 1930^B.
- Tansley A.G. The classification of vegetation and the concept of development // J. Ecol. – 1920. – V. VIII. – № 2.
- Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology – 1935. – V. XVI, 3.
- Warming E. Plantesamfund arundtrokof den aecologlsche Plantegeografi, 1895.

БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ И ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

Современное направление географии характеризуется тем, что явления и предметы на земной поверхности изучаются во взаимодействии и взаимообусловленности. Поэтому основным объектом изучения географии обычно считают географический ландшафт, понимая его как участок территории, где на известном протяжении элементы литосферы, гидросферы, педосферы и биосферы, а также и рельеф в своем взаимодействии образуют единый, целостный комплекс. Однако, помимо того, что объем и содержание понятия «географический ландшафт» различными авторами трактуется различно, часто под этим термином смешивались, по существу, совершенно различные явления природы.

Дело в том, что если мы будем рассматривать фитоценоз, т.е. участок растительного покрова, однородный на известном протяжении, вместе с населяющим его животным миром (зооценозом) и с отвечающими ему участками литосферы, педосферы, гидросферы и атмосферы, так же однородными на этом протяжении, то мы можем действительно говорить об едином, внутренне тесно взаимосвязанном комплексе. Этот комплекс я предложил называть геоценозом⁽¹⁾ или, лучше, биогеоценозом⁽²⁾. При этом, говоря о лито-педо-гидро- и атмосфере, я имею в виду режимы процессов, характеризующих эти земные оболочки в пределах данного фитоценоза. Под режимом атмосферы подразумевается ее газовый, тепловой и световой (точнее, радиационный) режимы, а также и режим ее влаги. В понятие фитоценоза и зооценоза (в совокупности биоценоза) входят все организмы, в том числе и микроорганизмы почвы (эдафон) и воздуха (аэрофон) в пределах участка территории, занятой данным фитоценозом. Это можно коротко выразить так: Биогеоценоз = Биоценоз (фитоценоз + зооценоз) + Экотоп⁽¹⁾, или Биотоп⁽⁸⁾ (эдафотоп + климатоп)⁴.

Рельеф в определение биогеоценоза, в противоположность определению понятия географического ландшафта, не входит. Рельеф есть в основном форма проявления на данном участке земли литосферы, хотя он в известной степени может быть взаимообусловлен со всеми названными элементами биогеоценоза. При различных условиях рельефа, хотя и редко, могут встретиться однородные биогеоценозы.

Для биогеоценозов характерна определенная, ему только свойственная система взаимовлияний (коакций^C) как между растениями и животными, так и между ними и почвой и атмосферой. При этом коакции между организмами выражаются либо в форме борьбы за существование (в широ-

⁴ Экотоп (термин Г.Н. Высоцкого), или биотоп (в смысле Д.Н. Кашкарова) объединяет режимы участков литосферы, педосферы и гидросферы на протяжении данного фитоценоза.

ком дарвиновском смысле), либо в форме благоприятных явлений, которые большей частью выработались в свою очередь под влиянием борьбы за существование. Все названные влияния проявляются либо в физическом, либо в химическом их взаимном воздействии. Поэтому нет оснований выделять особую химическую биоценологию (³).

Основная задача учения о биогеоценозах, или биогеоценологии, и состоит в изучении всех названных коакций, подобно тому как главная задача биоценологии состоит в изучении борьбы за существование между организмами во всех ее проявлениях и последствиях.

С того момента, когда начинает заселяться обнаженная горная порода растениями и животными, начинают формироваться биоценоз и почва, а вместе с ними и биогеоценоз. Этот процесс, который может быть назван биогеоценогенетическим, идет непрерывно, пока существует на данном участке растительный мир, и его движущей силой являются те внутренние противоречивые взаимодействия составляющих его элементов, которые никогда в нем не прекращаются. Этот процесс и есть процесс развития биогеоценозов, точнее их саморазвития. Чем далее идет развитие биогеоценоза, тем более ведущую роль, как правило, в этом развитии играет жизнедеятельность растительности, т.е. фитоценоза. Этот процесс саморазвития биогеоценоза не прекращается до тех пор, пока биогеоценоз не будет уничтожен каким-либо воздействием извне. Поэтому не может быть речи о так называемом «климаксе» биогеоценоза в смысле, придаваемом американскими и западноевропейскими авторами, как нет в этом смысле и климакса в отношении растительности (⁴). Фитоценоз, зооценоз, почва и другие слагающие биогеоценоз элементы развиваются каждый по своим законам, но биогеоценоз в целом имеет свои особые закономерности развития.

Подобно тому как растительный покров на данном участке земной поверхности вообще может изменяться либо в силу процесса саморазвития, так называемого сингенеза, или, лучше сказать, фитоценогенеза, либо в связи с процессом развития биогеоценоза в целом, т.е. с биогеоценогенезом, либо в зависимости от воздействия природных явлений, внешних и случайных по отношению к данной растительности (экзогенные сукцессии) (¹), так и изменения биогеоценоза могут быть тройкого рода: 1) собственно развитие биогеоценоза, т.е. биогеоценогенез, 2) изменение биогеоценоза в связи с развитием того более общего, более крупного единства, в состав которого данный биогеоценоз входит, например земного шара в целом, и 3) изменение биогеоценоза в зависимости от развития других, то более близких, то более отдаленных явлений, которые с ним не стоят в органической связи и являются по отношению к нему внешними, посторонними (например, общее космическое изменение климата, влияние человека и т.п.). Эти изменения третьей категории могут быть очень сильными, даже катастрофическими. Хотя биогеоценогенез протекает в том или другом направлении или с той или другой интенсивностью, конечно, в

зависимости от условий внешней среды по отношению к данному биогеоценозу, однако движущей силой развития биогеоценоза являются не внешние влияния, а внутренние противоречивые взаимодействия его элементов. Следовательно, изучение динамики в целом биогеоценозов должно вестись по трем названным направлениям, и в то же время оно не может быть заменено изучением развития только отдельных элементов, слагающих биогеоценоз.

Подобно тому как фитоценоз мы понимаем, как определенную конкретную группировку растений, так и биогеоценоз должен пониматься, как вполне конкретное явление, которое в природе столь многообразно, что нельзя найти двух биогеоценозов, вполне тождественных. Но биогеоценозы, однородно построенные и однородно развивающиеся, объединяются в один тип биогеоценоза подобно тому, как однородные фитоценозы объединяются в один тип фитоценоза, называемый обычно растительной ассоциацией.

Таким образом, первой и основной классификационной единицей в биогеоценологии является тип биогеоценоза, отвечающий растительной ассоциации. Эта единица поэтому очень мелка. В качестве основных высших таксономических единиц могут быть предложены следующие: группа типов биогеоценоза, класс типов биогеоценоза, биогеоценотическая формация, группа биогеоценологических формаций, класс биогеоценологических формаций и тип биогеоценологического покрова. При этом в основу установления как низших, так и высших таксономических единиц, должны быть положены то большее, то меньшее сходство и сложность коакций, указанных выше, особенно же коакций между биоценозом и экотопом.

Из рассмотрения сущности биогеоценоза должно быть ясно, что надо отличать биогеоценоз от географического ландшафта и биогеоценологию от ландшафтоведения. Помимо того, что в понятие ландшафта входит определенная форма рельефа и что даже самые мелкие ландшафты – элементарные ландшафты в смысле Полюнова⁽⁵⁾, Первухина⁽⁶⁾ и Пономарева⁽⁷⁾, или географические ландшафты второго порядка в смысле Берга⁽⁸⁾ – значительно шире, чем понятие биогеоценоза, но и по существу географический ландшафт и биогеоценоз – понятия различные. Таксономические единицы учения о ландшафтах или, если придерживаться последнего предложения Берга, учения о географических аспектах являются единицами районирования, тогда как единицы биогеоценологии таковыми не являются. Так, Берг географические ландшафты второго порядка объединяет в географические ландшафты первого порядка, а эти последние, далее, в ландшафтные зоны, к которым относятся тайга, тундра, лесостепь, степь и т.п. Также Пономарев, устанавливая обобщенный элементарный ландшафт – западносибирский березовой колок, объединяет эти колки с колками других местностей в географический ландшафт – западные леса лесостепи. Но не только в лесостепи, где рядом имеются участки леса и степи,

т.е. участки чрезвычайно далеких между собой биогеоценозов, но даже западносибирский колок часто представляет собой болотце, окруженное лесом, т.е. в одном колке встречаются биогеоценозы, резко отличные по своей структуре и характеру их компонентов. Само понятие лесостепи является понятием ландшафтоведческим, но не биогеоценотическим.

В то же время такие понятия, как луг, степь, лес, болото и т.п. – понятия биогеоценотические, а не фитоценотические. В их состав лишь входят луговая, степная, лесная, болотная и т.п. растительности, слагающиеся из фитоценозов. Неточно также называть целые зоны лесом или степью, правильнее говорить о лесной и степной зонах как понятиях ландшафтных, в состав которых могут входить и другие типы биогеоценотического покрова, но в них господствующим, определяющим типом является степь или лес. Понятие биогеоценоза близко к понятию экосистемы, предложенному Тенсли⁽⁹⁾ D.

Таким образом, классификационная проблема в биогеоценологии и в ландшафтоведении покоится на совершенно различных основаниях.

Из всего вышеизложенного ясно, что хотя фитоценоз и входит в состав биогеоценоза, но фитоценология не является частью биогеоценологии^E, так как закономерности, управляющие жизнью фитоценоза и биогеоценоза, различны. Вместе с тем биогеоценология и ландшафтоведение представляют собой также различные дисциплины, имеющие и различные методы изучения.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В.Н. Сукачев, Сов. ботаника, № 1-2 (1942).
- ² В.Н. Сукачев, Журн. общ. биол., V, № 5 (1944).
- ³ Г.Ф. Гаузе, Природа, 41, № 1 (1944).
- ⁴ Н.Ф. Комаров, Сов. ботаника, № 5-6 (1940).
- ⁵ Б.Б. Плынов, Тр. Почв. ин-та им. Докучаева, 1 (1926).
- ⁶ М. Первухин, За марксистско-ленинское естествознание, № 1 (1932).
- ⁷ А.Н. Пономарев, Землеведение, XXXIX, № 1 (1937).
- ⁸ Л.С. Берг, Ландшафтно-географические зоны СССР, 1, Л., 1930.
- ⁹ A. Tansley, Ecology, 16, 284 (1935).

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^А Эта ссылка служит еще одним косвенным свидетельством того, что перевод статьи И.К. Пачоского (см. настоящий сборник) был выполнен В.Н. Сукачевым.

^В Это и есть **первое** (и в этой статье единственное) упоминание понятия «биогеоценоз». В дальнейшем, как бы испугавшись, В.Н. Сукачев использует совсем неудачное понятие «геоценоз». Заметим, что понятие, сходное с «биогеоценозом», намного раньше предложил Р.И. Аболин (1914) – «эпиморфа», или «эпигенема» (близкие понятия предлагали до Сукачева В.А. Дубянский, В.Р. Вильямс, Г.Н. Высоцкий, Г.Ф. Морозов, Л.Г. Раменский). «Замечательная работа Р.И. Аболина, почти полностью воспроизводившая положения, развитые впоследствии В.Н. Сукачевым, не оказала, однако, никакого влияния на формирование биогеоценологии в нашей стране. Но приоритет в формировании представления о биогеоценозе (экологической системе) сохраняется за ним» (Работнов, 1995, с. 68). Кстати, это отмечает и сам Сукачев (1922, с. 55-56): «Весь органический мир на известном местообитании, т.е. биоценоз вместе со средой, образует целое, связанное определенными взаимоотношениями, имеющее свои физиономические признаки (ландшафт в узком смысле слова). Это целое Р.И. Аболин предложил называть эпиморфой».

^С Коакция – синоним взаимоотношений; В.Н. Сукачев использует это понятие для обозначения каналов влияния в биогеоценозах: контактных (механических), физиологических, трансабиотических и трансбиотических.

^Д Еще одно свидетельство того, что В.Н. Сукачев очень внимательно следил за развитием теоретических представлений в фитоценологии и экологии.

^Е Л.Г. Раменский (1934, с. 42) в дискуссии "Что такое фитоценоз" сделал такое замечание на тезисы доклада В.Н. Сукачева: «Присоединяюсь к высказываниям Д.Н. Кашкарова, В.Н. Любименко и А.П. Ильинского (на дискуссии по вопросам экологии. – Г.Р.), считаю, что целесообразно не давать фитоценологии (являющейся частью биоценологии) всеобъемлющего значения науки о растительном покрове (о его группировках), но рассматривать ее как одну из отраслей, изучающую растительный покров наравне с синэкологией и геоботаникой. Ни для кого не секрет, что фито-

ценология у нас является наследницей "фитосоциологии", а последняя была окрещена по аналогии с социологией. Но социология отнюдь не претендует на значение всеобъемлющей науки о человеческих группировках (общинах, классах и т.д.); она мирно существует рядом с этнографией, политической экономией, историей и другими науками о человеческих коллективах. Более узкая трактовка позволит вложить в биоценологию и фитоценологию более определенное и конкретное содержание».

Аболин Р.И. Опыт эпигенологической классификации болот // Болотоведение. – 1914. – № 3-4.

Работнов Т.А. История фитоценологии. – М.: Аргус, 1995. – 158 с.

Раменский Л.Г. О геоботанике. Замечания на тезисы В.Н. Сукачева // Сов. ботаника. – 1934. – № 5. – С. 42-43.

Сукачев В.Н. О растительных сообществах. (Введение в фитосоциологию). Изд. 2-е. – Пг.; М.: Книга, 1922. – 119 с.

Ю. Одум¹

**СТРАТЕГИЯ РАЗВИТИЯ ЭКОСИСТЕМЫ.
ОСМЫСЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СУКЦЕССИИ
ОБЕСПЕЧИВАЕТ ОСНОВУ ДЛЯ РАЗРЕШЕНИЯ
КОНФЛИКТА ЧЕЛОВЕКА С ПРИРОДОЙ**

¹ Odum E.P. The strategy of ecosystem development. An understanding of ecological succession provides a basis for resolving man's conflict with nature // Science. – 1969. – V. 164. – P. 262-270 (Пер. с англ. Г.С. Розенберга.)



Юджин П. Одум (Eugene Plecsants Odum; 1913-2002) —
американский зоолог, эколог.

Начинал как эколог-орнитолог, и уже одна из первых его публикаций касалась теоретических конструкций и принципов системной экологии.

Одум долгие годы возглавлял кафедру университета в Афинах, Джорджия. Еще в 1954 г. он выпустил учебник-монографию "Основы экологии", неоднократно переиздававшийся и вышедший в русском переводе в 1975 г. Большая монографическая сводка Одума "Экология" также переведена в СССР и вышла в 2-х томах в 1986 г. В 1998 г. увидела свет последняя монография Ю. Одума "Экология.

Мост между наукой и обществом", в которой он вносит конструктивную лепту в создание науки, интегрирующей законы экологии и развития человеческого общества.

Принципы²; ^A экологической сукцессии играют важную роль в отношениях между человеком и природой. Каркас сукцессионной теории нуждается в проверке, как основа для разрешения «организованного» человеком кризиса окружающей среды. Большинство идей относительно развития экологических систем основано на наглядных данных, полученных или путем наблюдений за изменениями биотических сообществ на протяжении длительных периодов времени, или на искусных теоретических допущениях; очень мало, как правило, гипотез допускают экспериментальную проверку. Некоторая путаница, неопределенность и отсутствие экспериментальных работ в этой области препятствует тенденции экологов рассматривать «сукцессию» как единственную, ведущую прямо к цели идею; в действительности, это влечет за собой взаимодействующий комплекс процессов, некоторые из которых нейтрализуют друг друга.

Рассмотренная здесь экологическая сукцессия включает в себя развитие экосистем; есть много параллелей с биологией развития организмов, а также с развитием человеческого общества. Экосистема, или экологическая система, рассматривается как единица биологической организации, слагаемая из всех организмов в данной области (что есть «сообщество»), взаимодействующих с физическими [факторами] окружающей среды так, что поток энергии управляет параметрами трофической структуры и круговоротом веществ внутри системы. Назначение этой статьи – суммировать в виде табличной модели компоненты и стадии развития экосистем, акцентируя внимание на тех аспектах экологической сукцессии, которые могут быть приняты за базовые в современной экологии, которые нуждаются в дальнейшем изучении и которые особенно важны для экологии человека.

Определение сукцессии

Экологическую сукцессию можно определить в терминах следующих трех параметров [1]. (i) Это упорядоченный процесс развития сообщества, который приемлемым образом направлен и потому предсказуем. (ii) Это результат модификации физической окружающей среды сообществ-

² Автор – директор Института экологии и профессор Фонда Элумни (Alumni) Университета штата Джорджия (г. Афины). Данная статья основана на президентском адресе, представленном ранее на ежегодной конференции Экологического общества Америки (Университет штата Мэриленд, август 1966 г.).

вом; иными словами, сукцессия контролируется сообществом, несмотря на то, что физическая среда определяет образ сукцессии, скорость изменения и зачастую устанавливает пределы, до которых может пойти развитие. (iii) Кульминацией сукцессии является стабилизированная экосистема, в которой максимальна биомасса (или наивысшее содержание информации) и максимально число симбиотических связей между организмами на единицу имеющегося в распоряжении потока энергии. Короче говоря, «стратегия» сукцессии как краткосрочного процесса в своей основе сходна со «стратегией» длительного эволюционного развития биосферы, а именно – усиление контроля (или гомеостаза) физических факторов окружающей среды для достижения максимальной защищенности [экосистемы] от возмущающих воздействий окружающей среды. Как я покажу далее, стратегия «максимальной защищенности» (т.е. трудная задача достижения максимальной поддержки биомассы сложной по структуре экосистемы) часто вступает в конфликт с задачей человека «максимизировать продукцию» (не менее сложная задача получения максимально возможного урожая). Осмысление экологической основы этого конфликта, я думаю, – первый шаг в установлении политики рационального природопользования.

Ранние описательные исследования сукцессий песчаных дюн, степей, лесов, морских побережий или других участков вместе с современными функциональными исследованиями позволили создать фундаментальную теорию в рамках рассмотренных выше определений. Г.Т. Одум и Пинкертон [2], основываясь на «правиле максимума энергии в биологических системах» Лотки [3], впервые указали на то, что сукцессия связана с фундаментальным сдвигом энергии в сторону ее увеличения, направленным на поддержание [экосистемы]. Недавно Маргалеф [4] подтвердил эту биоэнергетическую основу сукцессии и расширил концепцию.

Изменения, происходящие в основных структурах и функциональных характеристиках развивающихся экосистем, представлены в табл. 1. Двадцать четыре признака экологических систем для удобства обсуждения сгруппированы в шесть рубрик. В целях контрастности сопоставлений тренды [развития] сравниваются на ранних и поздних стадиях [сукцессии]. Величина абсолютных изменений, скорость изменений и время, необходимое для достижения устойчивого состояния, могут варьировать не только в зависимости от различных климатических и физиографических (орографических) ситуаций, но и для разных признаков экосистемы в одной и той же физической окружающей среде. При наличии хороших исходных данных кривые скорости изменений обычно бывают выпуклыми, причем изменения в начальный период происходят быстрее, но могут быть двухвершинными или циклическими.

**Таблица 1. Модель-таблица экологической сукцессии:
ожидаемые тенденции в развитии экосистем**

Признаки экосистемы	Развивающиеся стадии	Зрелые стадии
<i>Энергетика сообщества</i>		
1. Отношение валовой продукции к дыханию (<i>P/R</i>)	Больше или меньше 1	Примерно 1
2. Отношение валовой продукции к урожаю на корню (<i>P/B</i>)	Высокое	Низкое
3. Биомасса, поддерживаемая единицей потока энергии (<i>B/E</i>)	Низкая	Высокая
4. Чистая продукция сообщества (урожай)	Высокая	Низкая
5. Пищевые цепи	Линейные, преимущественно пастбищные	Паутиноподобные (ветвящиеся), в основном детритные
<i>Структура сообщества</i>		
6. Общее органическое вещество	Мало	Много
7. Неорганические биогенные вещества	Экстрабиотические	Интрабиотические
8. Видовое разнообразие – компонент собственно разнообразия	Мало	Велико
9. Видовое разнообразие – компонент выравненности	Мало	Велико
10. Биохимическое разнообразие	Мало	Велико
11. Стратификация (ярусность) и пространственная гетерогенность (структурное разнообразие)	Плохо организованы	Хорошо организованы
<i>Жизненный цикл</i>		
12. Специализация по нишам	Широкая	Узкая
13. Размеры организма	Малые	Крупные
14. Жизненные циклы	Короткие и простые	Длинные и сложные
<i>Круговорот питательных (биогенных) веществ</i>		
15. Круговорот минеральных веществ	Открытый	Закрытый
16. Скорость обмена биогенами между организмами и окружающей средой	Высокая	Низкая
17. Роль детрита в регенерации биогенов	Незначительная	Значительная
<i>Давление отбора</i>		
18. Характер роста	Быстрый (« <i>r</i> -отбор»)	Для контроля обратной связи (« <i>K</i> -отбор»)
19. Продукция	Количество	Качество
<i>Полный гомеостаз</i>		
20. Внутренний симбиоз	Не развит	Развит
21. Сохранение питательных веществ	Плохое	Хорошее
22. Стабильность (устойчивость к внешним возмущениям)	Плохая	Хорошая
23. Энтропия	Высокая	Низкая
24. Информация	Мало	Много

Биоэнергетика развития экосистем

Признаки 1-5 в табл. 1 отражают биоэнергетику экосистемы. На ранних стадиях экологической сукцессии (когда, как говорится, «природа молода») показатель первичной продукции (или общий, валовый фотосинтез; P) превышает показатель дыхания сообщества (R), так что $P/R > 1$. В особом случае органического загрязнения отношение $P/R < 1$. В обоих случаях, однако, согласно теории, P/R стремится к единице по мере развития сукцессии. Иными словами, в зрелых или «климаксовых» экосистемах можно констатировать тенденцию к равновесию между [связанной] энергией и энергией поддержания [экосистемы] (т.е. суммарным дыханием сообщества). Отношение P/R , таким образом, может служить отличным функциональным индексом относительной зрелости экосистемы.

Пока P больше R , органическое вещество и биомасса (B) будут накапливаться в системе (табл. 1, параметр б), в результате чего отношение P/R будет снижаться, а отношения B/P , B/R или B/E (где $E = P + R$) будут увеличиваться (табл. 1, п. 2 и 3). Теоретически, таким образом, величина урожая на корню, поддерживаемая доступным потоком энергии (E), достигает максимума на зрелых или «климаксовых» стадиях (табл. 1, п. 3). Как следствие, чистая продукция сообщества (или урожай за годовой цикл) велика на ранних стадиях («young nature») и мала (или равна нулю) на зрелой стадии (табл. 1, п. 4).

Сравнение сукцессии в лабораторном микрокосме и в лесу

Легко можно наблюдать биоэнергетические изменения, инициировав сукцессию в лабораторном микрокосме. Водные микроэкосистемы, берущие свое начало от разного типа открытых систем, таких как пруды, были рассмотрены Бейерсом [5]; эти смеси культур [непосредственно из природы], несомненно, воспроизводят и поддерживают себя в климаксовой стадии в колбе среднего размера с освещением на входе, задаваемом экспериментатором [6]. Если пробы из климаксовой системы внести в свежую среду, начнется сукцессия и зрелая система разовьется менее чем за 100 дней. На рис. 1 показан результат 100-дневной автотрофной сукцессии в микрокосме по данным Кука [7] в сравнении с данными гипотетической модели 100-летней сукцессии леса [8].

В течение первых 40-60 дней в типичном эксперименте с микрокосмом дневная чистая продукция (P) превышает ночное дыхание (R), так что биомасса (B) накапливается в системе [9]. После начала «цветения» примерно на 30 день, скорости обоих процессов снижаются и на 60-80 день становятся почти равными. Отношение B/P (в г запасенного углерода на г углерода в продукции за день) возрастает от менее чем 20 до более чем

100 по мере приближения к стационарной стадии. Не только автотрофный, но и гетеротрофный метаболизм сбалансирован в климаксе, но большие органические структуры поддерживаются малыми суточными скоростями продукции и дыхания.

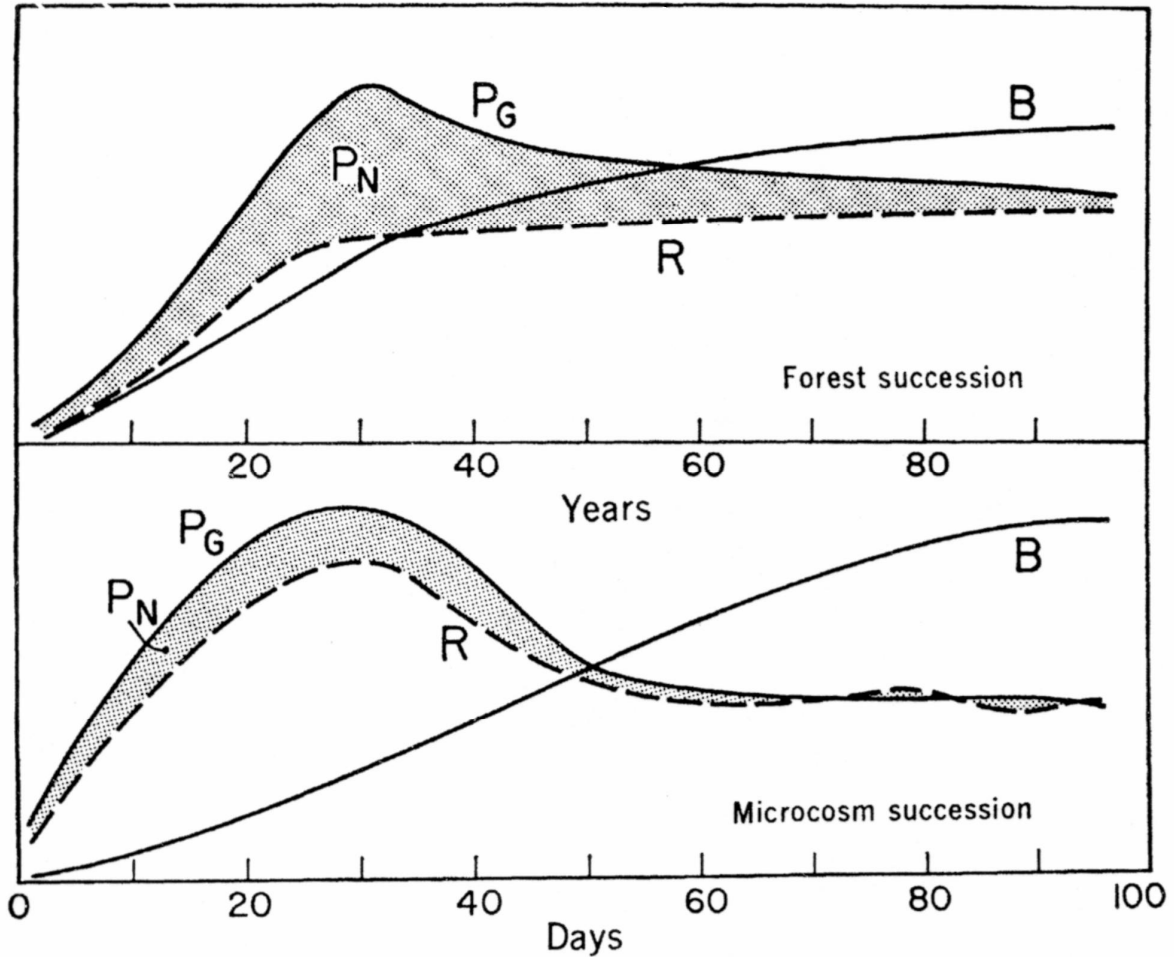


Рис. 1. Сравнение энергетических параметров сукцессии в лесу и в лабораторном микрокосме:

P_G – валовая продукция; P_N – чистая продукция; R – полное дыхание сообщества; B – общая биомасса

Хотя прямой перенос [результатов] от малой лабораторной микроэкосистемы к открытой природной может быть и неправомерен, есть данные, что те же основные тенденции, наблюдаемые в лаборатории, характерны для сукцессий наземных и в больших водных массах. Сезонные сукцессии часто происходят по той же схеме: в начале сезона происходит цветение, которое характеризуется быстрым ростом нескольких домини-

рующих видов, а в конце – развивается высокое отношение V/P , увеличивается разнообразие и относительная, хотя и временная, устойчивость в терминах P и R [4]. В открытых системах на зрелых стадиях может и не происходить понижения общей (или валовой) продукции, наблюдаемого в пространственно ограниченном микрокосме, но общая схема биоэнергетических изменений в последнем, кажется, удачно имитирует природу.

Эти процессы не являются основными; напротив, классическое лимнологическое учение описывает озера как развивающиеся во времени от мало продуктивных (олиготрофные) к высоко продуктивным (эвтрофные) стадиям. Как уже подчеркивалось, в табл. 1 включены изменения, которые вызваны биологическими процессами *внутри* рассматриваемой экосистемы. Эвтрофикация (или естественная, или культурная) происходит в результате поступления питательных веществ в озеро *извне*, с водосбора. Это эквивалентно добавлению питательных веществ в лабораторную микроэкосистему или удобрению поля; в сукцессионном плане система отбрасывается назад, к более молодой стадии или [к стадии] «цветения». Последние исследования озерных осадков [10], так же, как и теоретические рассуждения [11], показывают, что озера могут и действительно развиваются в сторону более олиготрофных условий, если приток питательных веществ с водосбора замедляется или прекращается^B. Таким образом, есть надежда, что вызывающее беспокойство антропогенная эвтрофикация наших водоемов может быть повернута [в обратную сторону], если удастся значительно уменьшить приток питательных веществ с водосбора. Однако большинство таких ситуаций акцентирует [наше внимание] на том, что если мы хотим успешно справиться с проблемами загрязнения наших водоемов, то следует рассматривать как отдельную экосистему бассейн водосбора или стока в целом, а не просто озеро или реку. Экосистемные исследования целостных ландшафтных дренажных единиц – главная цель Американского плана, предлагаемого для Международной биологической программы (МБП). Несмотря на очевидную логику таких предложений, они продвигаются удивительно сложно: консервативным ученым надо ее понять, а оценивающим агентствам увидеть через таких специалистов и помочь в будущем в функциональных исследованиях крупных единиц ландшафта.

Пищевые цепи и пищевые сети

В процессе развития экосистемы можно ожидать тонких изменений в структуре пищевых цепей. Относительно простые и линейные связи между организмами в составе пищевых цепей существуют только на ранних стадиях сукцессии, как результат низкого разнообразия. Более того, гетеротрофная утилизация чистой первичной продукции происходит преимущественно в пастбищных пищевых цепях – в последовательности растение – травоядное – хищник. Напротив, пищевые цепи превращаются в сети на

зрелых стадиях [сукцессии], при этом основная часть потока биологической энергии следует по детритному пути (табл. 1, п. 5). В зрелом лесу, например, менее чем 10% ежегодной чистой продукции выедается (пастбищная пищевая цепь) в жизненном состоянии [12]; большая часть утилизируется как мертвое вещество (детрит) через медленный и комплексный (пока что не совсем понятный) путь, привлекающий взаимодействия [почвенные] животные – микроорганизмы. При не нарушаемом течении сукцессии есть достаточно много времени для развития более тесных связей и взаимных адаптаций между растениями и животными, что ведет к образованию множества механизмов, уменьшающих влияние выедания на растения, – таких как образование плохо перевариваемых опорных тканей (целлюлоза, лигнин и т.д.), – к возникновению обратных связей между растениями и травоядными животными [13] и к возрастанию давления хищников на травоядных [14]. Такие механизмы дают возможность биологическому сообществу поддерживать большую и сложную органическую структуру, которая смягчает возмущения физической среды. Сильный стресс или резкие изменения под воздействием внешних факторов могут, конечно, лишить систему этих защитных механизмов и дать возможность вспышке (своего рода, «злокачественному росту») численности некоторых видов, что человек зачастую и обнаруживает на свою беду. Например, индуцированная стрессом вспышка численности насекомых произошла в Брукхейвенской национальной лаборатории [на Лонг-Айленде, США], где дубы стали уязвимыми для дубовой тли, когда [содержание] транслокационных сахаров и аминокислот было уменьшено в результате непрерывного [воздействия] гамма-излучения [15].

Радионуклидные метки обеспечивают способ построения диаграмм^С пищевых цепей в целой (интактной) открытой экосистеме, что в дальнейшем позволит анализировать их с привлечением концепций теории графов и матричной алгебры. Например, недавно мы смогли составить схему [пищевой цепи] с использованием радиоактивных изотопов фосфора в открытой, сравнительно линейной пищевой цепи между растениями и насекомыми на ранней сукцессионной стадии старого, заброшенного поля [16].

Разнообразие и сукцессия

Возможно, наиболее противоречивыми, сложными и часто обсуждаемыми аспектом сукцессионных изменений является разнообразие [17]. Важно разобраться между разными типами индексов разнообразия, так как не все они могут отслеживать параллельные тренды в некоторых градиентах или сериях развития. Четыре компонента видового разнообразия перечислены в табл. 1 (п. 8-11).

Разнообразие видов, выражаемое как отношение числа видов к общей численности или числа видов к площади, имеет тенденцию возрастать

на протяжении ранних стадий развития сообщества. Вторая составляющая видового разнообразия называется выравненность распределения особей между видами. Пусть, например, имеем две системы, каждая из 10 видов и 100 особей; они могут иметь одинаковое отношение числа видов к общей численности, но совершенно различаться по выравненности – распределению этих 100 особей между 10 видами: например, 91-1-1-1-1-1-1-1-1-1 в одном крайнем случае и по 10 особей у каждого вида в другом. Формула Шеннона

$$-\sum(n_i/N) \log_2(n_i/N),$$

где n_i – число особей в каждого вида, N – общее число особей, широко используется как индекс видового разнообразия, так как объединяет оба компонента – разнообразие и выравненность – в один показатель. Но подобно всем таким смешанным параметрам, формула Шеннона может скрывать поведение этих двух, точнее разных аспектов разнообразия. Например, в наших совсем недавних полевых экспериментах острый стресс от воздействия инсектицидов сократил число видов насекомых относительно числа особей, но увеличил выравненность относительно доминирующих из выживших видов [19]. Таким образом, в этом случае компоненты «многообразие» (variety) и «выравненность» (evenness) будут стремиться «погасить» влияние друг друга в формуле Шеннона.

Несмотря на то что увеличение многообразия видов, сопровождающееся уменьшением доминирования какого-либо одного вида или малой группы видов (происходит возрастание выравненности), воспринимается в процессе сукцессии как весьма вероятное явление [20], в сообществе происходят другие изменения, которые «работают против» этой тенденции. В результате увеличения размеров организмов, продолжительности и сложности жизненных циклов и усиления конкуренции, которая ведет к конкурентному исключению видов (табл. 1, п. 12-14), возникает тенденция, вполне вероятно приводящая к уменьшению числа видов, проживающих на данной территории. В сукцессионной стадии «цветения» организмы имеют тенденцию быть более мелкими, иметь простые жизненные циклы и высокую скорость размножения. Изменения в размерах [организмов] проявляются как результат адаптации к перемещению биогенных веществ из неорганической в органическую форму (табл. 1, п. 7). В минеральной, питательно богатой окружающей среде мелкие размеры дают селективное преимущество (особенно автотрофам), так как возрастает отношение [площади] поверхности к объему. Однако в силу развития экосистемы неорганические, питательные вещества становятся все более и более связанными в биомассе (т.е. становятся интрабиотическими [intrabiotic]), так что селективное преимущество переходит к крупным организмам (либо к крупным особям данного вида, либо к другим крупным видам, либо и к тем и другим), которые имеют большие накопительные способности и бо-

лее сложные жизненные циклы. Таким образом, они адаптируются к использованию питательных или других ресурсов, поступающих сезонно или периодически. Вопрос о том, являются ли эта, по-видимому, прямая зависимость между размером организма и стабильностью результатом положительной обратной связи или это простое совпадение, остается без ответа [21].

Таким образом, так или иначе, непрерывный рост видовой разнообразия в ходе сукцессии зависит от того, будет ли увеличение [числа] потенциальных ниш, происходящее в результате роста биомассы, стратификации (табл. 1, п. 9) и других последствий биологической организации, превалировать над обратными эффектами увеличения размера и конкуренции. Никому еще не удавалось описать все виды на сколь-нибудь значительной площади, а тем более проследить за общим видовым разнообразием в сукцессионных сериях. До настоящего времени в нашем распоряжении имеются данные только по отдельным частям сообщества (деревья, птицы и т.д.). Маргалеф [4] постулирует, что разнообразие будет стремиться к своему пику на ранних или средних стадиях сукцессии и затем снижаться в климаксе. При изучении распределения популяций птиц вдоль сукцессионного градиента мы получили двухвершинную кривую [22]; число видов возрастало в течение ранней стадии сукцессии заброшенного поля (пашни), потом уменьшалось на ранней стадии зарастания его лесом и вновь возрастало в спелом лесу.

Многообразие видов, выравненность и стратификация – только эти три аспекта видовой разнообразия изменяются в ходе сукцессии. Возможно, что еще более важная тенденция – это увеличение разнообразия органических веществ, но не только тех, что связаны в биомассе, а также и тех, которые выделяются в среду (воздух, почву, воду) как побочные продукты возрастающего метаболизма сообщества. Рост такого «биохимического разнообразия» (табл. 1, п. 10) иллюстрируется ростом многообразия растительных пигментов вдоль сукцессионного градиента в водной среде, как это описано Маргалефом [4, 23]. Биохимическое разнообразие внутри популяций или системы в целом изучено не столь систематически, как видовое разнообразие. Следовательно, можно сделать небольшое число обобщений и, кажется, без опаски сказать, что по мере развития сукцессии, вероятно, возрастает регуляторная роль экстраметаболитов, которые стабилизируют рост и состав экосистемы. Такие метаболиты на самом деле могут играть важную роль, препятствуя превышению популяциями равновесной плотности, тем самым уменьшая колебания и стабилизируя систему.

Причинно-следственные связи между видовым разнообразием и стабильностью пока не ясны и необходимо их исследовать с многих точек зрения. Если бы можно было показать, что биотическое разнообразие действительно повышает физическую стабильность экосистем или является ее

результатом, то мы получили бы важное направление для практики природоохранного дела. Сохранение живых изгородей (hedgerows), лесных участков, «не интересных» с экономической точки зрения видов, не эвтрофированных водоемов и других [компонентов] биотического многообразия в антропогенных ландшафтах могло бы быть оправданным как с научной, так и с эстетической точек зрения, даже если бы в качестве результата это повлекло бы за собой некоторое уменьшение производства продуктов питания или некоторых других потребностей [человека]. Другими словами, является ли разнообразие только «приправой» к жизни или оно необходимо для долгой жизни экосистемы в целом, включая человека и природу?

Круговорот питательных веществ

Важной тенденцией в развитии экосистем является замыкание или «уплотнение» биохимических круговоротов основных питательных элементов, таких как азот, фосфор и кальций (табл. 1, п. 15-17). Зрелые системы, по сравнению с развивающимися, обладают большей способностью захватывать и удерживать питательные элементы для их круговорота внутри системы. Например, Борман и Лайкенс [24] оценили, что только 8 кг кальция с гектара в год из общего «обменного» фонда в 365 кг/га в год выносятся с ручьями из зрелой лесной экосистемы северного облесенного участка водосборного бассейна. Так как 3 кг/га кальция поступает [в систему] с дождями, то для того, чтобы поддерживать минеральный баланс в системе, достаточно добавление только 5 кг/га за счет выветривания подстилающих пород. Уничтожение растительности или иной способ перевода сукцессии на ранние стадии в результате увеличивает поступление воды в долины [25], но это увеличение стока влечет увеличение потери питательных веществ, которые могут привести к эвтрофикации ниже по течению. Если нет компенсации роста скорости выветривания, «обменный» фонд питательных веществ будет испытывать постепенное уменьшение (без учета возможных эффектов эрозии почвы). Высокая продуктивность «молодых систем», которые имеют открытые циклы питательных элементов, не может сохраниться без ограничения вкладов новых питательных веществ; примером такой практики может служить непрерывное культивирование водорослей или интенсивное сельскохозяйственное производство, где большие количества удобрений ежегодно вносятся в систему.

Так как скорости выщелачивания увеличиваются в широтном градиенте от полюсов к экватору, роль биотического сообщества в удержании питательных веществ особенно важна на территориях с высоким количеством осадков субтропических и тропических широт, включая не только земли, но и эстуарии. Теоретически, двигаясь по направлению к экватору, бóльший процент доступного фонда питательных веществ связывается биомассой, а меньший процент коррелируется в почву или осадочные

породы. Эта теория, однако, нуждается в проверке, так как данных, демонстрирующих этот географический тренд, недостаточно. Возможно, весьма важным является тот факт, что традиционное пахотное сельское хозяйство северной умеренной зоны, которое представляет очень юный тип экосистем, будет удачным во влажных тропиках, только если осуществлять его в системе «переменного сельского хозяйства», где посевы чередуются с периодами реконструкции естественной растительности. Древесные культуры и полуводные культуры риса обеспечивают лучшее удержание питательных веществ и потому имеют бóльшую продолжительность жизни на одном месте в этих жарких широтах.

Давление отбора: количество против качества

Мак-Артур и Уилсон [26] рассмотрели стадии колонизации островов, которые представляют собой прямые параллели стадиям экологической сукцессии на материках. Виды с высокой скоростью размножения и роста, по их мнению, имеют больше шансов выжить на ранних, незаполненных (uncrowded) стадиях колонизации островов. Напротив, давление отбора благоприятствует видам с меньшим потенциалом роста, но с большей способностью к выживанию в условиях конкуренции под влиянием равновесной плотности поздних стадий [сукцессии]. Используя обозначения уравнений роста, где r – внутренняя скорость роста и K – верхняя асимптота, или равновесный размер популяции, мы можем сказать, что « r -отбор» преобладает на ранних стадиях колонизации, а « K -отбор» начинает превалировать как только все больше и больше видов и особей пытаются колонизировать [остров] (табл. 1, п. 18). То же самое, отчасти, наблюдается даже в пределах вида у некоторых северных «циклических» насекомых, у которых «активные» генетические линии, преобладающие при низких плотностях, сменяются при высоких плотностях «пассивными» линиями, адаптированными к скученности [27].

Генетические изменения, затрагивающие биоту в целом, можно предположить, «сопровождают» сукцессионный градиент; так как описывалось выше, большое количество продукции характеризует молодую экосистему, тогда как высокое качество продукции и наличие обратных связей – это «товарный знак» зрелой экосистемы (табл. 1, п. 19). На уровне экосистемы происходит, преимущественно, межвидовой отбор; замена видов характерна для сукцессионных серий. Однако в большинстве хорошо изученных [сукцессионных] рядов имеется небольшое число видов ранних стадий, которые могут сохраняться и на поздних стадиях сукцессии. Вносят ли генетические изменения вклад в адаптацию таких видов, я не знаю, однако изучение популяционной генетики *Drosophila* показывает, что изменения генетического состава могут играть важную роль в регуляции [численности] популяции [28]. Несомненно, человеческой популяции, если

она переживет современную стадию быстрого роста, придется испытывать все более и более сильное давление такого отбора, по мере того как возрастает важность адаптации к скупиванию.

Всеобщий гомеостаз

Этот краткий обзор развития экосистемы выявил сложность взаимодействующих природных процессов. Хотя и есть один хороший вопрос – все ли описанные тенденции характерны для всех типов экосистем? – вряд ли можно сомневаться, что конечный результат деятельности сообщества – симбиоз, сохранение питательных веществ, повышение устойчивости, сокращение энтропии и возрастание информации (табл. 1, п. 20-24). Общая стратегия, как я сформулировал ее в начале этой статьи, направлена на достижение такой большой и разнообразной структуры, какая только возможна в пределах, установленных доступным притоком энергии и преобладающими физическими условиями существования (почва, вода, климат и т.д.). По мере исследований биотических сообществ, все более функциональных и совершенных, возникли представления о важности мутуализма, паразитизма, хищничества, комменсализма и других форм симбиоза. Особо заслуживает внимания сотрудничество между несвязанными (неродственными) видами (например, между кишечнополостными кораллами и водорослями или между микоризой и деревьями). Во многих случаях, по крайней мере, биотический контроль за пастбищным воздействием, популяционной плотностью, круговоротом питательных элементов служит основным механизмом отрицательной обратной связи, которая поддерживает устойчивость зрелых систем, предотвращая чрезмерный рост [популяций] и разрушительные [воздействия] колебаний [факторов среды]. Весьма занимателен вопрос: стареет ли [далее] зрелая экосистема подобно тому, как стареет организм? Другими словами, развивается ли в экосистеме после длительного периода относительной стабильности или «взрослости» вновь несбалансированный метаболизм и способна ли она опять заболеть и быть подверженной другим нарушениям?

Применимость теории развития экосистемы к экологии человека

На рис. 1 представлен основной конфликт между стратегиями человека и природы. Современные идеи человека о том, как следует управлять природой, похожи на модели «цветения» 30-дневного микрокосма или 30-летнего леса. Например, цель современного сельского или интенсивного лесного хозяйства – достижение высоких скоростей производства продукции быстро (легко) собираемых продуктов с малым остатком «урожая на корню», накапливаемом в ландшафте, – другими словами, [хозяйство ори-

ентировано] на высокое отношение P/V . С другой стороны, стратегия природы, как видно по результату сукцессионного процесса, направлена в сторону обратной эффективности – роста отношения V/P , что показано на зависимостях в правой части рис. 1. Человек старается получить^D, по возможности, больше «продукции» с ландшафта, развивая и поддерживая экосистемы на ранних стадиях сукцессии, обычно монокультуры. Но, конечно, людям нужны не только пища и одежда, им также необходимо поддерживать баланс CO_2 и O_2 в атмосфере, климатический буфер, создаваемый океанами и растительностью и чистая (т.е. непродуктивная [не эвтрофированная]) вода для хозяйственных и промышленных целей. Многие необходимые для жизни ресурсы, не говоря уже о также необходимых рекреационных и эстетических, приурочены к менее «продуктивным» ландшафтам. Другими словами, ландшафт – это не только склад запасов, но и *ойкос* – дом, в котором мы должны жить. До последнего времени человечество считало более или менее доказанным, что [природа обеспечивает] газообмен, очистку вод, круговорот питательных веществ и другие защитные функции самоподдерживающихся экосистем главным образом потому, что ни численность человека, ни его манипуляции (вмешательство) с окружающей средой не возросли до такой степени, что начали влиять на региональные и глобальные балансы. Сейчас, конечно, неприятно и очевидно, что эти балансы начали^E подвергаться воздействиям, часто губительным. Подход «одна проблема – одно решение» сильно неадекватен и должен быть заменен на некоторую форму экосистемного анализа, который рассматривает человека как часть окружающей среды.

Наиболее приятный и естественный для жизни ландшафт включает разнообразие полей, лесов, озер, рек, придорожных полос, болот, морских побережий и «пустошей» – другими словами, смесь сообществ разных экологических возрастов. Как индивидуумы мы более или менее инстинктивно окружаем свои дома защитными оградами (деревьями, кустарниками, травой) и в то же самое время мы стремимся выманить дополнительные бушели с нашего хлебного поля. Мы все согласны с тем, что зерновое поле – это, конечно, «хорошая вещь», но большинство из нас не согласны жить на нем, и будет безусловным самоубийством занять под хлебное поле всю обширную наземную поверхность биосферы, так как [размах] роста и падения колебаний в этой ситуации будет сильным.

Основная проблема подобной организации сообщества сегодня сжимается до степени убедительности некоторого способа [достижения] цели, когда мы получаем «слишком хорошую вещь». Это вполне новый вызов человечеству, потому что до сих пор оно имело дело с менее хорошими [вещами]. Таким образом, конкретно есть «хорошая вещь», но нет половины мира, покрытой ей. Инсектициды – тоже «хорошая вещь», но они использовались и используются сейчас беспорядочно и в больших количествах. Также и воды рукотворных водохранилищ призваны быть очень по-

лезной добавкой к ландшафту, но мы не хотим заливать целые страны! Огромные рукотворные озера решают некоторые проблемы, по крайней мере временно, но дают сравнительно мало пищи или [растительного] волюнка, и так как высок ущерб от испарения, они не могут использоваться для хранения воды; ее лучше хранить в водохранилищах или в качестве подземных вод. К тому же стоимость строения больших плотин уже превышает доход от орошения. Хотя как индивидуумы мы охотно сознаем, что можем иметь много дамб или других крупномасштабных изменений окружающей среды, наши правительства (существенная и недостающая часть в системном анализе), представляющие весьма неэффективный механизм, посредством которого образуются и начинают работать отрицательные обратные связи, имеют серьезный шанс промахнуться. Таким образом, сегодня правительственные агентства, подстрекаемые популярностью и политическим энтузиазмом [по строительству] плотин, готовят наброски планов по запруживанию каждой реки и ручья в Северной Америке!

Общество нуждается в том, чтобы быстро, как только это возможно, найти путь, [в рамках которого] оно будет иметь дело с ландшафтом как с нечто целым так, чтобы искусство манипулирования (такое, как технология) не заходило дальше нашего понимания последствий от воздействующих изменений. Недавно, неправительственный национальный экологический центр и объединенные правительством агентства внесли предложение о двух возможных шагах по организации механизма политического контроля за поведением в главных вопросах, относящихся к окружающей среде. Движение за охрану почв в Америке – прекрасный пример программы, посвященной рассмотрению в целом фермерского хозяйства или речного бассейна как экологической единицы. Охрана почв – это хорошо понятно и поддерживается народом. Тем не менее, организация охраны почв продолжает оставаться исключительно ориентированным на фермерские хозяйства и пока что не приняла формы «урбано-сельскохозяйственного ландшафта», где сегодня лежат наиболее серьезные проблемы. Мы, в таком случае, имеем потенциальные механизмы в американском обществе, позволяющие говорить об экосистемах как о целостных объектах, но не можем рассматривать их операционально^F [29].

Общая значимость теории развития экосистем в ландшафтном планировании может быть, наверное, акцентирована «мини-моделью», представленной в табл. 2, где в более общих терминах, чем в табл. 1, показаны контрастные характеристики молодых и зрелых экосистем. Математически можно получить максимум для более чем одного параметра во времени, но нельзя получить два экстремума времени в одном месте. Так как все шесть характеристик, представленных в табл. 2, являются результатом агрегации [параметров], возможны два решения дилеммы мгновенного самовнушения. Мы можем либо искать какой-нибудь компромисс между средним

урожаем и качеством жизни в ландшафте, либо осознанно предложить план деления ландшафта на разные участки, где в качестве отдельных единиц поддерживаются преимущественно или высокопродуктивные, или охраняемые типы сообществ, к которым применяются различные стратегии [управления] (стратегия при этом варьирует от, например, интенсивного производства зерна, с одной стороны, до сохранения нетронутой природы – с другой).

Таблица 2. Контрастные характеристики молодых и зрелых экосистем

Молодые	Зрелые
Производство	Охрана
Рост	Стабильность
Количество	Качество

Если теория развития экосистемы состоятельна и применима для планирования, то так называемая стратегия многоцелевого использования, о которой мы столько слышим, будет работать только при помощи одного или обоих этих подходов, потому что в большинстве случаев планируемые множественные цели противоречат друг другу. Поэтому, соответственно, следует исследовать некоторые примеры стратегии компромисса и деления [ландшафта на разные участки].

Пульсирующая (импульсная) стабильность

Более или менее регулярные, но резкие физические возмущения извне могут поддерживать экосистему на некоторой промежуточной стадии развития, порождая, так сказать, компромисс между молодостью и зрелостью. Хорошим примером [такой ситуации] является то, что я называю «экосистемой с колеблющимся уровнем воды». Лиманы и литоральные зоны вообще остаются на ранних, относительно изобильных стадиях благодаря приливам, поставляющим энергию для быстрого круговорота питательных веществ. Подобным образом пресноводные болота, такие, как в [Национальном парке] Эвглейдс во Флориде, поддерживаются на ранней стадии сукцессии сезонными колебаниями уровня воды. Сухой сезон вызывает ускоренное аэробное разложение накопленного органического вещества, в результате чего высвобождаются питательные вещества, которые при затоплении во влажный сезон поддерживают «расцвет» продуктивности. Жизненные циклы многих организмов тесно связаны с этой перио-

дичностью. Лесной аист, например, размножается в период спада уровня воды, когда мелкие рыбы, которыми он питается, скапливаются в пересыхающих лужах и становятся легкой добычей. Если уровень воды остается высоким к моменту начала сухого сезона или недостаточно повышается во влажный, аист не будет гнездиться [30]. Стабилизация уровня воды в болотах Эвеглейдса при помощи плотин, шлюзов и водохранилищ, как это некоторые рекомендуют, будет, по моему мнению, способствовать не сохранению этих водоемов Эвеглейдса в их настоящем виде, а разрушению, как и при дренировании. Без периодических спусков воды и пожаров мелководные бассейны наполнились бы органическим веществом и сукцессия пошла бы [в направлении] от современных прудово-степных условий к будущим кустарниковым и заболоченно-лесным.

Кажется странным, что людям так трудно оценить всю важность изменений уровня воды в естественной ситуации, такой, как в Эвеглейдсе, когда подобные импульсы лежат в основе одного из наиболее древних способов производства пищи в окультуренных системах [31]. Чередующееся заполнение и осушение прудов на протяжении многих веков было стандартным приемом в рыбоводстве в Европе и на Востоке. Другой пример – затопление, осушение и аэрация почвы при выращивании риса. Рисовые поля, таким образом, представляют собой аналог естественных болот или литоральной экосистемы.

Огонь является другим физическим фактором, периодические воздействия которого имеют жизненно важное для человека и природы значение на протяжении веков. Целые биоты^G, такие, как африканские степи или калифорнийский чапараль, адаптировались к периодическим пожарам, образовав то, что экологи часто называют «пирогенным климаксом» [32]. На протяжении веков человек сознательно использовал пожар для поддержания таких климаксов или для возвращения сукцессии в некоторую желанную точку. На юго-восточной прибрежной равнине, например, огонь пожаров с умеренной частотой может защищать сосновый лес от вторжения [степной растительности] старших сукцессионных серий, которые в настоящее время, по крайней мере, рассматриваются как экономически менее желательные. Урожай древесины контролируемого пожарами леса меньше, чем дает лесное хозяйство (которое состоит из молодых деревьев примерно одного возраста, выращенных рядами и при коротком севообороте), но он лучше защищает своим покровом ландшафт, дает древесину более высокого качества и служит домом для спортивно-охотничьих видов птиц (перепел, дикая индейка и др.), которые не живут в [искусственных] посадках. Таким образом, пирогенный климакс является примером компромисса между продуктивностью и простотой против охраны и разнообразия.

Следует подчеркнуть, что пульсирующая (импульсная) стабильность действует только в том случае, когда полное сообщество (включающее не

только растения, но животных и микроорганизмы) адаптировано к некоторой определенной частоте возмущений. Адаптация, возникающая в результате процессов отбора, требует времени, измеряемого в эволюционной шкале. Большинство физических стрессов, создаваемых человеком, слишком внезапны, слишком интенсивны и слишком аритмичны для возникновения адаптации на уровне экосистемы; по этому они приводят к сильным колебаниям, а не к стабильности. Во многих случаях, по крайней мере, [попытка] приспособить естественно адаптированные экосистемы для хозяйственных нужд, возможно, даст лучшие результаты, чем полная их переделка.

Перспективы «детритного сельского хозяйства»

Как было показано ранее, гетеротрофная утилизация первичной продукции в зрелых экосистемах в значительной степени связана с потреблением разлагаемого детрита. Нет причин, по которым человек не мог бы увеличить использование детрита и таким образом получать пищевые и другие продукты от экосистем предохранительного [protective] типа. Это вновь означало бы компромисс, так как краткосрочный урожай не так высок, как при прямой эксплуатации пастбищной пищевой цепи. Сельское хозяйство на основе детрита, однако, имеет ряд компенсирующих преимуществ. Стратегия современного сельского хозяйства основана на селекции растений на быстрый рост и пищевую ценность, что, естественно, делает их восприимчивыми к насекомым-[вредителям] и болезням. Следовательно, чем в большей степени мы ведем отбор на сочные листья и рост, тем больше усилий мы должны затрачивать на химические [средства] контроля вредителей; это, в свою очередь, повышает вероятность отравления полезных организмов, не говоря уже о нас самих. Почему также не практиковать и обратную стратегию – отбор малосъедобных растений или растений, которые в процессе роста вырабатывают собственные системные инсектициды, с последующей переработкой чистой продукции в съедобные продукты, обогащая их микробиологическим или химическим путем на пищевых фабриках? Мы могли бы тогда направить наши биохимические исследования на [изучение] процессов обогащения вместо загрязнения нашего жизненного пространства химическими ядами! Примером такого рода процесса, широко используемого человеком, является производство силоса ферментацией фуража низкого качества. Разведение детрито-ядных рыб на Востоке – другой пример.

При отводе (tapping) детритной пищевой цепи человек может также получать существенный урожай от многочисленных природных систем без их глубокого изменения или нарушения их защитного и эстетического значения. Культивирование устриц в эстуариях – хороший пример. В Японии культивирование устриц на плотках и длинных веревках (long-line) –

испытанный и очень практичный путь повышения урожая естественных микробных продуктов эстуариев и мелких заливов. В докладе Фурукавы [33] отмечено, что урожай культивируемых устриц только в префектуре Хиросимы вырос десятикратно по сравнению с 1950 г. и в 1965 г. составил около 240 тыс. т мяса, что в десять раз превысило урожай, который был получен со всех естественных устричных «угодий» страны. Такие же устричные культуры вполне реальны вдоль побережья Атлантики и северной части побережья Мексиканского залива (Gulf Coasts) в США. Большое инвестирование в производство устриц и других морепродуктов будет также служить охране [природы] и сдерживанию от загрязнения [окружающей среды], так как первая же угроза ущерба чувствительным к загрязнению устрицам будет мгновенно превращена в политическую акцию!

Блочная модель

Компромиссные системы, хотя они часто оказываются удачными, не только не пригодны, но и не желательны для ландшафта в целом. Большой акцент следует делать на «дробление» [системы] с тем, чтобы развивающиеся, стабильные и промежуточные экосистемы можно было бы совместить с городскими и индустриальными районами к взаимной выгоде. Зная коэффициенты переноса, которые определяют поток энергии и движение вещества и организмов (включая человека) между блоками, можно определить, с помощью аналоговой вычислительной техники, разумные размеры и емкость каждого блока. Для примера мы можем начать с простой модели, показанной на рис. 2 и состоящей из четырех блоков равной площади, «раздробленных» на основе био-функционального критерия – т.е. в соответствии с тем, является ли зона (i) продукционной, (ii) защитной, (iii) компромиссной между (i) и (ii) или (iv) промышленно-городской. Непрерывно уточняя коэффициенты переноса в соответствии с реальной ситуацией и увеличивая или уменьшая размеры и емкость каждого блока путем имитационного моделирования, можно [достаточно] объективно установить ограничения, которые должны быть наложены на каждый блок для поддержания регионального и глобального балансов в обмене необходимых для жизни энергии и вещества. Процедура системного анализа обеспечивает, по меньшей мере, один подход к разрешению основной дилеммы, которая заключена в вопросе: «Как мы определим, когда мы получаем "слишком много хороших вещей"?» Системный анализ также позволяет оценить сток энергии (energy drains), навязанный экосистемам загрязнением, радиацией, сбором урожая (в широком смысле – отбором биологической продукции. – Г.Р.) и другими стрессовыми воздействиями [34].

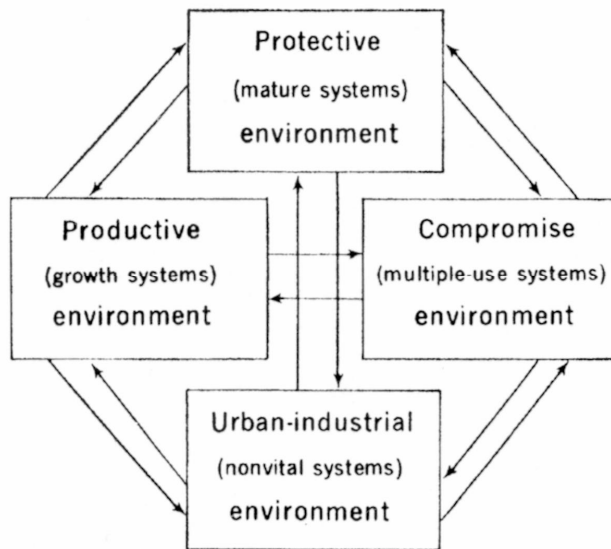


Рис. 2. Блочная модель основных типов сред обитания, необходимых человеку, «раздробленная» в соответствии с развитием экосистемы и критерием ресурсов жизненного цикла (protective env. – охраняемая [зрелая] среда обитания, productive env. – продукционная [жизнеобеспечивающая, растущая] среда, compromise env. – среда многоцелевого использования, urban-industrial env. – городская и промышленная среда)

Осуществление любого плана «дробления» [системы] на блоки, естественно, требует известных усилий по выделению различных ландшафтных зон и ограничению использования некоторых наземных и водных пространств. Несмотря на то что принципы зонирования в городах традиционны, они «работают» не очень хорошо, так как зональные ограничения без труда ниспровергаются [в угоду] кратковременным экономическим и социальным нуждам. Зонирование ландшафта требует совершенно нового типа мышления. Потребуется более широкое использование законных мер, обеспечивающих (регламентирующих) таксацию рельефа, ограничение использования, требуемый сервиут^Н живописных территорий, необходимость общественной собственности, если [планируется] отнесение достаточно больших участков суши и воды к категории «охраняемых». Некоторые штаты (например, Нью-Джерси и Калифорния), где загрязнение и перенаселенность начали причинять ущерб, предприняли первые шаги в этом направлении, введя закон об «открытых пространствах», предписывающий как можно больше незанятых земель переводить в статус «охраняемых» и их будущее использование планировать на рациональной и научной основе. Соединенные Штаты как целое весьма благоприятны в том, что большие пространства страны заняты национальными лесами, парками, заповедниками и пр. Тот факт, что эти площади, так же как и окаймляющие [страну] океаны, не подвергаются сейчас эксплуатации, дают нам время для ускорения экологических исследований и разработке программ, направленных на установление таких пропорций между разными типами

ландшафтов, которые обеспечивали бы безопасный баланс между человеком и природой. Открытые океаны, например, следует навсегда сохранить как защитные зоны, а не продуктивные территории, если предположения Альфреда Редфилда [35] справедливы. Точка зрения Редфилда на океаны, как часть гидросферы [Земли], состоит в том, что это регулятор биосферы, который контролирует скорость разложения и регенерации питательных веществ, создавая и сохраняя, таким образом, высокоаэробную наземную окружающую среду, к которой адаптированы высшие формы жизни (такие, как человек). Эвтрофикация океана в отчаянной попытке (last-ditch effort) прокормить население суши может иметь [в дальнейшем] неблагоприятное воздействие на кислородный режим атмосферы.

До тех пор пока мы не научимся более точно определять, как сильно мы можем безопасно развивать интенсивное сельское хозяйство и «расползание во все стороны» городов за счет защитных ландшафтов, хорошо было бы застраховаться и как можно дольше держать их в неприкосновенности. Таким образом, сохранение естественных территорий – это не второстепенная роскошь для общества, а вложение капитала, позволяющее ожидать получение выгоды [в дальнейшем]. Также может оказаться, что ограничение использования земель и воды – это единственный практический способ избежать перенаселения, переэксплуатации ресурсов или и того и другого вместе. Интересно отметить, что ограничение использования земель представляет собой аналог природного механизма контроля, известного как «территориальное поведение», при помощи которого многие виды животных избегают скученности и [связанных с ней] социальных стрессов [36].

С тех пор юридические и экономические проблемы в отношении зонирования и выделения блоков, вероятно, являются ключевыми; я призываю юридические факультеты учреждать отделы или институты «ландшафтного законодательства» и начать воспитание «ландшафтных юристов», которые будут способны не только разъяснять сложившееся положение дел, но и вносить новые, «восстанавливающие природу» законопроекты для рассмотрения их органами власти штата и федерального правительства. В данное время общество занято – и справедливо – правами человека, но права на [качественную] окружающую среду также являются в равной степени жизненными. Идея «один человек – один голос», несомненно, важна, но не менее важно и предложение «один человек – один гектар [жизненного пространства]».

Образование, как всегда, должно играть [важную] роль в росте осведомленности человека о его зависимости от природной окружающей среды. Возможно, нам необходимо начать обучение основам экологии с третьего класса. Школьный букварь об основных принципах [взаимодействия] человека и окружающей его среды мог бы логически состоять из че-

тырех частей, каждая из которых рассказывала бы о типе экосистем, представленных на диаграмме рис. 2.

Из большого числа книг и статей, написанных до сегодняшнего дня о проблемах кризиса отношений человека и его окружающей среды, я бы выделил две, которые поднялись выше «сигналов тревоги» к предложениям о переориентации целей общества. Гаррет Хардин (Garrett Hardin) в последней статье в "Science" [37] показывает, что до тех пор, пока оптимум плотности популяции ниже максимального, существуют не строгие технические решения проблемы загрязнения, связанной с перенаселением; полное решение проблемы, подсказывает он, может быть достигнуто только нравственными и правовыми способами, «взаимной коррекцией совместных [действий] большинства населения». Эл Мёрфи (Earl F. Murphy) в книге под названием "Правящий Природой" [38] подчеркивает, что только путь регуляции не достаточен, чтобы защитить «жизненный цикл» ресурсов, таких как воздух и вода, и предохранить их от деградации. Он обсуждает системы лицензирования [ресурсов], штрафы за сброс неочищенных или недостаточно очищенных сточных вод, налогообложение отходов, методики оценки стоимости ресурсов как экономические стимулы для достижения хардинских «совместных [действий] по коррекции».

Само собой разумеется, что модель-таблица развития экосистемы (табл. 1), которую я здесь представил, сама имеет много параллелей с развитием человеческого общества. В ранних человеческих обществах, как и в пионерных экосистемах, высок уровень рождаемости, [наблюдается] быстрый рост [численности населения], высока экономическая прибыль и выгодна эксплуатация доступных и неиспользуемых ресурсов. Но наступает уровень насыщения, и эти тенденции должны сместиться в сторону рассмотрения симбиозов (таких, как «гражданские права», «правопорядок», «образование» и «культура»), контроля за рождаемостью и повторного использования ресурсов (рецикл). Баланс между молодой и зрелой социоприродной системой является, следовательно, подлинно основной целью, которую должно достичь, если человек как вид успешно переживет современную стадию быстрого роста, и к которой он, безусловно, [со временем] хорошо адаптируется; но сейчас в этой ситуации (ультиматум стадии «устойчивость-плотность») он пока что демонстрирует малое понимание и слабую тенденцию к адаптации.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА И ЗАМЕТКИ

1. E.P. Odum, *Ecology* (Holt, Rinehart & Winston, New York, 1963), глава 6.
2. H.T. Odum and R.C. Pinkerton, *Amer. Scientist*, **43**, 331 (1955).
3. A.J. Lotka, *Elements of Physical Biology* (Williams and Wilkins, Baltimore, 1925).

4. R. Margalef, *Advan. Frontiers Plant Sci.* **2**, 137 (1963); *Amer. Naturalist*, **97**, 357 (1963).
5. R.J. Beyers, *Ecol. Monographs*, **33**, 281 (1963).
6. Системы на основе экологических принципов до сих пор используют засев культур из сточных вод и сельскохозяйственных прудов, например, на среду № 36 Taub and Dollar [*Limnol. Oceanog.* **9**, 61 (1964)]. Они закрыты для поступления и выхода органики, но открыты для газообмена через ватную пробку в горле колбы. Типовые, литрового размера микроэкосистемы содержат два или три вида водорослей, один-три вида каждого из жгутиконосных простейших, реснитчатых простейших, коловраток, нематод, ракушковых; система извлекает из сточных вод содержащиеся в них не менее трех видов грибов и 13 бактериальных изолятов [R. Gordon, тезисы University of Georgia (1967)]. Эти культуры представляют, таким образом, тип минимальной экосистемы, содержащей в себе немного видов, изначально находившихся в исходном пруду, которые в состоянии функционировать вместе как замкнутая единица под [воздействием] ограниченных факторов в лабораторной колбе и контролируемых условиях среды в камере роста [температура 65-75°F (18-24°C), фотопериод 12 часов, освещенность 100-1000 фут-кандела].
7. G.D. Cooke, *BioScience*, **17**, 717 (1967).
8. T. Kira and T. Shidei, *Japan. J. Ecol.*, **17**, 70 (1967).
9. Метаболизм в микрокосмах контролируется измерением изменения дневного рН и периодическим измерением биомассы (в терминах общего органического вещества и общего углерода) и урожайности воспроизводимой системы.
10. F.J.H. Mackereth, *Proc. Roy. Soc. London Ser. B*, **161**, 295 (1965); U.M. Cowgill and G.E. Hutchinson, *Proc. Intern. Limnol. Ass.*, **15**, 644 (1964); A.D. Harrison, *Trans. Roy. Soc. S. Africa*, **36**, 213 (1962).
11. R. Margalef, *Proc. Intern. Limnol. Ass.*, **15**, 169 (1964).
12. J.R. Bray, *Oikos*, **12**, 70 (1961).
13. D. Pimentel, *Amer. Naturalist*, **95**, 65 (1961).
14. R.T. Paine, *ibid*, **100**, 65 (1966).
15. G.M. Woodwell, *Brookhaven Nat. Lab. Pub.*, 924(T-381) (1965), pp. 1-15.
16. R.G. Wiegert, E.P. Odum, J.H. Schnell, *Ecology*, **48**, 75 (1967).
17. По вопросам общей дискуссии о мозаиках видового разнообразия см.: E.H. Simpson, *Nature*, **163**, 688 (1949); C.B. Williams, *J. Animal Ecol.*, **22**, 14 (1953); G.E. Hutchinson, *Amer. Naturalist*, **93**, 145 (1959); R. Margalef, *Gen. Systems*, **3**, 36 (1958); R. MacArthur and J. MacArthur, *Ecology*, **42**, 594 (1961); N.G. Hairston, *ibid*, **40**, 404 (1959); B.C. Patten, *J. Marine Res. (Sears Found. Marine Res.)*, **20**, 57 (1960); E.G. Leigh, *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.*, **55**, 777 (1965); E.R. Pianka, *Amer. Naturalist*, **100**, 33 (1966); E.C. Pielou, *J. Theoret. Biol.*, **10**, 370 (1966).
18. M. Lloyd and R.J. Ghelardi, *J. Animal Ecol.*, **33**, 217 (1964); E.C. Pielou, *J. Theoret. Biol.*, **10**, 370 (1966).
19. G.W. Barrett, *Ecology*, **49**, 1019 (1969).
20. В нашем изучении естественной сукцессии на зерновом поле индексы как количества видов, так и выравненности увеличиваются для всех трофических

- уровней, но особенно для хищников и паразитов. Только 44% видов в естественных экосистемах были растительноядными, тогда как в зерновых культурах – 77%.
21. J.T. Bonner, *Size and Cycle* (Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., 1963); P. Frank, *Ecology*, **49**, 355 (1968).
 22. D.W. Johnston and E.P. Odum, *Ecology*, **37**, 50 (1956).
 23. R. Margalef, *Oceanog. Marine Biol. Annu. Rev.*, **5**, 257 (1967).
 24. F.H. Bormann and G.E. Likens, *Science*, **155**, 424 (1967).
 25. Рост продуктивности водоема после редукации растительного покрова зачастую демонстрируется в экстремальных речных бассейнах по всему миру [см. A.R. Hibbert, in *International Symposium on Forest Hydrology* (Pergamon Press, New York, 1967), pp. 527-543]. Данные долговременных гидрологических «бюджетов» (осадки на входе против водного стока на выходе) доступны многим, а вот «бюджеты» минеральных веществ все еще требуют систематических исследований. Они вновь стали исходными объектами «экосистемного анализа» в рамках Международной Биологической Программы (МБП).
 26. R.H. MacArthur and E.O. Wilson, *Theory of Island Biogeography* (Princeton Univ. Press, Princeton, N.J., 1967).
 27. Примеры гусеницы кольчатого коконопряда [см. W.G. Wellington, *Can. J. Zool.*, **35**, 293 (1957)] и листовенничной листовертки [см. W. Baltensweiler, *Can. Entomologist*, **96**, 792 (1964)].
 28. F.J. Ayala, *Science*, **162**, 1453 (1968).
 29. Так, Ira Rubinoff считает, что морской канал, соединяющий Атлантический и Тихий океаны [*Science*, **161**, 857 (1968)] требует «действенного [общественного] контроля за управлением окружающей средой» с «широкими возможностями одобрения, не одобрения или модификации всех главных [планируемых] изменений морских или наземных условий окружающей среды...».
 30. См. M.P. Kahl, *Ecol. Monographs*, **34**, 97 (1964).
 31. Покойный Aldo Leopold давно замечал [*Symposium on Hydrobiology* (Univ. of Wisconsin Press, Madison, 1941), p. 17], что человек не осознает органичного поведения в системе, пока не встроит себя в нее. Будем надеяться, что мы сможем заново отстроить [наше поведение] в чистой биосфере после того, как мы узнаем цену естественных систем!
 32. См. C.F. Cooper, *Sci. Amer.*, **204**, 150 (April 1961).
 33. См. "Proceedings Oyster Culture Workshop, Marine Fisheries Division, Georgia Game and Fish Commission, Brunswick" (1968), pp. 49-61.
 34. См. H.T. Odum, in *Symposium on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems*, H.E. Young, Ed. (Univ. of Marine Press, Orono, 1967), p. 81; H.T. Odum, in *Pollution and Marine Ecology* (Wiley, New York, 1967), p. 99; K.E.F. Watt, *Ecology and Resource Management* (McGraw-Hill, N.Y., 1968).
 35. A.C. Redfield, *Amer. Scientist*, **46**, 205 (1958).
 36. R. Ardrey, *The Territorial Imperative* (Atheneum, New York, 1967).
 37. G. Hardin, *Science*, **162**, 1243 (1968).
 38. E.F. Murphy, *Governing Nature* (Quadrangle Books, Chicago, 1967).

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^A В 1965-66 гг. Ю. Одум был Президентом Экологического общества Америки.

^B С позиций сегодняшнего дня представления о зависимости эвтрофикации водоемов только от поступления биогенных веществ выглядят упрощенными. Эвтрофикацию следует рассматривать как с учетом биологических процессов внутри экосистемы, так и в зависимости от внешних факторов воздействия. Некоторые математические модели этого процесса обладают неплохой объяснительной и предсказательной способностями (Домбровский, Маркман, 1983; Крестин, Розенберг, 1996, 2002).

^C Имеются в виду диаграммы накопления в компонентах экосистемы тех или иных поллютантов, что особенно наглядно демонстрируется графически пирамидами биомассы (см., например, Одум, 1975, с. 106-107) или правилом биологического усиления (Розенберг и др., 1999, с. 178-179).

^D Ю. Одум использует слово *preocциру*, которое переводится «более жестко», как занять, захватить, поглотить.

^E Статья написана в конце 60-х...

^F Операциональность в системном анализе – это определение понятий не в терминах свойств, а в терминах операций опыта (см., например, Горский, 1971). Так, определение «растительности» как совокупности фитоценозов и группировок растений – неоперационально, а вот определение «растительности» через видовой состав, его обилие и матрицу экологических связей видов переводит это понятие в ранг операциональных (в рамках такого определения можно измерить растительность любого района). Например, операциональность основных понятий фитоценологии (синботаники) у венгерского теоретика-фитоценолога П. Юхача-Наги (Juhász-Nagy, 1968) – это лишь благое пожелание; фактически, ни одно определение в синботанике не является операциональным, что связано как с объективной сложностью фитоценологических систем, так и с субъективной недоработанностью понятийного аппарата синботаники.

В качестве компромиссного решения в этой ситуации предлагаются упрощенные требования к точности определения понятий, которые Юхач-Наги называет «операцивизмом». В их основе лежат пять утверждений (Juhász-Nagy, 1968, p. 75): (1) определение может быть полезным, даже если оно не операционально; (2) невозможно *a priori* решить

вопрос о том, какое определение «хорошее», а какое «плохое»; (3) ценность понятия зависит от его роли и места в рамках некоторой методологической программы (т.е. можно говорить об относительной ценности понятия); (4) определение операционно (вне зависимости от того, операционально оно или нет), если оно имеет собственное место и роль в методологической программе с оговоркой (5), что его формулировка не двусмысленна и не «антиметодологична». Таким образом, операционизм отражает прагматическую точку зрения на четкое определение основных понятий, в том числе и экологии.

П. Юхач-Наги иллюстрирует свой подход к уточнению понятий синботаники на примере определения «местообитания». Однако еще более наглядно это можно проследить в аналогичных определениях Ю. Одума (1986). Местообитание организма – это место, где он живет, или место, где его обычно можно найти (местообитание – среда жизни фитоценоза; Миркин, Розенберг, 1983; Миркин и др., 1989). Ясно, что такое определение неоперационально, хотя сам термин «местообитание» широко используется не только в фитоценологии и экологии, но и в других областях науки (при этом описание местообитания включает помимо абиотической среды и другие организмы; Одум, 1986). Другое, родственное понятие – «экологическая ниша» – также достаточно расплывчато и трудно выражается количественно (на это указывает и сам Одум, 1986, т. 2, с. 20), кроме многомерной или гиперпространственной ниши Дж. Хатчинсона, которая и выступает в качестве операционного определения. Характер конкретного исследования (собственно, методологическая программа) задает размерность гиперпространства и позволяет оперировать многомерной нишей математически (перекрывание экологических ниш, «плотная упаковка» и пр.). Таким образом, концепция многомерной ниши «...оказывается наиболее полезной для количественных оценок различий между видами... по одному или немногим основным (т.е. операционально значимым) признакам» (Одум, 1986, т. 2, с. 119).

G Лучшее сказать «биомы».

H В гражданском праве – право ограниченного пользования чужим земельным участком.

Горский Д.П. Операциональные определения и операционализм П. Бриджмена // Вопр. философии. – 1971. – № 6. – С. 101-111.

Домбровский Ю.А., Маркман Г.С. Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах. – Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 1983. – 118 с.

- Крестин С.В., Розенберг Г.С.** Об одном механизме "цветения воды" в водохранилище равнинного типа // Биофизика. – 1996. – Т. 44. – Вып. 3. – С. 650-654.
- Крестин С.В., Розенберг Г.С.** Двухмерная модель "цветения воды" в водохранилище равнинного типа // Изв. СамНЦ РАН. – 2002. – Т. 4. – № 2. – С. 276-279.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Толковый словарь современной фитоценологии. – М.: Наука, 1983. – 136 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.** Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
- Одум Ю.** Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
- Одум Ю.** Экология: в 2-х т. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.** Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. – Самара: СамНЦ РАН, 1999. – 396 с.
- Juhász-Nagy P.** Some theoretical problems of synbotany. 3. The importance of methodology // Acta Univ. Debrecen, ser. Biol. – 1968. – V. 6. – P. 65-77.

Г.Ф. Гаузе¹

**О ПРОЦЕССАХ УНИЧТОЖЕНИЯ ОДНОГО ВИДА
ДРУГИМ В ПОПУЛЯЦИЯХ ИНФУЗОРИЙ**

¹ Гаузе Г.Ф. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий // Зоол. журн. – 1934. – Т. 13. – Вып. 1. – С. 18-26.



Георгий Францевич Гаузе (1910-1986) —

советский микробиолог, вирусолог, эколог.

После окончания МГУ в 1931 г. он был оставлен в нем для работы.

Гаузе узнает о теоретических моделях конкуренции А. Лотки и предпринимает смелую попытку проверить положения теории в экспериментах на культурах простейших, бактериях и дрожжах.

Полученные результаты приводят к выводу о том, что эти теоретические построения могут претендовать на роль фундаментального экологического принципа. В 1934 г. он издает в Балтиморе небольшую монографию "Борьба за существование" (в 1935 г. она выходит во Франции и только в 2001 г. — у нас в России; Гаузе, 2001). Эти работы сразу делают его одним из известнейших экологов мира.

Исследование движения смешанной популяции, состоящей из двух видов, один из которых пожирает другой, представляет большой интерес в связи с появившимися в последнее время математическими теориями борьбы за существование (1, 2). Математические работы обнаружили, что сам процесс взаимодействия хищного вида с жертвами ведет к периодическим колебаниям численностей обоих видов, и это необходимо подвергнуть проверке в точно контролируемых условиях лаборатории. С этой целью нами были поставлены опыты с двумя видами инфузорий, один из которых *Didinium nasutum* пожирает другой вид *Paramecium caudatum*^A.

Прежде всего рассмотрим процесс взаимодействия хищников с жертвами с качественной стороны. Хорошо известно, что в природных условиях имеют место периодические колебания численностей тех и других, но в связи с большой сложностью обстановки трудно сделать достоверные заключения о причинах этих колебаний. Однако в последнее время на основании чисто теоретических исследований Лотка (3, 4) и Вольтерра (1) указали, что свойства самой биологической системы, состоящей из двух видов, один из которых пожирает другой, таковы, что здесь возникают периодические колебания численностей. Эти колебания должны иметь место при полном постоянстве всех внешних факторов, и периоды этих колебаний определяются известными начальными условиями и коэффициентами размножения видов. К этому заключению математики пришли на основании изучения свойств дифференциального уравнения хищничества. Это уравнение имеет такой вид:

$$\left. \begin{array}{l} \text{Изменение числа жертв} \\ \text{в единицу времени} \end{array} \right\} = \left. \begin{array}{l} \text{Естественный прирост} \\ \text{числа жертв} \end{array} \right\} - \left. \begin{array}{l} \text{Уничтожение жертв хи} \\ \text{никами в единицу времени} \end{array} \right\}$$

$$\left. \begin{array}{l} \text{Изменение числа хи} \\ \text{тников в единицу} \\ \text{времени} \end{array} \right\} = \left. \begin{array}{l} \text{Прирост хищников} \\ \text{в результате похищения} \\ \text{жертв в единицу времени} \end{array} \right\} - \left. \begin{array}{l} \text{Смертность хищников} \\ \text{в единицу времени} \end{array} \right\}$$

Или в математической форме:

$$\left. \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} = b_1 N_1 - k_1 N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} = k_2 N_1 N_2 - dN_2 \end{array} \right\}$$

Рассмотрим сейчас вкратце свойства этого уравнения. Когда мы имеем в ограниченном микрокосмосе известное число жертв (N_1), помеща-

ем к ним хищников (N_2), то происходит убывание числа жертв и возрастание численности хищников. Но по мере уменьшения концентрации жертв прирост хищников замедляется, и затем начинается даже некоторое вымирание последних в связи с недостатком пищи. В результате этого уменьшения численности хищников создаются все более и более благоприятные условия для роста жертв, популяция которых увеличивается, и следом за ними начинают размножаться и хищники. Такие периодические колебания могут продолжаться долгое время. При этом анализ свойств дифференциального уравнения показывает, что один вид никогда не сможет уничтожить другого до конца: разреженные жертвы не будут до конца сожраны хищниками, и голодающие хищники не вымрут до конца, так как благодаря их небольшой плотности жертвы усиленно размножаются и в конце концов создаются благоприятные условия для охоты за ними.

Таким образом, *популяция, состоящая из однородных жертв и однородных хищников, в ограниченном микрокосмосе при полном постоянстве всех внешних факторов должна, согласно математической теории, обладать периодическими колебаниями численностей обоих видов*². Эти колебания являются «собственными периодическими колебаниями», так как они вытекают из свойств самой системы жертва-хищник, но, кроме того, под влиянием периодических колебаний внешних факторов обычно возникают «вынужденные периодические колебания», зависящие от этих внешних причин. Классическим примером системы, которая может претерпевать собственные и вынужденные колебания, является маятник. Так, идеальный маятник, выведенный из положения равновесия, при отсутствии всякого сопротивления движению благодаря своим свойствам будет колебаться неопределенно долгое время. Но, кроме того, мы можем действовать на маятник внешними силами и вызвать, таким образом, вынужденные колебания маятника.

Если нас спросят, как можно убедиться в том, что биологическая система жертва-хищник обладает «собственными» периодическими колебаниями численностей обоих видов, то на это можно дать только один ответ: наблюдения в природе здесь не пригодны, так как там в чрезвычайно сложной обстановке нам не удастся отделаться от «вынужденных» колебаний, зависящих от циклических изменений климатических факторов и других причин. Здесь необходимы исследования в константных и точно контролируемых лабораторных условиях. Поэтому при экспериментировании с двумя видами инфузорий, один из которых пожирает другой, у нас преж-

² Согласно теории, такие колебания должны существовать как в случае зависимости одного компонента от состояния другого в тот же самый момент времени, так и в случае некоторой задержки в ответах одного вида на изменения другого.

де всего возник следующий вопрос: обладает ли эта система «собственными» периодическими колебаниями, которых мы должны были бы ожидать на основании математической теории?

Первые опыты были поставлены в маленьких пробирках с 0,5 см³ овсяной среды³. Если взять овсяную среду без осадка, поместить в нее 5 особей чистой линии *P. caudatum* и затем через 2 дня внести 3 хищника *D. nasutum* («летняя линия»), то мы получим результат, изображенный на рис. 1. После внесения хищников к парамециям число последних начинает убывать, хищники интенсивно размножаются и пожирают всех парамеций до конца, после чего погибают сами. Этот опыт был повторен много раз, причем иногда он ставился в посуде объемом в несколько литров, где были сотни тысяч инфузорий, хищник вносился в различные моменты роста популяции и, несмотря на это, всегда получался один и тот же результат. Так как необходимо, чтобы в питательной среде все время было достаточное количество бактерий для интенсивного размножения парамеций, то мы ставили также опыты в центрифужной пробирке на ежедневно сменяемой солевой среде Остергаута (рН = 6,8) с *Bacillus pyocyaneus* (5). На рис. 2 приведен результат такого опыта, по-прежнему закончившегося исчезновением *Paramecium* и *Didinium*. Таким образом, в однородной пищевой среде при константных внешних условиях система *Paramecium-Didinium* не обладает никакими собственными периодическими колебаниями. Иными словами пищевая цепь бактерии→парамеции→дидиниум, помещенная в ограниченный микрокосмос при искусственном сохранении концентрации первого звена цепи на определенном уровне, изменяется в таком направлении, что два последних компонента полностью исчезают и остаются никем не используемые пищевые ресурсы первого звена цепи.

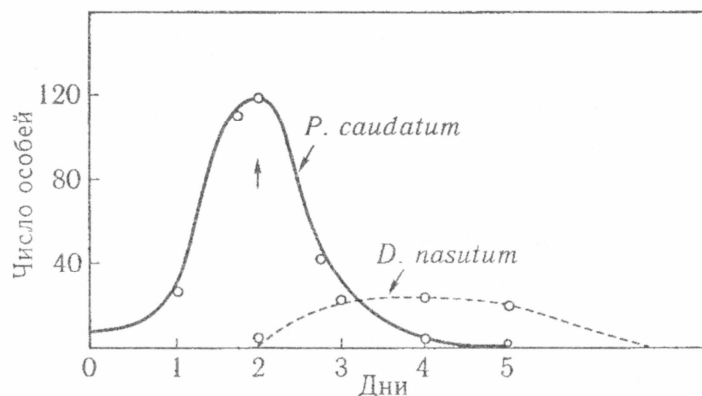


Рис. 1. Процесс элементарного взаимодействия между *Didinium nasutum* и *Paramecium caudatum*.
Овсяная среда без осадка

³ Техника опытов детально описана в предыдущей работе (5).

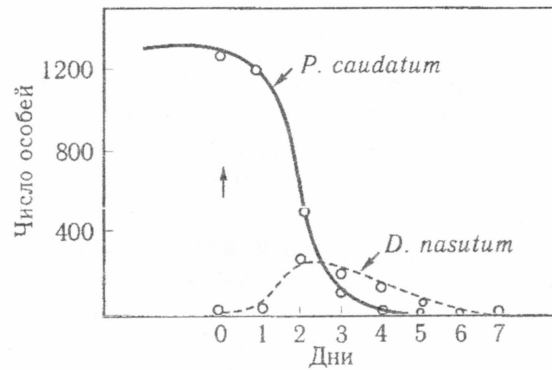


Рис. 2. Уничтожение парамеций *Didinium nasutum*.
Солевой раствор Остергаута с *Bacillus pyocyaneus*

Следует еще отметить, что изучение свойств системы жертва-хищник должно вестись в таких условиях, которые были бы благоприятны для размножения как жертв, так и хищников. В нашем случае должно быть обилие бактерий для размножения парамеций и подходящие физико-химические условия среды для очень чувствительного *Didinium*. Само собой разумеется, что если мы с самого начала создадим такие неблагоприятные условия, при которых *Didinium* начнет дегенерировать и в результате не сможет уничтожить всех жертв, или разреженные жертвы умрут не от пожирания их хищниками, а от других причин, то это не позволит нам сделать никаких заключений относительно свойств интересующей нас системы (5). Нам могут сказать, что, «выхватив» из сложного природного биоценоза два компонента и поставив их в «искусственные» условия, мы наверняка не получим ничего хорошего и придем к заключениям, лишенным всякого смысла. Поэтому отметим заранее, что в таких искусственных условиях возможно получить и периодические колебания численностей жертв и хищников, стоит лишь внести некоторые усложнения в обстановку экспериментов. Пока мы лишь вычленили элементарное взаимодействие двух видов и убедились в некоторых его свойствах.

Однако почему именно в нашем случае не выполняется теоретическое уравнение математиков? Дело по-видимому в том, что одно чисто биологическое приспособление нашего хищника не было предусмотрено уравнением^В. Согласно этому последнему уменьшение концентрации жертв понижает вероятность встречи жертвы с хищником и ведет к резкому ослаблению размножения хищников, которое затем даже сменяется их отмиранием. Однако в действительности, несмотря на недостаток пищи, хищник продолжает интенсивно размножаться, что происходит за счет огромного уменьшения размеров особи. Следующие данные дают представление об измельчении *Didinium*: 3 нормальных особи этого вида, помещенные в среду, совершенно лишенную парамеций, продолжают интен-

сивно размножаться и через 24 часа дают в среднем 7,1 мелких особей, способных к нападению на жертву (рис. 3). Это огромное увеличение захватываемой поверхности и создает, образно говоря, те «щупальца, которыми хищники до конца высасывают жертв». Переводя все это на математический язык, мы можем сказать: связь между приростом числа хищников в единицу времени и плотностью жертв $[k_2 N_2 f(N_1)]^4$, так же как и связь между числом уничтоженных жертв и плотностью хищников $[k_2 N_2 f(N_2)]$, является, очевидно, более сложной, чем это предположили Лотка и Вольтерра, и в результате, соответствующие уравнения борьбы за существование не имеют периодических решений. Было бы интересным подвергнуть этот вопрос дальнейшим математическим исследованиям.

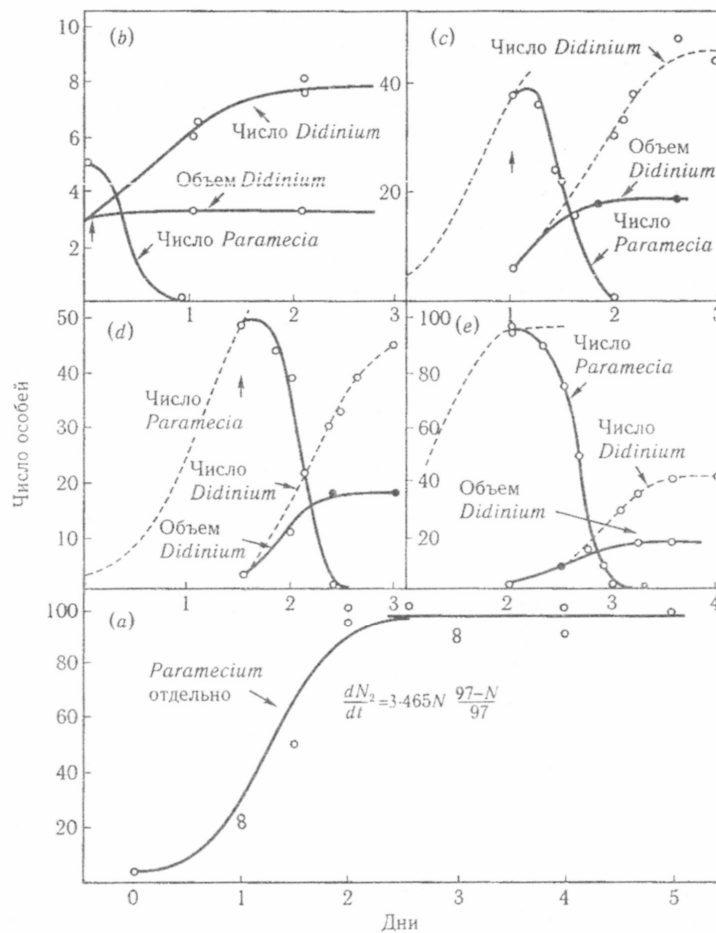


Рис. 3. Уничтожение парамеций хищником (*Didinium nasutum*):

- a) рост популяции парамеций без хищника;
- b) хищник помещен в микрокосмос одновременно с парамециями;
- c) хищник помещен через 24 часа после начала опыта;
- d) хищник помещен через 35 часов;
- e) хищник помещен через 48 часов

⁴ См. приведенное выше уравнение борьбы за существование между хищником и жертвой.

Стоит внести небольшое усложнение в обстановку эксперимента, и мы получим резкое изменение всех свойств нашей системы. Желая немного приблизиться к природным условиям, мы создали в микрокосмосе «убежище», в котором могли скрываться парамеции.

Для этого была взята густая овсяная среда «с осадком». Непосредственные наблюдения показали, что парамеции, забиваясь в этот осадок, делаются недоступными для хищников. При этом *таксис, ведущий к укрытию парамеций в убежище, осуществляется одинаково как в присутствии хищников, так и в отсутствии их.* Следует совершенно ясно представить себе, какую роль играет убежище у наших объектов, так как отсутствие ясности может привести в дальнейшем к разнообразным недоразумениям. Если бы *Didinium* каждый раз активно охотился за определенной парамецией, которая, спасаясь от него, пряталась бы в убежище, то тогда наличие убежищ являлось бы определенным параметром в каждом элементарном пожирании одного вида другим. Иными словами, природа и распространение убежищ входили бы как необходимая составная часть в зависимости $k_2 N_2 f(N_1)$ и $k_1 N_1 f(N_2)$ дифференциального уравнения хищничества. Такая ситуация была недавно рассмотрена Лотка (6). В этом случае нам могли бы сказать следующее: создав однородный микрокосмос, лишенный убежищ, мы резко нарушили бы процесс элементарного взаимодействия двух видов. Вместо того чтобы исследовать в чистом виде свойства дифференциального уравнения хищничества, мы получили бы совершенно искаженное явление, и все заключения относительно отсутствия периодичности были бы совершенно необоснованны. Но в действительности дело обстоит иначе. Как отмечает целый ряд авторов (7, 8), *Didinium* не активно охотится за парамецией, а просто хватает все попадающееся ему на пути. В свою очередь парамеция борется с хищником, выбрасывая трихоцисты и развивая большую скорость движения, но она никогда не прячется при этом в убежище. Таким образом, в однородном микрокосмосе мы действительно вычленили в чистом виде процесс взаимодействия жертвой хищников. Убежище в нашем опыте представляет собой своеобразную «полу-проницаемую перегородку», отделяющую часть микрокосмоса, в которую благодаря своему таксису могут проникать парамеции вне всякой зависимости от охоты хищников за ними, и которая недоступна для *Didinium*.

Когда в микрокосмосе создано убежище, то происходит следующее (рис. 4): при одновременном помещении *Paramecium* и *Didinium* в микрокосмос число хищников несколько возрастает за счет пожирания парамеций, но основная масса жертв находится в убежище и они недоступны для хищников. В результате хищники полностью вымирают благодаря недостатку пищи, и в микрокосмосе начинается интенсивное размножение парамеций (в наших опытах не наблюдалось инцистирования *Didinium*). Необходимо сделать одно техническое замечание: микрокосмос, за которым

производятся наблюдения, не должен подвергаться никаким встряхиваниям, так как при этом легко разрушить убежище и вытряхнуть из него парамедий. В общем, можно отметить следующее: в результате появления убежища в микрокосмосе некоторое пороговое количество жертв не может быть уничтожено хищниками. Элементарный процесс взаимодействия хищников и жертв протекает до конца, но наличие неуничтоженных жертв создает возможность дальнейшего заселения микрокосмоса только одними жертвами.

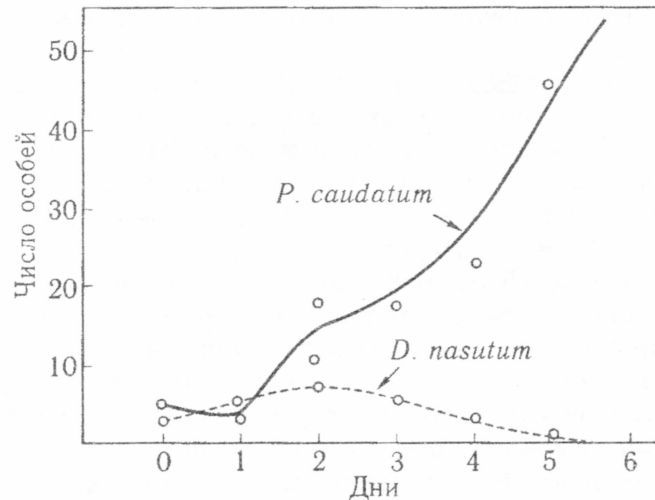


Рис. 4. Рост смешанной популяции *Didinium nasutum* и *Paramaecium caudatum*.
Овсяная среда с осадком

Сделав в опыте с убежищем наш микрокосмос неоднородным, мы получили чрезвычайно важное принципиальное отличие протекающего в нем процесса борьбы за существование от всех тех элементарных взаимодействий двух видов, которыми мы до сих пор занимались. В случае элементарного взаимодействия между хищником и жертвой в однородном микрокосмосе мы получали чрезвычайно закономерные результаты, довольно точно совпадавшие в отдельных опытах. Во всяком случае, чем больше внимания мы уделим технике экспериментирования, тем большим будет это согласование. Иными словами, в однородном микрокосмосе процесс борьбы за существование можно было выразить дифференциальным уравнением той или иной сложности. Для каждого отдельного микрокосмоса можно было точно предсказать соотношение между хищниками и жертвами в некоторый момент времени t .

При появлении в микрокосмосе убежища возникают следующие особенности. Если мы возьмем ряд микрокосмосов с одинаковыми начальными условиями, то через некоторое время происходит следующее. Во-первых, в некоторых микрокосмосах, несмотря на наличие убежища, все

жертвы оказываются уничтоженными до конца (они могли случайно выйти из убежища, недостаточно хорошо укрылись и т.д.). Затем, во-вторых, как указано на рис. 4, известное число жертв может быть совершенно недоступным для хищников и последние вымрут до конца от недостатка пищи. Наконец, в-третьих, жертвы могут время от времени выходить из убежища и попадаться хищникам, в результате довольно долго будет существовать смешанная популяция, состоящая из жертв и хищников. Все это зависит от того, что в наших опытах число особей было невелико и «случайные» колебания оказались более широкими, чем эти числа.

Рассмотрим соответствующий фактический материал. В одном из опытов было взято 30 микрокосмосов (пробирок с $0,5 \text{ см}^3$ овсяной среды с осадком), помещено в каждой по 5 *Paramecium* и 3 *Didinium*, и затем через 2 дня определены соотношения между ними. Оказалось, что в 4 микрокосмосах хищники уничтожили жертв до конца, а в остальных 26 были как хищники, так и жертвы. При этом число жертв колебалось от 2 до 38. В другом опыте было просмотрено 25 микрокосмосов через 6 дней, и в 8 из них вымерли хищники и остались только одни жертвы. Таким образом, для каждого микрокосмоса в начальной стадии мы можем с вероятностью, равной $8/25$, утверждать, что его развитие пойдет по пути, указанному на рис. 4. В этой области необходимы дальнейшие экспериментальные исследования. Прежде всего мы умышленно сделали обстановку опытов чересчур сложной, имея дело с крайне изменчивыми убежищами. В будущем можно будет стандартизовать этот фактор и точно исследовать его роль.

Все изложенное позволяет нам сделать следующие самые общие замечания. Когда микрокосмос по своим свойствам приближается к природным условиям (изменчивые убежища), то *борьба за существование начинает регулироваться таким большим числом разнообразных факторов, что мы не в состоянии точно предсказать ход развития в каждом частном случае*. От языка рациональных дифференциальных уравнений мы вынуждены перейти на язык вероятностей, и, само собой разумеется, что здесь может быть развита соответствующая количественная теория. С такой ситуацией уже пришлось столкнуться физикам, и интересно привести их обычные соображения по этому поводу (Хинчин, 1929, с. 164-165): «Здесь случай не ограничивается внесением мелких, практически исчезающих поправок в ход явления; он совершенно разрушает построенную теорией картину процесса и заменяет ее новой, подчиненной его собственным законам. В самом деле, если в данный момент ничтожная по величине внешняя сила чуть-чуть отклонила молекулу от ее предначертанного теорией пути, то судьба этой молекулы будет изменена самым радикальным образом: наша молекула встретится на своем пути с целым рядом других молекул, вовсе не предполагавших с ней столкнуться, и, наоборот, избегнет столкновения с рядом молекул, с которыми она теоретически должна была бы встретиться. Все эти "случайные" обстоятельства по своей суц-

ности являются закономерными и детерминированными, но так как они не вошли в нашу теорию, то сохраняют в отношении к ней характер "случайности"».

Если мы возьмем микрокосмос, лишенный убежища, в котором осуществляется процесс элементарного взаимодействия *Paramecium* и *Didinium*, и искусственно создадим одновременную иммиграцию хищника и жертвы через равные промежутки времени, то у нас возникнут периодические колебания численностей обоих видов. Такие опыты ставились в небольших стеклянных чашках с плоским дном, в которые наливалось 2 см³ питательной жидкости. Эта последняя представляла собой солевую среду Остергаута с двухпетельной концентрацией *Bacillus pyocyaneus* (5), которая сменялась время от времени. Наблюдения в каждом опыте производились над одной и той же культурой. В начале опыта, а затем каждый 3-й день в микрокосмос вносились 1 *Paramecium* + 1 *Didinium*. Хищник брался нами всегда уже сильно измельчавшим; в случае не нахождения жертв в течение ближайших полусуток, он обычно дегенерировал и погибал. На рис. 5 изображены результаты одного из опытов. Отметим следующие особенности. 1) При первой иммиграции в пустой микрокосмос хищник не нашел жертв и погиб; начался интенсивный рост жертв. 2) В момент второй иммиграции концентрация жертв уже довольно велика и начинается рост популяции хищников. 3) Третья иммиграция наступила в момент интенсивного уничтожения жертв хищниками и не внесла существенных изменений. 4) К четвертой иммиграции хищник уничтожил всех жертв до конца, измельчал и дегенерировал. Вносимая в микрокосмос жертва дает начало новому циклу роста жертв. Такие периодические изменения в дальнейшем повторяются.

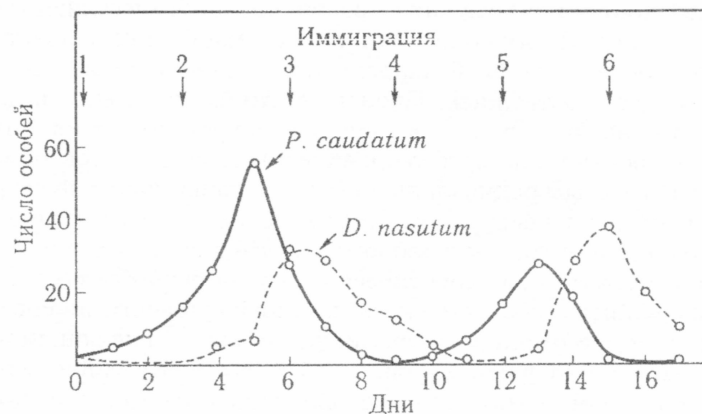


Рис. 5. Взаимодействие между *Didinium nasutum* и *Paramecium caudatum* в микрокосмосе с одновременной иммиграцией хищника и жертвы через равные промежутки времени

Сравнивая результаты различных одноименных опытов с иммиграцией, мы приходим к тем же заключениям, что в предыдущем параграфе. В пределах каждого цикла, когда имеется большое число особей *Paramaecium* и *Didinium*, по существу, вполне возможно по известным дифференциальным уравнениям предсказать течение процесса борьбы за существование для каждого частного случая на некоторое время вперед. Однако в критические моменты смены одного цикла другим, когда число особей очень невелико, различные «случайные» моменты приобретают большое значение (ср. 1 и 2 цикл на рис. 5).

РЕЗЮМЕ

Резюмируем вкратце результаты *качественного анализа* процесса пожирания одного вида другим у двух инфузорий. В однородном микрокосмосе процесс элементарного взаимодействия между *Paramaecium caudatum* и *Didinium nasutum* приводил к исчезновению обоих компонентов. Сделав микрокосмос неоднородным (убежище) и приблизившись тем самым к природе, мы стали иметь дело с «вероятностью» изменений в различных направлениях. При этом иногда исчезал хищник и оставался микрокосмос, населенный одними жертвами. Внося иммиграцию в однородный микрокосмос, мы получили периодические изменения численностей видов.

Приведенный пример указывает на то, что в исследованном нами случае периодические колебания численностей хищников и поедаемых ими жертв *не являются свойством самого процесса взаимодействия между ними*, как это предполагали математики, а, по-видимому, возникают в результате постоянных вмешательств извне в развитие этих взаимодействий. В естественных условиях природа периодических колебаний может быть весьма сложной (убежища для жертв, сохранение хищников путем инцистирования, иммиграция и эмиграция, колебания факторов среды и т.д.)^С.

В заключение автор считает своим долгом выразить благодарность проф. В.В. Алпатову за ценные указания.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Volterra V., Mem. R. Accad. Naz. Uncl., VI, 2, 1926.
2. Idem, Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Paris. 1931.
3. Lotka A.J., Proc. Natl. Acad. U. S. A., 6, p. 410, 1920.
4. Idem, Journ. Wash. Acad. Sc., 13, p. 152, 1923.
5. Гаузе Г.Ф., Зоол. журнал (в печати).
6. Lotka A.J., Proc. Natl. Acad. U. S. A. 18, p. 172, 1932.
7. Sandon H., The food of Protozoa. Cairo, 1932.

8. Jennings H.S. Behavior of the lower organisms. – New York, 1915.
9. Хинчин А. Усп. физ. наук. 9. С. 141, 1929.
10. Beers C.D., Arch. Protistenkunde, 79, 80, 1933.
11. Calcins G.N. Journ. Exp. Zool., 19, 1915.
12. Mast S.O., Biol. Bull., 16, 1909.
13. Reukauf E.Z. Vergl. Physiol., 11, 1930.

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^А *Комментировать экспериментальную (и к тому же – классическую) работу нет необходимости. Приводимые ниже комментарии – это, скорее, «мысли вслух» о путях развития математической экологии.*

^В *«Со времен работ Г.Ф. Гаузе теория взаимоотношений жертва-хищник значительно продвинулась вперед. Модель Лотки-Вольтерры, которую обсуждает Г.Ф. Гаузе, является простейшей и полезна в том отношении, что позволяет показать основную тенденцию в отношениях жертва-хищник: возникновение сопряженных колебаний взаимодействующих популяций» (Кузнецова, 2000).*

Особый интерес представляет обобщенная модель Колмогорова (см., например, Свирежев, Логофет, 1978):

$$\begin{aligned} dN_1 / dt &= a(N_1) * N_1 - V(N_1) * N_2 \\ dN_2 / dt &= K(N_1) * N_2 \end{aligned}$$

*где $a(N_1)$ – функция естественного прироста жертвы; $V(N_1)$ – трофическая функция хищника; $K(N_1)$ – коэффициент естественного прироста хищника. Когда $a(N_1) = r_1$, $K(N_1) = k * b * N_1 - m$, $V(N_1) = b * N_1$, получаем классическое уравнение Вольтерра. Модель была предложена А.Н. Колмогоровым в 1936 г. Некоторые качественные предположения о характере функций a , V и K сводятся к следующему:*

- *хищники не «взаимодействуют» друг с другом (K и V не зависят от N_2);*
- *прирост числа жертв при наличии хищников за малый промежуток времени равен приросту в отсутствие хищников минус число жертв, истребленных хищниками;*
- *функция $a(N_1)$ в отсутствие хищников монотонно убывает с ростом численности жертв, переходя от положительных к отрицательным значениям;*
- *функция $K(N_1)$ с ростом численности жертв возрастает, переходя от отрицательных значений (обстановка голода) к положительным;*
- *$V(N_1) > 0$ при $N_1 > 0$.*

Анализируя свою модель, А.Н. Колмогоров отмечает, что в модели Вольтерра при $a(N_1) = r_1$ нарушается требование отрицательности $a(N_1)$ при больших N_1 .

Добавим к этому, что большое разнообразие моделей «вольтерровского» типа рассмотрено в монографии А.Д. Базыкина (1985).

^с Начиная с классических работ А. Лотки (A. Lotka), В. Вольтерра (V. Volterra), А.Н. Колмогорова, В.А. Костицына (см. Абросов, Боголюбов, 1988), в математической экологии сформировалось направление (**вольтерровская математическая теория конкуренции, ВМТК**), в основе которого лежат представления о примате характера взаимодействия между популяциями и уравнения вольтерровского типа. При этом следует подчеркнуть (Абросов, Боголюбов, 1988):

- изученность условий устойчивости, определяемой только характером взаимодействий конкурирующих популяций;
 - пределы перекрывания экологических ниш;
 - известную абстрактность всех этих построений;
 - полезность ВМТК для развития самой математической экологии.
- Среди недостатков ВМТК называют:
- наиболее часто используемый линейный вид функции $K_i(N_j)$;
 - слабую экологическую обусловленность вводимых в модели нелинейных эффектов;
 - отсутствие гарантий того, что при изменении внешних условий вид функции $K_i(N_j)$ не изменится (более того, было показано, что в результате совместной динамики сообщества и среды может меняться не только интенсивность, но и знак взаимодействий одних и тех же видов; Дегерменджи, Терсков, 1984);
 - наконец, основная причина разного рода несоответствий в ВМТК связана с отрывом рассматриваемых сообществ от динамических процессов внешней среды (иными словами, ВМТК описывает феномены абстрактных биоценозов).

Другой теоретический подход (**математическая теория трофической конкуренции, МТТК**) стал развиваться с конца 60-х – начала 70-х годов XX в. в работах Р. Мак-Артура и И.А. Полетаева (Абросов, Ковров, 1977; Абросов, Боголюбов, 1988; Боголюбов, 1989). В основу МТТК положен принцип Либиха, и, следовательно, предполагается, что скорость роста популяции лимитируется концентрацией некоторого элемента питания в среде. При этом подчеркивается, что «...лимитирование некоторым ресурсом скорости роста и возобновления популяции не исключает потребления остальных ресурсов, необходимых для жизнедеятельности особей» (Боголюбов, 1989, с. 7). Пространственное перераспределение особей и популяций приводит к потере устойчивости точечных моделей, однако при этом возможно возникновение устойчивости особого рода –

пространственно равновесных структур. Особенностью МТТК, выгодно отличающей ее от ВМТК, является возможность постановки параллельных экспериментов для проверки теоретических выводов (путем изменения внешних условий).

Любые модели, как абстрактные и упрощенные отражения моделируемых объектов, характеризуются реалистичностью, точностью и общностью (Розенберг, 1984). Реалистичность рассмотренных моделей подтверждается существующими эколого-теоретическими представлениями и качественным соответствием модельных траекторий реальной динамике популяций и сообществ. Что касается точности и общности моделей, то эти критерии в рамках системологии (теории сложных систем) связаны обратной зависимостью – принцип несовместимости простоты и точности описания сложных систем. Аналитические модели, как правило, строятся по незначительному числу обобщенных переменных, и потому трудно ожидать, что все количественные черты модели будут соответствовать динамике моделируемой экосистемы. Выбор тех или иных переменных для построения модели должен определяться, в первую очередь, целями моделирования. Неизбежные и многочисленные упрощения при построении объяснительных аналитических моделей крайне неприятно наблюдать практикующим экологам. Однако при анализе таких моделей следует четко отдавать себе отчет в том, для каких целей эти модели построены. Э. Пилу (Pielou, 1977) формулирует три главных мотива построения аналитических моделей в экологии:

- исследование более или менее правдоподобных предположений и гипотез о характере роста отдельных популяций и сообществ видов;*
- исследование совместимости этих гипотез с наблюдаемым поведением реальных систем в природе;*
- качественное прогнозирование изменений естественных сообществ при различных режимах воздействия на них.*

Для решения всех этих задач бóльшая часть допустимых упрощений выглядит оправданной, и аналитические модели могут претендовать на роль объяснительной математической теории в экологии (Розенберг, 2000).

Подчеркнем фундаментальное различие между жертвой и хищником: «рысь бежит за своим ужином, а заяц – за своей жизнью». Именно по этой причине статистическое распределение контактов для жертвы – это распределения редких событий (такая встреча обычно означает гибель жертвы), а для хищников – распределение ближе к нормальному, что позволяет действовать им в более широких пространственно-временных границах (Маргалев, 1992).

Наконец, нельзя сбрасывать «со счетов» и закон конгруэнтного притяжения – «реализованные ниши конгруэнтных популяций (соразмерных, соответствующих, совпадающих; представления о конгруэнтных

популяциях развивал С.А. Северцов. – Г.Р.), разошедшиеся по одной или нескольким осям фазового пространства (экологической ниши. – Г.Р.), характеризуются максимальным перекрыванием своих проекций на все остальные оси, включая физическое пространство и время» (Михайловский, 1988, с. 47). Система, взаимодействие в которой сводится лишь к отталкиванию (принцип конкурентного исключения Гаузе), не может быть устойчивой и обречена на гибель. Для ее стабилизации должны существовать и противоположные силы (принцип сосуществования). «Таким образом, если конкурентные отношения есть следствие борьбы за общий ресурс, то отношения конгруэнтные представляют собой своеобразную эстафету ресурсов, когда продукт одного из конгруэнтных партнеров является ресурсом для другого» (Михайловский, 1988, с. 47).

- Абросов Н.С., Боголюбов А.Г.** Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. - Новосибирск: Наука, 1988. - 333 с.
- Абросов Н.С., Ковров Б.Г.** Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. – Новосибирск: Наука, 1977. – 190 с.
- Базыкин А.Д.** Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985. – 181 с.
- Боголюбов А.Г.** О принципе конкурентного исключения и механизмах поддержания видовой разнообразия сообществ // Биол. науки. – 1989. – № 11. – С. 5-18.
- Дегерменджи А.Г., Терсков И.А.** Новый способ классификации взаимодействий в смешанных культурах // Докл. АН СССР. – 1984. – Т. 226. – № 3. – С. 746-749.
- Кузнецова М.А.** Методические подходы к изучению экологии популяций в работах Г.Ф. Гаузе // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть IV: Учебное пособие. – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2000. – С. 314-341.
- Маргалев Р.** Облик биосферы. – М.: Наука, 1992. – 214 с.
- Михайловский Г.Е.** Описание и оценка состояний планктонных сообществ. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
- Розенберг Г.С.** Модели в фитоценологии. – М.: Наука, 1984. – 240 с.
- Розенберг Г.С.** Методы аналитического моделирования колебательных процессов в экосистемах // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть IV: Учебное пособие. – Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 2000. – С. 55-88.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.** Устойчивость биологических систем. – М.: Наука, 1978. – 352 с.
- Pielou E.C.** Mathematical Ecology. – New York etc.: John Wiley & Sons, Ltd, 1977. – 385 p.

В. В. Станчинский¹

**О ЗНАЧЕНИИ МАССЫ ВИДОВОГО ВЕЩЕСТВА
В ДИНАМИЧЕСКОМ РАВНОВЕСИИ БИОЦЕНОЗОВ**

¹ Станчинский В.В. О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов // Экология и биоценология. – 1931. – Т. 1. – № 1. – С. 88-98.

Станчинский В.В. О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов // Природа. – 1991. – № 12. – С. 97-99.



Владимир Владимирович Станчинский (1882-1942) —
отечественный зоолог и эколог.

Окончил Гейдельберский (Германия) и Московский университеты. Автор учебников (совместно с Д.Н. Кашкаровым) "Курс биологии позвоночных" (1929 г.) и "Курс зоологии позвоночных" (1935 г.).

В 1929 г. он фактически спасает заповедник Аскания-Нова, став его научным руководителем. Обобщая свой опыт природоохранной деятельности, публикует в 1938 г. статью "Задачи, содержание, организация и методы комплексных исследований в заповедниках" — одну из первых теоретических работ по заповедному делу. В статье 1931 г. он первым развил представления о трофических уровнях и «пирамиде энергий».

Жизнь неразрывно связана с превращениями энергии. Количество живого вещества в биосфере зависит, в конечном счете, от количества трансформируемой аутотрофными зелеными растениями солнечной энергии. Не подлежит сомнению, что между аутотрофной и гетеротрофной частями биоценозов должно существовать определенное соотношение...

Равновесие, в котором находятся биоценозы, носит динамический характер <...>^A

Несмотря на наличие ряда уклонений, мы все же несколько не сомневаемся в существовании такого равновесия, так как повседневный опыт убеждает нас в том, что, несмотря на присущую всем организмам способность размножаться в геометрической прогрессии, количество индивидуумов разных видов в среднем на единицу площади остается постоянным. <...>

...Самым общим выражением существующего в биоценозах равновесия будет пропорциональность между количеством энергии, трансформируемой аутотрофной частью биоценоза (Q_A), и тем количеством энергии, которое используется гетеротрофной его частью (Q_H). Эта пропорциональность может быть выражена формулой... $Q_A = Q_H \cdot k$, где k – коэффициент пропорциональности.

Так как гетеротрофная часть биоценоза представляет собой последовательные ряды форм, живущие один за счет другого^B, то, очевидно, и между этими рядами должна существовать такая же пропорциональность, т.е. количество энергии, которое трансформируют фитофаги (Q_P), должно находиться в известной пропорциональности с той, которая используется теми зоофагами (Q_Z), которые живут за счет фитофагов: $Q_P = Q_Z \cdot k_1$.

Такого же порядка пропорциональность должна существовать и между зоофагами, живущими за счет зоофагов, и этими последними, между хозяевами и паразитами, паразитами паразитов и т.д.

$$Q = Q \cdot k_2; \quad Q = Q \cdot k_3.$$

Указанное равновесие биоценозов может быть выражено иначе, в виде годового баланса энергии.

Если живой запас энергии к началу года складывается из Q_A единиц аутотрофной и Q_H гетеротрофной части биоценоза, мертвый запас энергии (трупы, кал, мертвый растительный покров, перегной и проч.) равняется Q_R , и если за год зеленой растительностью было трансформировано всего $Q_{A(x)}$ единиц энергии, то

$$Q_A + Q_H + Q_R + Q_{A(x)} = Q_{A'} + Q_{H'} + Q_{R'} + Q_{A(y)} + Q_{H(y)},$$

где $Q_{A'}$ и $Q_{H'}$ – соответственно являются живым запасом аутотрофной и гетеротрофной частей биоценоза в конце года, $Q_{R'}$ – мертвый остаток энергии в конце года, $Q_{A(y)}$ и $Q_{H(y)}$ – энергия, истраченная обеими частями

биоценоза. Так как и зеленые трансформаторы солнечной энергии и ее гетеротрофные потребители представлены в биоценозах многими видами, то, очевидно, в каждой половине приведенного уравнения каждый член представляет собой более или менее сложную сумму:

$$\sum Q_A + \sum Q_H + \sum Q_R + \sum Q_{A(x)} = \sum Q_{A'} + \sum Q_{H'} + \sum Q_{R'} + \sum Q_{A(y)} + \sum Q_{H(y)} .$$

Особенно сложны суммы в гетеротрофной части биоценоза. Здесь мы имеем несколько, иногда очень много, рядов видов, последовательно живущих один за счет другого: фитофагов, живущих за счет зеленой растительности (Q_P), зоофагов, питающихся фитофагами ($Q_{Z(1)}$), зоофагов, живущих за счет зоофагов ($Q_{Z(2); ;}$), паразитов ($Q_{Z(P); ;}$), паразитов паразитов (Q_{PP}), копрофагов (Q_C), некрофагов (Q_N) и обширный ряд сапрофагов (Q_S). Их можно назвать трофическими рядами биоценозов...

$$Q_H = Q_P + Q_{Z(1)} + Q_{Z(2)} + \dots + Q_{Z(P)} + Q_{PP} + Q_C + Q_N + Q_S \dots .$$

<...>

Каждый последующий член трофического ряда, таким образом, является функцией предшествующего. Равновесие сохраняется только при этом условии. Однако каждый из членов ряда почти всегда состоит из сложной суммы, образованной слагаемыми разного энергетического значения, представленными отдельными видами. Внутри этой суммы без ее изменения вполне возможны весьма значительные колебания в величине отдельных слагаемых. При таком понимании биогеоценотического равновесия вид, индивидуум и их количество теряют свое значение. Энергетическая роль организмов определяется в первую очередь химическим составом вещества и его массой...

<...>

Величина организмов, их масса и количество индивидуумов каждого вида определяет общую массу видового вещества на единицу площади.

Количество индивидуумов, приходящееся на единицу площади, без значения их массы не может полностью осветить значение организма: роль одного и того же числа мелких и крупных растений или животных, конечно, весьма различна.

Наблюдаемое в настоящее время стремление при изучении закономерностей в распределении и расселении организмов опереться на определенные их количества на единицу площади несомненно является крупным достижением, но недостаточно, так как дает несравнимые числа. Определение среднего веса организмов, на котором настаивает В.И. Вернадский², приобретает поэтому исключительное значение.

² См.: Вернадский В.И. Биосфера. Л., 1926.

Путем перемножения среднего веса организма (m) на их количество (N) получаем массу видового вещества на единицу площади $M = mN$.

Зная калорийность единицы массы живого вещества (q), мы легко определяем для каждого вида энергетическое значение живого запаса энергии: $Q = qM$.

<...>

Количество индивидуумов какого-либо фитофага, могущих жить на единице площади при сохранении постоянным живого запаса вещества, зависит от количества трансформируемой за год энергии аутоτροφной частью биоценоза, от количества съедаемой и вытаптываемой за день живой аутоτροφной массы и от числа дней, в течение которых животные питаются. Так как количество съедаемой животными пищи является функцией его массы, то очевидно, и число индивидуумов находится в функциональной связи с массой.

В случае более сложном, когда мы имеем несколько видов растений и несколько видов животных фитофагов на единицу площади, формула равновесия соответственно усложняется:

$$\sum Q_{A(x)} = \sum Q_{P(y)} = \sum Q_{R(1)} + \sum Q_{R(2)},$$

сумма может сохранять свое значение при любом числе слагаемых, но чем больше слагаемых, тем, очевидно, будет меньше их число.

Таким образом, число индивидуумов каждого вида на единицу площади будет меняться в зависимости от числа видов соответствующего трофического ряда, причем, тем больше может быть индивидуумов на единицу площади, чем меньше видов входит в состав трофического ряда при сохранении, конечно, прочих условий равными.

Понятно также, что большее количество видов аутоτροφной части в сложном биоценозе будет обуславливать большее количество видов фитофагов, так как не все виды аутоτροφной части одинаково пригодны в пищу фитофагам.

Соотношения между трофическими рядами гетеротрофной части аналогичны... соотношениям между растениями и фитофагами. <...>

Представляет, по-моему, совершенно исключительный интерес подвергнуть биоценотическое равновесие количественному исследованию именно с энергетической стороны, так как эта сторона составляет, несомненно, основу всех прочих от нее зависящих явлений. Так как масса видового вещества на единицу площади наиболее соответствует энергетическому его значению, то для выяснения закономерностей в динамическом равновесии биоценозов определения массы видового вещества имеют особенно большое значение.

Помимо указанных выше закономерностей, выражающихся в пропорциональности между массами трофических рядов, в постоянном сред-

нем годовом балансе, в соотношении между массой и числом индивидуумов и т.д., – закономерностей, установленных нами пока на основании чисто теоретических рассуждений и потому требующих эмпирических подтверждений, при ближайшем изучении биоценозов путем анализа массы видового вещества будут установлены многие другие закономерности.

Так, уже рекогносцировочные исследования, поставленные мной год тому назад, установили интересное соотношение между растительной и животной массами. Оказалось, что быстрое нарастание растительной массы травянистого биоценоза суходольного луга в июне и июле с первой декады августа заменяется резким падением ее в августе и сентябре, между тем как животная масса неуклонно увеличивается в августе и в первые две декады сентября. Получается такое впечатление, будто аутотрофная половина биоценоза успевает уйти в своей массе от поедающей ее гетеротрофной половины путем быстрой трансформации энергии в первую половину лета. Закончив вегетацию, растения гибнут, подвергаясь уничтожению гетеротрофными организмами, уже закончив годичный цикл развития, сохраняя тем самым свой нормальный годовой запас живого вещества. Сильное развитие животной массы в конце лета оказывается безопасным для равновесия – животные поедают или живой, или мертвый растительный остаток ($Q_{R(1)}$ или $Q_{R(2)}$). Такие же закономерности замечаются и между другими трофическими рядами.

Изучение динамики массы видового вещества в биоценозах, несомненно, даст в будущем ряд интересных обобщений^С. Определение среднего веса организмов приобретает поэтому особенное значение.

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^А *Статья приводится с сокращениями в соответствии с публикацией в журнале "Природа" (1991, № 12).*

^В *См. «Комментарии составителя» (С) к работе Г.Ф. Гаузе об ином теоретическом подходе к описанию конкуренции и хищничества (математическая теория трофической конкуренции, МТТК). Отсюда следует, что Станчинский (а за ним и Р. Линдеман) предвосхитил и этот подход.*

^С *Назовем лишь одну классическую работу Г. Одума (Odum, 1973).*

Odum H. Energy, ecology and economics // *Ambio*. – 1973. – V. 2(6). – P. 220-227.

Р. Линдеман¹

ТРОФИКО-ДИНАМИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ЭКОЛОГИИ

¹ Lindeman R.L. The trophic-dynamic aspect of ecology // Ecology. – 1942. – V. 23. – № 4. – P. 399-418. (Пер. с англ. Ю.С. Пашкова, В.И. Сафонова и Г.С. Розенберга.)

Линдеман Р.Л. Трофико-динамическое направление в экологическом исследовании // Успехи совр. биол. – 1943. – Т. 16. – Вып. 5. – С. 552-570. (Пер. с англ. В.В. Алпатова.)



Раймонд Линдеман (Raymond Laurel Lindeman; 1915-1942) — американский гидробиолог и эколог.

Трофико-динамический подход, который был развит в ставшей классической статье о потоках энергии в экосистемах, уже через год переведенной у нас в стране, сводится к тому, что «...биотическое сообщество составляет единое целое с неорганическими условиями, приуроченными к общему пространству. Первостепенную роль в поддержании подобного единства играют трофические связи, которые не ограничиваются рамками одного только сообщества, но включают процессы, которые происходят в физико-химической среде» (Новиков, 1980, с. 164). Еще раз подчеркнем, что в 1931 г. сходные положения были описаны В.В. Станчинским. Это была только шестая публикация Линдемана, но он ее уже не увидел...

Новейшие достижения в изучении пищевых циклов в водной среде влекут за собой переоценку некоторых экологических положений^А. Количественное изучение продуктивности дает основание сформулировать некоторые трофические (пищевые) принципы, которые применительно к сукцессионным сериям по-новому освещают динамику экологических сообществ.

Учение о «сообществах»

Исторический обзор основных позиций синэкологических исследований позволяет наметить следующие три уровня: 1) уровень синтетических исследований распределения видов, 2) уровень динамики распределения видов с подчеркиванием явлений смены биоценозов и 3) уровень динамики пищевых отношений.

В соответствии с каждой из первых двух точек зрения ботаник может рассматривать озеро состоящим из отдельных растительных сообществ, как то: прибрежных полузатопленных, плавающих листовых растений, погруженных, придонных, фитопланктона. Из них некоторые могут считаться достигнувшими «климакса» (Tutin, 1941). Находящихся в составе сообщества животных приходится оценивать как «биотический фактор» по отношению к растениям, причем первые стремятся ограничить или изменить сообщество водных растений.

С другой стороны, для узко воспринимающего явления зоолога озеро представляется состоящим из животных сообществ, грубо совпадающих с растительными сообществами, хотя «"находящиеся в сообществе растения" расцениваются, лишь как часть среды существования животного сообщества»².

Более широкий биоэкологический подход к изучению и распределению видов заставляет думать, что растения и животные в одинаковой мере являются членами ограниченных «биотических» сообществ, вроде планктонного сообщества, «бентосного» и т.д. Члены такого сообщества взаимодействуют друг с другом («коагируют») и отвечают на воздействия ок-

² Термин «местообитание» (habitat) употребляется некоторыми экологами (Clements, Shelford, 1939; Haskell, 1940, Park, 1941) как синоним слова «среда» (environment) в обычном смысле, так, как он применяется и здесь. Парк отмечает, что большинство биологов под словом «местообитание» подразумевают «просто место или нишу, которую занимают в природе животное или растение» в смысле распределения видов. С другой стороны, Хаскелл и, по-видимому, также Парк пользуются термином «окружающая среда» как синонимом слова «космос». Надо надеяться, что в скором времени биологи придут к соглашению относительно употребления этих основных терминов.

ружающей среды – реагируют (Carpenter, 1939, 1940; Clements, Shelford, 1939; Park, 1941). Коакция и реакция расцениваются зоологами как динамические механизмы сукцессий. Трофико-динамическая точка зрения, на которой стоит автор настоящей статьи, подчеркивает тесную связь пищевых или энергетических отношений в пределах элементарного сообщества с процессом сукцессии. С этой точки зрения, которая приближается к биогеохимическому подходу Вернадского (Hutchinson, Wollack, 1940) и экологическому Фридерихса (Friederichs, 1930), озеро представляет собой первичную правомочную экологическую единицу, так как все более мелкие «сообщества», упомянутые выше, зависят от других составных частей пресноводного пищевого цикла (рис. 1) в самом своем существовании.

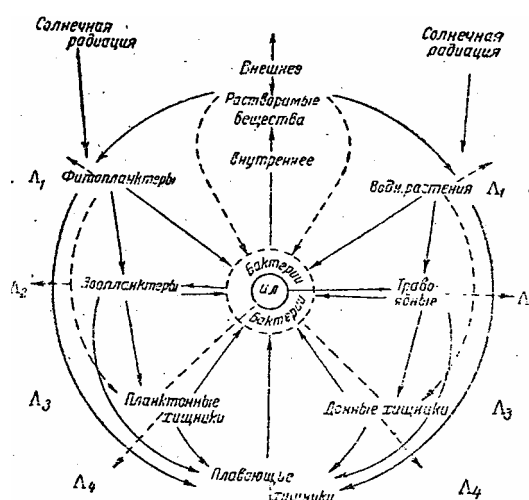


Рис. 1. Обобщенное представление пищевого цикла озерной экосистемы.

При дальнейшем продумывании значения пищевого цикла приходишь к убеждению, что неестественно и произвольно проводить границу между живыми организмами, как частью «биотического сообщества», мертвыми организмами и неорганическими пищевыми запасами, как частью внешней среды. Трудность разграничения на *живое сообщество* и *неживую среду* можно продемонстрировать на примере рассмотрения медленно отмирающих водных растений, покрытых перифитоном, элементы которого так же непрерывно отмирают. На рис. 1 видно, что большая часть неживого рождающегося ила быстро переходит через «растворимые пищевые вещества» обратно в «живое сообщество».

Непрерывно идущий органико-неорганический круговорот пищевого вещества так тесно скомпонован, что было бы насилием даже на таком примере, как озеро, подчеркивать «биологический» момент в общей системе основного функционального характера.

Эта точка зрения, по-видимому, была впервые высказана Тинеманном (Thienemann, 1918) в результате его обширных работ по лимнологии в Северной Германии. Олли (Allee, 1934) высказывает сходную мысль: «Картина, которая в итоге возникает... является чем-то вроде надорганизменного единства не только слагающих сообщество животных и растений, но и единства организмов со средой. Такая концепция лежит в основе термина "экосистема", предложенного Тэнсли (Tansley, 1935) для обозначения элементарной экологической единицы»³.

Тэнсли отвергает термины «сложный организм» и «биотическое сообщество» и пишет^B: «Но есть более фундаментальная концепция, как мне кажется, это *целостная система* (в физическом смысле), включающая не только комплекс организмов, но и комплекс физических факторов, формирующих, как мы говорим, окружающую среду биома... Сформированные таким образом системы, с точки зрения эколога, – основные природные единицы на лике Земли... Эти *экосистемы*, так мы можем их назвать, имеют различный вид и размеры. Они образуют одну категорию из множества физических систем мироздания, которые ранжированы от вселенной в целом до отдельного атома». Далее Тэнсли переходит к объединению экосистем в категорию порядка «биома» (Clements, 1916), но отмечает, что этот [последний] термин может быть употреблен в общем смысле, как употребляется слово «сообщество»^C. Формально *экосистемой* следует называть систему, сложенную из физико-химических и биологических процессов, действующих в пределах временно-пространственных единиц любого размера, т.е. биотическое сообщество *плюс* его неживое окружение. По мнению автора, концепция экосистемы является основной для истолкования данных динамической экологии.

Трофическая динамика.

Качественные соотношения пищевых циклов

Несмотря на то, что уже много столетий известны некоторые стороны пищевых соотношений, до сих пор многие процессы в пределах экосистем остаются плохо выясненными. Основным процессом пищевой динамики является перенос энергии с одной части экосистемы в другую. Все проявления и, в частности, вся жизнь в экосистеме зависит от использова-

³ Экологическая система, слагаемая из биоценоза + биотопа, была названа Фридерихсом (Friederichs, 1930) «голоценом», а Тинеманном (Thienemann, 1930) – «биосистемой».

ния внешнего источника – энергии солнечной радиации. Часть этой падающей энергии превращается в процессе фотосинтеза в тела живых организмов. На языке экономики сообществ, предложенном Тинеманном (Thienemann, 1926), автотрофные организмы являются организмами-*продуцентами*, которые потребляют энергию, полученную в итоге фотосинтеза, для построения сложных органических из простых неорганических веществ.

Таким образом, накапливаются большие резервы живого вещества, хотя растения и теряют часть этой потенциальной энергии в процессе катаболизма. Животные и гетеротрофные растения – организмы-*консументы* живут на резервах потенциальной энергии, окисляя значительное количество потребленных веществ для освобождения кинетической энергии, нужной для обмена веществ, и используя остаток для превращения в сложные химические комплексы их собственного тела. В результате отмирания каждый организм представляет собой потенциальный источник энергии для сапрофитных организмов (питающихся непосредственно мертвыми тканями), которые в свою очередь могут стать источниками энергии для следующих категорий консументов^D. Гетеротрофные бактерии и грибки, представляющие собой наиболее мощное сапрофитное потребление энергии, могут быть условно отграничены от животных-консументов в качестве *редуцентов* [разлагателей]⁴ органического вещества. Ваксман (Waksman, 1941) предположил, что некоторых бактерий можно тоже характеризовать как трансформаторов органических и неорганических соединений. Комбинированное действие животных-консументов и бактериальных декомпозиторов стремится к рассеянию потенциальной энергии органических веществ, превращая их в неорганическое состояние. Из этого неорганического состояния автотрофные растения могут еще раз использовать растворенные пищевые вещества для синтеза сложных органических соединений, заканчивая, таким образом, пищевой цикл.

Тщательное изучение пищевых циклов позволяет обнаружить сложную картину кормовых предпочтений и замен, в основе которых лежат определенные закономерности; диаграмма пищевых циклов на рис. 1 является попыткой изобразить эти закономерности. Как правило, хищники менее специализированы в отношении кормовых привычек по сравнению с их жертвами. Экологическая значимость этого положения была, по-видимому, впервые обнаружена Элтоном (Elton, 1927). Он подверг обсуждению вопрос о действии этой закономерности на переживание жертвы, а также роль этого переживания, позволяющего в свою очередь выживать хищнику

⁴ Тинеманн (Thienemann, 1926) предложил термин «редуценты» для гетеротрофных бактерий и грибов, однако этот термин заставляет думать о том, что разложение идет исключительно по линии химического восстановления, а не окисления, чего нет на самом деле. Предлагаемый здесь термин «декомпозиторов» («разлагателей») является более правильным.

в тех случаях, когда его добыча встречается в массовых количествах лишь время от времени. Эта способность хищников, стремящаяся более высокие трофические уровни пищевого цикла делать менее дискретными, чем более низкие уровни, еще больше увеличивает трудности анализа энергетических отношений в этой части пищевого цикла и может также приводить к «сокращению (укорочению) пищевого цикла».

Основные вариации пищевых циклов в разных экосистемах можно наблюдать при сравнении пресноводного и наземного циклов. Хотя растворимые питательные вещества в озерных водах и в иле прямо соответствуют таковым в почве, аутотрофные продуценты существенно отличаются по форме. В число пресноводных продуцентов входят водные макрофиты, у которых поддерживающие ткани развиты плохо, а также микрофиты фитопланктона, которые в больших озерах являются доминирующими продуцентами органического вещества. Наземными продуцентами являются преимущественно многоклеточные растения, содержащие много клетчатки и лигнина в различных типах опорных тканей. Наземные травоядные, принадлежа к большому числу специализированных пищевых групп, являются первичными консументами (в смысле Jасot, 1940) органического вещества; эти группы соответствуют «пасущимся» животным водных экосистем. Наземные хищники могут быть разбиты на более отдаленные (вторичные, третичные, четвертичные и т.д.) группы консументов в зависимости от того, питаются ли они травоядными или другими хищниками; они грубо соответствуют донным хищникам в озере. Бактериальные и грибные декомпозиторы в наземных системах скапливаются в гумусовом слое почвы; в озерах, где над «почвой» стоит вода, разложение идет как в воде, в которой медленно оседают органические частички, так и в донной «почве». Питательные соли при их освобождении могут быть вновь использованы аутотрофными растениями обеих экосистем. Изумительное отсутствие наземных жизненных форм, аналогичных планктонным организмам⁵ (рис. 1), указывает на то, что наземный пищевой цикл, по существу, является «монокличным» с макрофитами-продуцентами, а пресноводный цикл может расцениваться как «бициклический».

Морской цикл, в котором планктонные организмы являются, по существу, единственными серьезными продуцентами, должны считаться однокликом с микрофитом как продуцентом. Относительное недоразвитие массивных опорных тканей у планктонных форм и быстрое заканчивание

⁵ Франсе (Francé, 1913) развил понятие об «эдафоне», в котором представлены почвенные макроорганизмы, в качестве эквивалента водному планктону. Это понятие, по-видимому, имеет много приверженцев в США. Автор настоящей статьи считает, что эта аналогия ошибочна, так как эдафон, не имея совершенно продуцентов, представляет лишь зависимую побочную цепь наземного цикла. Эдафон, скорее, можно сопоставить с пресноводным микробентосом, чем с планктоном.

их жизненного цикла сильнейшим образом влияют на специфическую продуктивность наземных и водных организмов. Общая «выпуклость» наземных систем при противопоставлении ее «вогнутости» водных систем есть причина разительной разницы в питании и сукцессиях, о чем в дальнейшем мы будем говорить особо.

Продуктивность

Определения. Количественная сторона трофической экологии обычно выражается в единицах продуктивности соответствующих пищевых групп. Сама же продуктивность определяется довольно приблизительно как общая скорость размножения (Riley, 1940 и др.) и может быть приложена к любой пищевой группе данной экосистемы. Проблема продуктивности в ее отношении к биотической динамике подверглась критическому анализу Хатчинсоном в его новой книге о лимнологических проблемах (Hutchinson, 1942). Приведем два абзаца из главы этой книги "Динамика озерного биоценоза" (lake biota). Он пишет: «Динамика озерного биоценоза излагается здесь в первую очередь как проблема переноса энергии, а именно как биотическое использование солнечной энергии, падающей на поверхность озера. Часть этой энергии в процессе фотосинтеза превращается в тела фитопланктонных организмов, представляющих собой запас энергии, обозначаемый буквой Λ_1 (первый уровень). Часть этих фитопланктонов съедается зоопланктонами (запас энергии Λ_2), которые в свою очередь будут съедены планктонными хищниками (запас энергии Λ_3).

Различные последовательные уровни (т.е. стадии⁶) пищевого цикла, как видно, имеют различные запасы энергии (Λ_1 , Λ_2 , Λ_3 и т.д.). Рассматривая любой Λ_n уровень пищевого цикла, можно сказать, что энергия поступает на этот уровень и его покидает. Следовательно, скорость изменения запаса энергии Λ_n может быть разделена на положительную и отрицательную часть $\frac{d\Lambda_n}{dt} = \lambda_n + \lambda_n'$, где λ_n , по определению, положительна и представляет собой скорость поступления энергии от Λ_{n-1} (предыдущий уровень) на Λ_n , в то время как λ_n' является отрицательной и представляет собой сумму скорости энергии, убывающей с уровня Λ_n , и скорости запаса энергии, передаваемого следующему уровню Λ_{n+1} . Величиной, нас интересующей, главным образом, является величина λ_n , которая может быть определена как истинная *продуктивность* уровня n . На практике надо пользоваться средними скоростями на протяжении определенного времени в качестве приближений к средним скоростям $\lambda_0, \lambda_1, \lambda_2$ и т.д.»

⁶ Термин «стадия», хотя он в некотором отношении более удобен, чем термин «уровень», не может быть использован в применении к трофике, так как он уже получил широкое применение к сукцессиям.

На следующих страницах мы подвергнем обсуждению количественное соотношение следующих продуктивностей: λ_0 (скорость поступления солнечной радиации), λ_1 (скорость продукции фотосинтеза), λ_2 (скорость первичного или травоядного потребления), λ_3 (скорость вторичного потребления), λ_4 (скорость третичного потребления). Общее количество органических тел, образовавшихся в течение года, для любого уровня Λ_n , которое обычно обозначается как «годовой урожай», фактически представляет собой величину, в которую не введены поправки на рассеяние энергии в результате: 1) дыхания, 2) хищничества и 3) посмертного разложения. Рассмотрим теперь количественную сторону этих потерь.

Поправки на дыхание. Количество энергии, теряемой с пищевого уровня в результате катаболических процессов (дыхание), сильно варьирует на различных стадиях жизненной истории индивидов, на различных уровнях пищевого цикла и для различных по температуре сезонов. В показателях годовой продуктивности, однако, индивидуальные отклонения погашаются и можно легко наблюдать отличия в дыхании пищевых групп.

Из литературы можно извлечь много указаний на среднее дыхание фотосинтезирующих продуцентов. Для наземных растений величины колеблются от 15% (Pütter, Spoehr, 1926) до 43% (Lundegardh, 1924) в различных условиях существования. Для водных продуцентов (ряска) Хикс (Hicks, 1934) приводит коэффициент около 15% для определенных условий. Вимпенни (Wimpeny, 1941) сообщает, что дыхательный коэффициент для морских продуцентов в полярных областях (диатомеи), по-видимому, гораздо ниже, чем для более сходных с животными продуцентов (перидиниевые и кокколитофориды) теплых морей. В связи с этим Вимпенни показал, что температура вообще, по-видимому, является важным фактором, реагирующим на дыхательный коэффициент. Джудэй (Juday, 1940) на основании многочисленных опытов, проведенных совместно с Маннингом (Manning) и другими сотрудниками над дыханием фитопланктона на Форелевом озере (Troutlake, Wisconsin), приходит к выводу, что при средних условиях эти продуценты тратят около 1/3 органического вещества, ими синтезируемого, на процессы дыхания. Этот коэффициент в 33%, по-видимому, является наиболее точным.

Данные о дыхании первичных водных консументов сообщаются в высшей степени поучительной работе Ивлева (1939а) об энергетических соотношениях у *Tubifex*.

При помощи остроумной методики этот автор определял в калориях энергию ассимиляции и роста в 11 сериях опытов. Пользуясь его средними, можно сделать следующие подсчеты: *ассимиляция* (16,77 кал) – *рост* (10,33 кал) = *дыхание* (6,44 кал). Отсюда дыхание в процентах роста дает коэффициент $\frac{6,44}{10,33} = 62,3\%$. В качестве проверки по росту этих червей полу-

чаем коэффициент $\frac{\text{рост}}{\text{ассимиляция}} = 61,7\%$. Эта величина близка к классическим подсчетам Нидгэма (Needham, 1931, III, с. 1655) применительно к эмбрионам: эффективность всех развивающихся эмбрионов лежит между 60 и 70 и независима, в пределах биологически допустимых, от влияния температуры. Можно сделать вывод, что черви росли при почти максимальной эффективности, так что приведенный выше дыхательный коэффициент является почти минимальным. При отсутствии других данных мы с приближением можем принять цифру 62 в качестве лучшего, из имеющихся у нас, коэффициента дыхания для водных травоядных животных.

Дыхательный коэффициент для водных хищников может быть с [известным] приближением взят из другого важного исследования Ивлева (1939b) по превращению энергии у хищных годовиков карпа. Обработывая данные Ивлева таким же образом, как это сделано нами выше, получаем, что *захват пищи* (1829 кал) – *выделение экскрементов* (454 кал) = *ассимиляция* (1375 кал) и *ассимиляция* – *рост* (573 кал) = *дыхание* (802 кал). Отсюда, выражая дыхание в величинах, характеризующих рост, получаем $\frac{802}{573} = 140\%$, т.е. гораздо более высокий коэффициент, чем для первичного

консумента *Tubifex*. Грубой проверкой этого коэффициента могут служить данные по росту годовиков рыбы *Lepomis cyanellus* (Moore, 1941). Здесь дыхательный коэффициент в отношении роста получается равным 120%, что указывает на то, что рыбки росли более эффективно, чем рыбы, изученные Ивлевым. Если считать, что максимальная эффективность наблюдается тогда, когда $\frac{\text{рост}}{\text{ассимиляция}} = 60 - 70\%$ (АЕЕ Нидгэма [Needham, 1941]),

то показатель АЕЕ, по данным Мура (около 50%), указывает на то, что минимальный дыхательный коэффициент в отношении роста для некоторых видов рыб может падать до 100%. Данные Томпсона (Thompson, 1941) указывают на минимальный дыхательный коэффициент для молодого экземпляра черного окуня *Huro salmoides* – меньше 150% при $t^0 = 21^0\text{C}$. На коэффициент влияет степень ассимиляции заглотанной пищи (гольяны). Крог (Krog, 1941) установил, что хищные рыбы имеют более интенсивное дыхание, чем более вялые травоядные рыбы. Так, щука *Esox* при состоянии покоя при 20^0C дает дыхание, в 3,5 раза превышающее таковое у карпа *Cyprinus*. Форма кривой роста для рыб (Hile, 1941) указывает на то, что дыхательный коэффициент рыб гораздо выше к концу их нормального предела жизни.

Поскольку величины, вычисленные по данным Ивлева (см. выше), основаны на более обширных материалах, чем таковые Мура, то будем принимать пока цифру около 140% за среднюю величину для дыхательного коэффициента водных хищников.

Если принять во внимание, что хищники обычно более активны, чем их травоядная добыча, в свою очередь более активная, чем растения, которыми они питаются, то не покажется удивительным тот факт, что дыхание в отношении к росту растет прогрессивно: у продуцентов (33%), у первичных консументов (62%) и вторичных консументов (>100%). Эта разница, возможно, отражает пищевой принцип весьма широкого приложения: процент потери энергии через дыхание прогрессивно увеличивается на более высоких уровнях пищевого цикла.

Поправки на хищничество. При обсуждении потерь от хищничества на каждом уровне наиболее удобно начать с наивысшего уровня Λ_n . В механически совершенной пищевой цепи, состоящей из органически расчлененных уровней, эта потеря в итоге хищничества равна нулю. Так как в природе нет естественных пищевых цепей такого строения, можно предполагать наличие «каннибализма» в пределах этого примерного уровня, а следовательно, фактическая потеря по хищничеству от Λ_n будет несколько выше нуля. Потеря от хищничества уровня Λ_{n-1} представляет собой общий запас ассимилируемой энергии, перешедшей на более высокий уровень (т.е. истинная продуктивность λ_n), плюс количество энергии, находящейся в убитом веществе, но не ассимилированном хищником. Об этом речь будет в следующем разделе. Потери от хищничества с уровня Λ_{n-2} точно так же представляют собою общий запас ассимилируемой энергии, переходящей на следующий уровень (т.е. Λ_{n-1}), плюс сходная поправка на неусвоенный материал, как это следует из данных табл. 2 и 3. Различные группы паразитов отчасти могут быть сравнены с хищниками, однако подробности их энергетических отношений пока еще совсем не выяснены, а потому не могут быть включены в этот предварительный обзор.

Поправка на разложение. Согласно принципу Ле-Шателье, ни с какого пищевого уровня не может быть целиком извлечена энергия организмом, на нем питающимся. В дополнение к энергии, представленной переживающими организмами, включенными в «годовой урожай», много энергии содержится в «умерщвленных» тканях, которые хищники не в состоянии переварить и усвоить. Средние коэффициенты непереваренных тканей, основанные на калорифмических эквивалентах фракции грубых волокон химических анализов Бирджа и Джудэй (Birge, Juday, 1922) таковы: наннопланктон – около 5%, планктонные водоросли – 5-35%, созревшие водные растения – около 20%, первичные консументы – около 10%, вторичные консументы – около 8%, хищные рыбы – около 5%. Поправки для наземных продуцентов будут, конечно, гораздо выше.

Хотя эти данные далеко не достаточны для обобщений, все же они подсказывают мысль о большей переваримости более высоких пищевых уровней, особенно для донных обитателей водного цикла. Потери энергии в результате преждевременной смерти не от хищников обычно приходится оставлять без внимания, так как их очень трудно учесть и в нормальных

условиях они, вероятно, представляют собой лишь незначительную часть годичной продукции. На основании только что сказанного приведенные выше коэффициенты разложения должны считаться, соответственно, минимальными.

В случае гибели не от хищника каждый организм является потенциальным источником энергии для бактериальных и грибных сапрофитов, которые своими продуктами обмена доставляют простые неорганические и органические растворенные вещества для фотосинтезирующих продуцентов. Сапрофиты могут служить также источником энергии для консументов, входя существенным звеном в нормальную диету травоядных (Zobell, Feltham, 1938). Жако (Jacot, 1940) считал животных копрофагов и питающихся сапрофитами «низшими» первичными консументами, однако автор настоящей статьи полагает, что при теперешнем уровне количественные подразделения первичных консументов нерациональны.

Приложение. Значение этих теоретических расчетов энергии может быть продемонстрировано на анализе трех экосистем, для которых имеются опубликованные итоговые данные (табл. 1).

Таблица 1

Продуктивности пищевых групп трех экосистем, не исправленных на дыхание, хищничество и разложение, г-кал/см²/год (по Бруевич, 1940; Джудэй, 1940; Линдеман, 1941в)

	Каспий- ское море	Озеро Мендота	Озеро Цедар-Бог
Фитопланктеры: Λ_1	59,5	299	25,8
Фитобентос: Λ_1	0,3	22	44,6
Зоопланктеры: Λ_2	20,0	22	6,1
Бентосные травоядные: Λ_2	20,6	1,8*	0,8
Бентосные хищники: Λ_3	20,6	0,9*	0,2
Планктонные хищники: Λ_3			0,8
Промысловые рыбы: $\Lambda_3 (+\Lambda_3?)$	0,6	-	0,3
Карп: $\Lambda_3 (+\Lambda_2?)$	0,0	0,2	0,0
Рыбы-охотники $\Lambda_4 + \Lambda_3?$	0,6	0,1	0,0
Тюлени: Λ_5	0,01	0,0	0,0

* На основании допущения, что 2/3 данной фауны являются травоядными (Juday, 1922).

Итоговый отчет Бруевича (1939) "О динамике живого вещества в Каспийском море" оставляет желать лучшего, так как он не разбивает дон-

ных животных на их относительные пищевые уровни. Кроме того, Бруевич не объясняет, каким путем он вычислял годовую продукцию фитопланктона; автору настоящей статьи по теоретическим соображениям она представляется сильно заниженной. Далее его данные приведены в тысячах тонн сухого веса для Каспия в целом и должны быть пересчитаны в калории на квадратный сантиметр поверхности. Данные для оз. Мендота (штат Висконсин) взяты непосредственно из общей сводки исследований Джудэй (Juday, 1940) по продуктивности этого евтрофного озера. Данные оз. Цедар-Бог (штат Миннесота) получены на основании четырехлетних исследований автора по динамике пищевого цикла (Lindeman, 1941b). Калорийные значения в табл. 1, представляющие годовую продукцию органического вещества, приведены без учета потерь энергии.

Поправка на потери энергии в результате дыхания, хищничества и разложения представляет в совсем другом свете относительные продуктивности пищевого уровня (табл. 2). Сопоставляя эти расчеты с расчетами для оз. Мендота (табл. 3), обнаруживаем, что последнее гораздо богаче по продуцентам и первичным консументам, чем оз. Цедар-Бог; в отношении же вторичных консументов продуктивность обоих озер примерно одного и того же порядка. Вычисляя суммарную продуктивность оз. Мендота, Джудэй (Juday, 1940) принял общую поправку в 500% к годовой продуктивности всех уровней консументов на «метаболизм», который, по-видимому, включает в себя как дыхание, так и хищничество.

Таблица 2

Данные по продуктивности оз. Цедар-Бог, исправленные по коэффициентам, выведенным в предыдущих разделах, г-кал/см²/год

Трофический уровень	Продуктивность без поправки	Дыхание	Хищничество	Разложение	Продуктивность исправленная
Продуценты: Λ_1	70,4 ± 10,14	23,4	14,8	2,8	111,3
Первичные консументы: Λ_2	7,0 ± 0,7	4,4	3,1	0,3	14,8
Вторичные консументы: Λ_3	1,3 ± 0,43*	1,8	0,0	0,0	3,1

* Сюда включена продуктивность мелких карповых рыб, водящихся в озере.

Таблица 3

Продуктивность для пищевого цикла оз. Мендота, исправленная по коэффициентам, выведенным в предыдущих разделах, г-кал/см²/год

Трофический уровень	Продуктивность без поправки	Дыхание	Хищничество	Разложение	Продуктивность исправленная	Продуктивность, исправленная по Джудэй
Продуценты: Λ_1	321*	107	42	10	480	428
Первичные консументы: Λ_2	24	15	2,3	0,3	41,6	144
Вторичные консументы: Λ_3	1**	1	0,3	0,0	0,3	6
Третичные консументы: Λ_4	0,12	0,2	0,0	0,0	0,3	0,7

* Хатчинсон доказывает, что эта цифра преувеличена и, вернее всего, не превышает 250.

** По-видимому, мелкие промысловые рыбы не вошли в одну из частей учета, сделанного Джудэй. В противном случае продуктивность вторичных консументов была бы выше.

Томпсон (Thompson, 1941) нашел, что «емкость» озера с преобладанием карпа и других рыб (в основном Λ_3) равняется 500% «емкости» таких озер, где живут рыбы-охотники (в основном Λ_4). Он считает, что здесь речь идет о целом дополнительном звене в пищевой цепи, так как обычно требуется 5 фунтов (2,25 кг. – Г.Р.) пищи для того, чтобы выкормить 1 фунт рыбы. Эти высокие «обменные потери» свойственны третичным и четвертичным хищникам при известных природных условиях, тогда как по данным приведенных выше физиологических опытов получаются гораздо более низкие дыхательные коэффициенты. Даже если принять поправки на хищничество и разложение, то и тогда итоговые данные по продуктивности окажутся меньше половины данных, получаемых при пользовании коэффициентами Джудэй. После того как мы показали, что необходимые поправки меняются прогрессивно для разных пищевых уровней, становится вероятным, что джудэйский «коэффициент обмена» слишком велик для первичных и вторичных консументов.

Биологическая эффективность

Количественные соотношения уровня пищевого цикла можно выразить в виде показателя эффективности по отношению к более низким уровням. По Хатчинсону (Hutchinson, 1942), эффективность продуктивности любого уровня (Λ) относительно продуктивности любого предыдущего уровня (Λ_m) вычисляется по формуле $\frac{\lambda_n}{\lambda_m}$. Если солнечную энергию, падающую на экосистему, принять за λ_0 , то эффективности всех уровней могут быть отнесены к этой величине λ_0 . Вообще же наиболее интересные эффективности вычисляются по отношению к предыдущему уровню продуктивности, а именно по формуле $\frac{\lambda_n}{\lambda_{n-1}} \cdot 100$. Их можно называть *прогрессивными эффективностями* разных уровней пищевого цикла и считать показателями, дающими для каждого уровня степень использования его потенциального запаса пищи или источника энергии. Далее будет идти речь именно об этих показателях. Надо помнить, что эффективность и продуктивность не синонимы. Последняя является показателем скорости (в единицах, здесь взятых – кал/см²/год), а первая – отношением, т.е. числом отвлеченным.

Прогрессивные эффективности, приведенные в табл. 4, вычислены по данным табл. 2 и 3. Сравнить два озера не представляется возможным ввиду некоторых неясностей касательно оз. Мендота. Для оз. Цедар-Бог мы имеем постепенное увеличение эффективности от 0,1% до 22,3%. Неисправленная эффективность в $37,5 \pm 3,0\%$ для третичных консументов (для весовых отношений «плотоядных» и «кормовых» рыб в прудах Алабамы) указана в работе (Swingle, Smith, 1940). Это дает основание думать, что консументы на более высоких уровнях пищевого цикла более эффективно используют их запас пищи.

С первого взгляда, мысль о повышенной эффективности в более высоких группах консументов противоречит предыдущему выводу о том, что потери энергии в результате дыхания прогрессивно увеличиваются на более высоких уровнях пищевого цикла. Однако это противоречие устраняется тем обстоятельством, что повышенная активность хищников существенно увеличивает шансы встретить подходящую добычу. Предельным выражением таких противоречивых принципов может быть весьма невероятный случай с хищником, который истощает самого себя в результате полного уничтожения своей добычи. Элтон (Elton, 1927) указал, однако, на то, что пищевые циклы редко состоят больше, чем из пяти пищевых уровней. Помимо других причин, это ограничение в существенной мере зависит от повышения дыхания в последовательных уровнях хищников параллельно с повышением эффективности хищничества.

Таблица 4

**Продуктивности и прогрессивные эффективности
пищевых цепей двух озер, г-кал/см²/год**

Трофический уровень	Оз. Цедар-Бог		Оз. Мендота	
	продуктив- ность	эффектив- ность, %	продуктив- ность	эффектив- ность, %
Радиация	118,872	-	118,872	-
Продуценты: Λ_1	111,3	0,1	480*	0,40
Первичные консум- менты: Λ_2	14,8	13,3	41,6	87
Вторичные консум- менты: Λ_3	3,1	22,3	2,3**	5,5
Третичные консум- менты: Λ_4	-	-	0,3	13,0

* По-видимому, слишком высока: см. примечание к табл. 3.

** По-видимому, слишком низка: см. примечание к табл. 3.

По мнению Вимпенни (Wimpenny, 1941), повышение температуры понижает отношение консумента к продуценту, по-видимому, потому, что, как ему кажется, «ускорение жизненных процессов» у консументов при повышении температуры идет более быстро, чем у продуцентов. Он ссылается на данные Ломана (Lohmann, 1912) по относительным числам (не биомассе) протофитов, протозоев и метазоев в центрифужном планктоне «холодных» морей (741 : 73 : 1) и в тропических зонах (458 : 24 : 1). Так как при этом сам Вимпенни подчеркивает, что многие метазойные планктеры к полюсам увеличивают свои размеры, то приведенные соотношения оказываются недостаточно убедительными. Данные табл. 4 по оз. Цедар-Бог с более высокой среднегодовой температурой, по-видимому, находятся в противоречии с приведенным выше обобщением Вимпенни.

Элтоновская пирамида

На отношения уровней пищевой цепи друг к другу и к структуре сообщества проливает яркий свет открытие Элтоном (1927) значения размеров и численности животных в экосистеме. Как правило, начиная с первичных консументов разных размеров, имеется ряд расходящихся пищевых цепей, в которых хищники прогрессивно увеличиваются, а паразиты уменьшаются по сравнению с их хозяевами. Так как первичные консументы размножаются быстрее, чем более крупные вторичные, и таким образом

могут поддерживать существование последних, численность животных в начале пищевой зоны больше, чем в конце. Это и есть Элтоновская пирамида. На рис. 2 изображена такая пирамида для почвенной фауны Панамского тропического леса (Williams, 1941). Элтоновская пирамида может быть выражена также в единицах биомассы (Bodenheimer, 1938). Эколог, интересующийся человеком, вспомнит при этом, что плотность населения вегетарианцев-китайцев, например, гораздо выше, чем у более склонных к питанию мясом англичан^E.

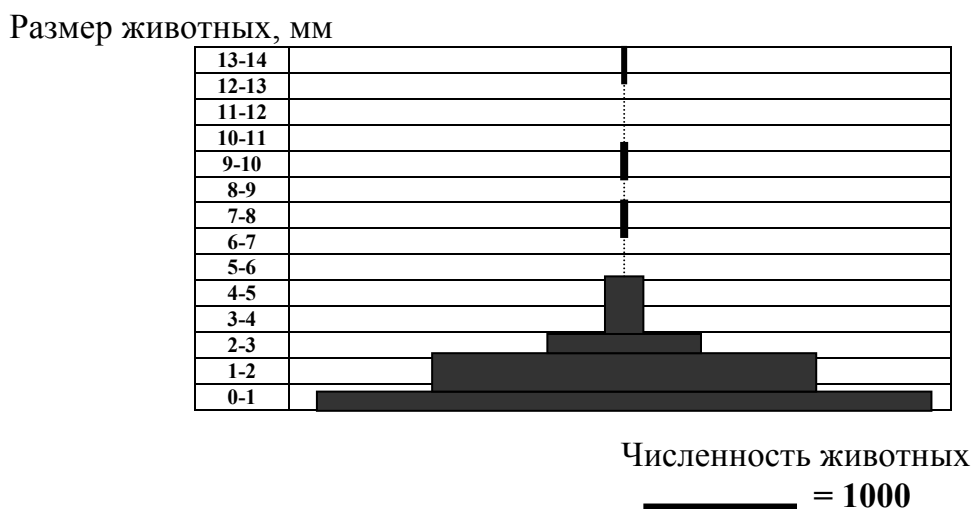


Рис. 2. Пирамида чисел Элтона для донных беспозвоночных водоема в тропическом лесу Панамы (по: Williams, 1941)

Соотношение высших уровней пищевого принципа Элтоновской пирамиды было по-новому выражено в показателях продуктивности Хатчинсоном следующим образом (не опубликовано): интенсивность продукции не может быть меньше и почти всегда будет больше, чем интенсивность первичного потребления, которое, в свою очередь, в таком же отношении стоит к вторичному потреблению, и т.д. Отношения энергии, согласно этому принципу, символически выражаются следующим образом: $\lambda_0 > \lambda_1 > \lambda_2 > \dots > \lambda_n$.

Трофическая динамика в сукцессии

Если брать какое-то время, то динамические процессы в пределах экосистемы ведут к изменению видового состава, свойств почвы и продуктивности. По Куперу (Cooper, 1926), смена есть наиболее яркий признак сукцессии. С трофико-динамической точки зрения сукцессия является процессом развития экосистемы, проявляющимся, в первую очередь, воз-

действием организмов на среду и друг на друга и приводящим к относительно стабильному состоянию равновесия.

Хорошо известно, что на начальных стадиях водной сукцессии (олиготрофия→евтрофия) продуктивность быстро растет; также очевидно, что заселение бесплодного земного пространства представляет собой подобное же увеличение продуктивности. На поздних стадиях сукцессий продуктивность нарастает более медленно. Как указывают Хатчинсон и Воллек (Hutchinson, Wollack, 1940), эти общие изменения в интенсивности продукции могут быть выражены в виде *S*-образной кривой, дающей грубое сходство с кривой роста организма или однородного населения.

Такой сглаженный логический рост, конечно, редко может быть встречен в естественных сукцессиях, за исключением случаев, когда бесплодные пространства развиваются прямо до типа растительного климакса при отступлении ледника. Большинство сукцессионных серий состоит из ряда *стадий* (четко различимые подразделения по Куперу), так что кривые роста их продуктивности дают волны, соответствующие степени четкости отдельных стадий. Присутствие стадий в пределах сукцессионного ряда очевидно представляет собой постоянное воздействие некоторых комбинаций ограничивающих факторов, которые, пока они управляются видимой сменой, стремятся к понижению роста продуктивности и к поддержке ее на более постоянном уровне. Это стремление к *равновесию стадий* в отношении продуктивности мы рассмотрим дальше.

Продуктивность водных сукцессий

Вследствие «вогнутости» субстрата озерная сукцессия внутренне осложнена притоком значительного количества питательных веществ зоны стока, окружающей озеро. Озеро постоянно начинает заполняться осадками, в основном органогенными, на которых начинают произрастать, стадия за стадией, сосудистые растения, пока не будет достигнут климакс. Сукцессионный процесс интересует нас здесь, в первую очередь, с точки зрения продуктивности.

Евтрофикация. Тинеманн (Thienemann, 1926) так сформулировал отношение озерных сукцессий к продуктивности. При олиготрофии, начальной фазе, продуктивность довольно низка и ограничена количеством растворенных в озерной воде питательных веществ. Кислород все время имеется в избытке; почти все синтезируемое органическое вещество может быть использовано в качестве животной пищи; из остатков при помощи бактерий выделяются растворимые питательные вещества. Олиготрофия характеризуется «разумным пищевым» циклом, с относительно высокой «эффективностью» популяции консументов. В результате увеличивающегося притока питательных веществ из окружающей водоем местности и повышения первичной продуктивности (λ_1) олиготрофия постепенно,

через мезотрофию, переходит в евтрофию, при которой продукция органического вещества (λ_1) превышает то, что может быть окислено (λ_1^1), путем дыхания, хищничества и бактериального разложения. Снабжение кислородом лишенной света подводной зоны (гиполимнион) падает, что приводит буквально к бедствию донную фауну, привыкшую к условиям олиготрофии.

На смену приходят организмы, специально приспособленные к выдерживанию временного анаэробноа, сопровождаемые анаэробными бактериями. Последние в период отсутствия перемешивания вод вызывают скорее процесс восстановления, чем окисление органического детрита. В итоге на дне озер накапливается полувосстановленный органический ил (*гиттия*). По мере того как кислородный запас становится фактором, ограничивающим продуктивность, начинает, соответственно, падать относительная эффективность групп консументов в утилизации синтезированного органического вещества.

Трактовка трофических механизмов, данная Тинеманном, недавно была подвергнута обсуждению Хатчинсоном (Hutchinson, 1941, 1942), который считает, что в этом явлении участвуют три фактора: 1) эдафический фактор, представляющий собой потенциальный пищевой запас (в первую очередь фосфор) в окружающем бассейн районе стока; 2) возраст озера при любой стадии, которая указывает степень использования запаса пищевых веществ, и 3) морфометрический характер данной стадии зависит одинаково от исходной морфометрии озерного бассейна и возраста озера, что, по-видимому, влияет на концентрацию кислорода в водной толще. По мнению Хатчинсона, истинная евтрофикация имеет место только в районах, хорошо снабженных питательными веществами, тогда как озера в других районах развиваются в «идеотрофические типы». Приток фосфора, по-видимому, весьма велик в начальных стадиях и гораздо больше, чем запас азота, если судить по весьма низкому отношению N/P в ранних отложениях (Hutchinson, Wollack, 1940). Считают, что значительная часть фосфора нерастворима и входит в состав такого минерала, как апатит, хотя, по-видимому, все же некоторая его часть растворима. Запасы доступного азота увеличиваются несколько медленнее, т.е. зависят в значительной степени от фиксации азота микроорганизмами в озере или в окружающей почве. Фотосинтетическая продуктивность (λ_1) возрастает, таким образом, весьма быстро на ранних стадиях, причем ее количественное значение для озер с одинаковыми эдафическими пищевыми запасами зависит от морфометрии (средняя глубина). Так как глубокие озера имеют более широкий диапазон глубин для фотосинтеза планктона, обилия кислорода и шансов для разложения планктонного детрита до оседания его на дне, они потенциально так же продуктивны, как мелкие озера, если выразить эту продуктивность в единицах поверхности.

Факторами, понижающими продуктивность глубоких озер, являются: **1)** более низкая температура для озер в целом и **2)** бóльшая концентрация питательных веществ в объеме освещенной «трофогенной» зоны озера. Во время евтрофикации в глубоком озере содержание фосфора в осадках падает, а азота поднимается, пока не установится N/P , равное примерно 40/1.

Разложение органического вещества предположительно всегда освобождает некоторое количество фосфора и азота. В известных пределах, чем больше органического вещества, тем легче идет такая регенерация. Весьма вероятно, что существенную роль в этом процессе играют бентосные животные и ионный обмен (Hutchinson, 1942). Постепенное заполнение озерного бассейна осадками делает его более мелким, так что запас кислорода в гипolimнионе все больше и больше расходуется во время летней стагнации, а в конечном итоге – и совершенно исчезает. Окисление осадков становится менее полным, но считают, что с поверхности ила освобождается достаточно фосфора, так что продуктивность в единицах площади остается примерно неизменной. Нарождающийся ил действует как буфер, в химическом смысле, стремясь поддержать продуктивность озера на стадийном равновесии (типологическое равновесие Хатчинсона) в течение евтрофной стадии сукцессии.

Понятие об евтрофном стадийном равновесии, по-видимому, частично смешивается (Thienemann, 1926; Hutchinson, Wollack, 1940) с теоретически идеальным состоянием *полного трофического равновесия*. Это последнее в грубых чертах можно определить как непрерывное, полное использование и регенерацию химических пищевых веществ в экосистеме без потерь и поступлений извне, подобно тому, что наблюдается в хорошо сбалансированном аквариуме или террариуме. Естественные экосистемы могут стремиться приблизиться к такому состоянию, но весьма сомнительно, чтобы хоть некоторые из них могли его выдержать в течение какого-либо времени. Как утверждает Вернадский (1929, 1939), биосфера в целом дает пример высокой степени настоящего пищевого равновесия. Мысль о существовании длительного евтрофного стадийного равновесия была впервые выдвинута в итоге исследования осадков Большого Пленского озера в Германии (Gromschopf, 1936). Значение его признали Хатчинсон и Воллек (Hutchinson, Wollack, 1940) при обсуждении химического и пылевого анализов из отложений осадков оз. Линсли (Linnsley Pond, Connecticut). Эти авторы нашли постепенный переход от олиготрофии к евтрофии (начавшейся в дубово-тщуговом периоде, судя по пыльце), на котором озеро пребывало очень долго, может больше 4000 лет. Сходную картину дают оз. Верхнее Линсли (неопубликованные данные тех же двух авторов) и оз. Виндермир (Windermere) в Англии (Jenkin et al., 1941). Считают, что каждая стадия серии дает такое равновесие, хотя для наземных стадий это еще не было проверено.

Трофический характер евтрофикации не легко определить по осадкам. Фотосинтетическая продуктивность может быть оценена по отношению органического вещества к наносам (silt), смытым в озеро с берегов. Неразложившееся органическое вещество, представляющее собой запас энергии, выпавшей из пищевого цикла, берет начало в основном с уровня (Λ_1), так как растительные тела лучше сохраняются от распада, чем животные. О количестве энергии, перешедшей на уровень консументов, можно только догадываться по неразложившимся остаткам организмов, которые живут на этих уровнях. В результате обширных микроископаемых и химических анализов осадков оз. Линсли Диви (Deevey, 1942) высказал мысль, что обилие полужитков панцирей, обгладывающих планктонных организмов семейства босмин (Bosminidae), дает обоснованную оценку продуцируемого зоопланктона, а общее органическое вещество дает «достоверную оценку органического вещества, производимого фитопланктоном и прибрежной растительностью».

Этот автор обнаружил поразительное сходство кривых количества босмин и общего органического вещества, отнесенных к глубинам, которые при нанесении на двойную логарифмическую сетку дают линейную зависимость. Ссылаясь на Хатчинсона и Воллека (Hutchinson, Wollack, 1940), по мнению которых кривые развития органического вещества сходны с кривыми развития организма, Диви подчеркивает аналогию, указывая, что рост зоопланктона (босмины) в отношении к росту органического вещества может быть выражен формулой аллометрического роста $y = bx^k$ (Huxley, 1932), где y – босмины, x – общее органическое вещество, b – константа, равная y при $x = 1$, а k – «константа аллометрии», дающая наклон линии при занесении данных на двойную логарифмическую сетку. Если через λ_1 обозначить органическое вещество и допустить, что босмины представляют собой первичных консументов (λ_2), то, пренебрегая береговыми растительными формами, получим формулу $\lambda_2 = b\lambda_1^k$. Вопрос о том, может ли эта формула выразить обнаруженную здесь зависимость на других уровнях пищевого цикла, на других стадиях развития или на других экосистемах, остается открытым⁷.

Стратиграфические исследования на оз. Цедар-Бог (неопубликованные данные Линдемана и Диви) показывают примерно такой же прирост

⁷ В этой связи следует отметить, что Мешкат (Meschkat, 1937) нашел, что отношение плотности населения тубифицид (y) к ведущему фактору среды – органическому веществу (x) на дне загрязненного озера для полей орошения – выражается формулой $y = a^x$, где a – константа. Для того чтобы такое соотношение имело место, надо, чтобы плотность населения была максимальной. Гентшель (Hentschel, 1936) с меньшей убедительностью предлагает пользоваться такой же формулой для выражения соотношения популяции морского планктона и «регулирующего фактора» среды.

органического вещества и панцырей босмина в ранних отложениях. В современных стареющих озерах двойное логарифмирование λ_1 против λ_2 и λ_2 против λ_3 для четырех лет, в течение которых производились исследования, не дает прямолинейной зависимости. Если прав Диви в своей интерпретации микроископаемых оз. Линсли, то аллометрический рост характерен лишь для фазы доравновесной сукцессии, что именно и соответствует термину «рост». Пока еще не вполне ясен вопрос о продолжительности евтрофной стадии равновесия. Судя по оз. Линсли, отношение стадийного равновесия и сукцессии тесно связано с: 1) трофическими процессами притока извне, 2) фотосинтетической продуктивностью, 3) процессом седиментации (частично физиографическое занесение осадков) и 4) регенерацией питательных веществ из осадков^F. Эти процессы, по-видимому, поддерживают относительное постоянное соотношение друг к другу на всем протяжении периода равновесия. Все же пищевой цикл не находится в настоящем равновесии и продолжает заполнять озеро органическими осадками. Сукцессия продолжается со скоростью, соответствующей скорости накопления осадков. По словам Хатчинсона и Воллека (Hutchinson, Wollack, 1940), «...это означает, что озеро в период равновесия, в результате действия внутренних сил своего биоценоза, непрерывно приближается к состоянию, когда оно перестанет быть озером».

Старение. В итоге длительного процесса накапливания осадков евтрофное озеро достигает состояния старения, которое в первую очередь проявляется в заливах и защищенных от ветра зонах. Оно характеризуется появлением таких напоминающих пруд признаков, как: 1) огромное развитие прибрежного мелководья, заселенного макрофитами, и 2) растущее внедрение в прибрежную зону наземных сукцессионных стадий. Как указывает Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1912), прибрежные зоны озера являются настоящими оранжереями, накапливающими больше лучистой энергии за единицу объекта, чем более глубокие области. Однако так как лучистая энергия λ_0 поступает в озеро только через поверхность, приходится выражать продуктивность в единицах поверхности. При таком исчислении современная фотосинтетическая продуктивность оз. Цедар-Бог, на первый взгляд дающего пышный рост растительности, находящейся на поздней стадии старения, бледнеет при сравнении с менее развитыми озерами сходных почвенных районов. Так, здесь λ_1 меньше 1/3 этого показателя для оз. Мендота (табл. 4). Эти факты подтверждают точность вывода Велча (Welch, 1935) о том, что продуктивность сильно падает при старении. Интересный принцип, наглядно продемонстрированный на примере оз. Цедар-Бог (Lindeman, 1941), состоит в том, что во время поздней стадии озерного старения общая продуктивность (λ_n) все с большей силой начинает зависеть от климатических факторов, действующих через изменения уровня воды, сток, продолжительность ледового покрова, снежный по-

кров и т.д., что влияет на присутствие и обилие практически всех пищевых групп в озере.

Наземные стадии. Как только водная экосистема приходит в наземную стадию, колебания атмосферных факторов начинают все больше и больше влиять на ее продуктивность. По мере хода сукцессии начинает проявляться действие местного климата как на видовом составе, так и на продуктивности экосистемы. В качественной форме эти климатические воздействия изучены со стороны их влияния на почвенную морфологию (Joffe, 1936), аутоτροφную растительность (Clements, 1916), фауну (Clements, Shelford, 1939) и почвенные микроорганизмы (Braun-Blanquet, 1932) – по сути дела, на все важные компоненты пищевого цикла. В количественной форме эти воздействия изучены столь слабо, что всякие обобщения были бы весьма рискованны. Все же можно говорить о том, что продуктивность имеет тенденцию к увеличению, вплоть до достижения зрелости системы. Клементс и Шелфорд (Clements, Shelford, 1939, с. 116) утверждают, что как растительная, так и животная продуктивность обладают максимумом в субклимаксе (за исключением, возможно, луговых сообществ). Наземные системы, в основном, топографически выпуклы и в итоге подвержены известным пищевым потерям путем эрозии, что иногда может быть предотвращено тем, что более доступными становятся питательные вещества, которые могут быть извлечены из почвенного горизонта "С".

Кривые хода продуктивности сукцессии. Окидывая взором вероятные фотосинтетические продуктивные соотношения в ходе водной сукцессии, можно попытаться нарисовать картину гидросерии (рис. 3), развивающейся из не очень глубокого озера в плодородной умеренно холодной климатической зоне при относительно постоянных климатических условиях. Исходный период олиготрофии, по-видимому, сравнительно короток (Hutchinson, Wollack, 1940; Lindeman, 1941a). Затем продуктивность быстро возрастает, пока не будет достигнуто состояние евтрофной стадии равновесия. Продолжительность существования высокой евтрофной продуктивности зависит от средней глубины водоема и от скорости образования осадков. Продуктивность колеблется около высокого евтрофного уровня до тех пор, пока озеро не станет слишком мелким для максимального роста фитопланктона или восстановления питательных веществ из ила. По мере обмельчания озера и его старения продуктивность его все больше и больше начинает зависеть от колебаний климата и наконец падает до минимума, когда все озеро заполняется осадками. Сухопутный период водной сукцессии в умеренно холодной зоне обычно проходит через ряд четко определенных и отличающихся одна от другой стадий. В озерах с плохим стоком первая стадия является торфяником, часто полуплывающим, с осокой и злаками или (в прибрежных районах) с такими растениями, как *Chamaedaphne* и *Kalmia*, с некоторыми видами сфагнома (Ridd, 1940).

Торфяник сменяется стадией заболоченного леса (bog forest), в котором преобладает *Larix laricina*, *Picea mariana* или *Thuja occidentalis*. Стадия заболоченного леса может быть относительно длительной («эдафический» климакс) или может смениться местной климаксовой растительностью.

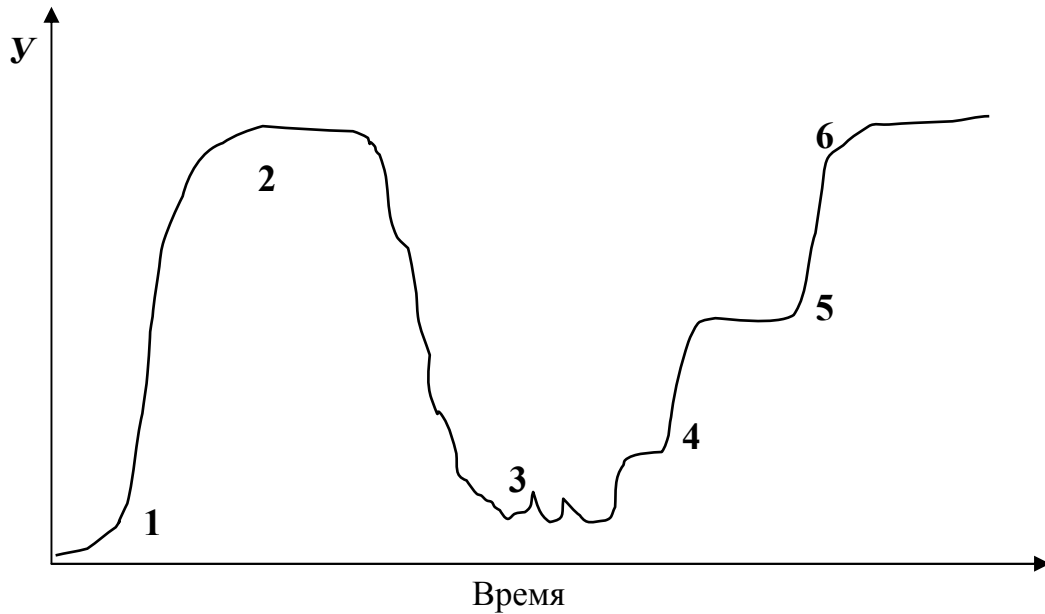


Рис. 3. Гипотетическая кривая роста продуктивности (У) гидросерии, развивающейся от глубокого озера до климаксовой стадии в умеренно холодной климатической зоне (1 – олиготрофная стадия, 2 – евтрофная, 3 – старение, 4 – торфяник, 5 – заболоченный лес, 6 – климаксовое сообщество)

Соотношения эффективностей при сукцессиях. Существенные изменения фотосинтетической эффективности в природе (по отношению к солнечной радиации, т.е. $\frac{\lambda_1}{\lambda_0} \cdot 100$) до сих пор изучены слабо. В озерных сукцессиях можно ожидать параллельного хода фотосинтетической эффективности и продуктивности, т.е. подъема во время евтрофного равновесия и падения во время старения. Это основывается на данных по эффективности фотосинтеза, равной, по крайней мере, 0,27% для евтрофного оз. Мендота и 0,10% для стареющего оз. Цедар-Бог.

Хатчинсон (не опубликовано) произвел на основании литературных данных грубые подсчеты фотосинтетической эффективности для различных климатических районов земного шара. Эти подсчеты с поправками на дыхание, несмотря на недостатки исходных данных, все же дают приблизительно правильный порядок оценки. Для моря (Riley, 1941) фотосинтетическая эффективность равна 0,31%, для наземных районов $0,09 \pm 0,02\%$ (Noddak, 1937), для лесов – 0,16%, культурных земель – 0,13%, степей –

0,05% и для пустынь – 0,004%; для земной поверхности в целом – 0,25%. Была высказана мысль (Hutchinson, Lindeman, 1941), что числовое выражение эффективности представляет собою «...наиболее важную характеристику классификации биологических формаций и стадий их развития».

Почти ничего не известно об эффективности консументов на разных этапах сукцессии. Как будто намечается увеличение эффективности зоопланктеров и планктонных хищников, судя по общему хронологическому увеличению панцирей босмин параллельно с органическим веществом и обломков *Chaobogus* параллельно с панцирями босмин в отложениях Линсли (Deevey, 1942). С другой стороны, Хатчинсон (Hutchinson, 1942) на основании сравнения соотношения биомассы фито- и зоопланктона ($P : Z$) для различных альпийских озер (коэффициент 1 : 2; Ruttner, 1937) с таким для оз. Линсли (1 : 0,22; Riley, 1940) и трех евтрофных баварских озер (1 : 0,25; Heinrich, 1934) приходит к выводу, что при росте урожая фитопланктона рост зоопланктона, не идет параллельным курсом. Данные Диви (Deevey, 1941), как для озер мезотрофных (Коннектикут), так и евтрофных районов (Южный Висконсин), показывают, что более глубокие или морфометрически более «молодые» озера имеют более низкое отношение донной фауны к планктонному урожаю (10-15), чем более мелкие озера, достигшие уже евтрофного равновесия (22-27%). Такой показатель для стареющего оз. Цедар-Бог (хотя здесь прямое сравнение невозможно ввиду литорального характера озера) дает еще более высокое отношение. Эти скудные данные говорят о том, что эффективность консументов может увеличиваться на протяжении всех водных фаз сукцессии.

Для наземных стадий нет данных по эффективности консументов. Смит-Дэвидсон (Smith-Davidson, 1932) опубликовала любопытные данные, из которых следует, что число членистоногих растет в последовательных стадиях приближения к местному климаксу. Так как при этом менялась и фотосинтетическая эффективность, нет пока возможности определить прогрессивные соотношения эффективности. Проблема биологической эффективности представляет собой девственное поле для исследователей, пользующихся трофико-динамическим методом.

В заключение следует подчеркнуть, что трофико-динамические принципы, указанные в нижеследующих выводах, по-видимому, не могут быть верными для каждого отдельного случая в соответствии с известными фактами биологической изменчивости. Однако, *a priori*, эти принципы, вероятно, сохраняют свое значение в громадном количестве случаев и, возможно, обладают статистически значительной вероятностью действительности для любого выбранного наугад случая. Так как имеющиеся данные, суммированные в этой статье, слишком скудны для установления таких обобщений на статистической основе, весьма важно, чтобы были начаты дальнейшие исследования с целью проверки правильности этих и других трофико-динамических принципов.

Выводы

1. Анализы отношений трофического цикла говорят о том, что биотическое сообщество невозможно отделить от его абиотической среды. Поэтому экосистема рассматривается как наиболее фундаментальная экологическая единица.
2. Организмы в пределах экосистемы могут быть сгруппированы в серии более или менее дискретных трофических уровней ($\Lambda_1, \Lambda_2, \Lambda_3, \dots, \Lambda_n$): продуценты, первичные консументы, вторичные консументы и т.д., каждый из которых последовательно зависит от предыдущего уровня как источника энергии; причем продуценты (Λ_1) непосредственно зависят от интенсивности солнечной радиации («продуктивность» Λ_0) как источника энергии.
3. Чем дальше отстоит организм от исходного источника энергии (солнечной радиации), тем менее вероятно, что он будет зависеть только от предшествующего трофического уровня как источника энергии.
4. Прогрессирующие энергетические отношения циклов питания «пирамиды Элтона» могут быть выражены через символ продуктивности следующим образом:

$$\lambda_0 > \lambda_1 > \lambda_2 > \dots > \lambda_n .$$

5. Доля потери энергии вследствие дыхания прогрессивно возрастает на более высоких уровнях трофического цикла. Дыхание относительно роста составляет около 33% для продуцентов, 62% для первичных консументов и более 100% для вторичных консументов.
6. Консументы на последовательно более высоких уровнях трофического цикла, по-видимому, являются прогрессивно более эффективными в использовании получаемой ими пищи. Это обобщение может быть увязано с предшествующим, если вспомнить, что повышение активности хищников значительно увеличивает возможность встречи с подходящей жертвой.
7. Продуктивность и эффективность повышаются во время ранних фаз сукцессионного развития. В сукцессии зарастания озера продуктивность и эффективность фотосинтеза возрастают от фазы олиготрофии до равновесия на длительной евтрофной стадии, понижаются со старением озера и вновь повышаются на наземной стадии сукцессии.
8. Эффективность консументов разных уровней (оцененная на основе весьма скудных данных), по-видимому, может возрасти на протяжении всех водных фаз сукцессии.

П о с л е с л о в и е

В то время, когда эта седьмая завершенная работа находилась в печати, Раймонд Линдеман скончался после продолжительной болезни 29 июня 1942 г. в возрасте 27 лет. После этой горестной утраты для всех тех, кто его знал, еще более уместным представляется подробно остановиться на достижениях его короткой творческой жизни. Настоящая статья представляет собой синтез исследований Линдемана в области современной экологии и истории небольшого стареющего озера в штате Миннесота.

В процессе исследования этого района он пришел к выводу (как это сделали и другие исследователи до него), что наиболее удобным методом анализа является приведение всех взаимозависимых факторов к энергетическим показателям. Попытка это сделать повела его гораздо дальше, за рамки непосредственной задачи, которой он занимался; и в процессе формулирования своих выводов он осознал, что намечает программу дальнейших исследований. Отдавая себе отчет в том, что одной человеческой жизни слишком мало для широкого исследования многих районов, и понимая еще до окончания работы над рукописью, что он, возможно, никогда не вернется к этой области, Линдеман хотел, чтобы другие исследователи продолжили работу в этом направлении, которое он считал таким плодотворным, а также хотел собрать для них материал, который бы подтвердил, расширил или исправил его теоретические построения. Настоящая работа является даже гораздо бóльшим вкладом [в экологию], так как в ней мы впервые находим взаимосвязанную динамику биоценоза, представленную в форме, которая поддается плодотворному абстрактному анализу. Возникает, например, вопрос: «Чем определяется длина трофического цикла?». Данный ответ является, естественно, несовершенным, однако гораздо важнее было увидеть, что действительно существует проблема такого рода, которую необходимо разрешить. То, что последнее утверждение о структуре биоценоза состоит из двух моментов (первый – нечто целое, определяющее уровень, и второй – некоторая часть, определяющая эффективность), возможно, даже содержит некоторый намек на не раскрываемость определенного типа биологических сообществ путем математической обработки.

Поскольку работа Линдемана по экологии и истории оз. Цедар-Бог представляет не только частный интерес, но, вполне возможно, приобретет еще большее значение, когда будут составлены и опубликованы заметки, сделанные в последние месяцы его жизни, настоящую работу мы должны отметить как важный вклад [в науку] одного из наиболее щедрых и выдающихся умов [ученых-экологов].

Дж. Хатчинсон

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Allee W.C. Concerning the organisation of marine coastal communities // *Econ. Monogr.*, 1934, v. 4, p. 541-554.
- Birge E.A., Juday C. The inland lakes of Wisconsin. The plankton. Part I. Its quantity and chemical composition // *Bull. Wisconsin Geol. Nat. Hist. Surv.*, 1922, v. 64, p. 1-222.
- Bodenheimer F.S. *Problems of Animal Ecology*. – London: Oxford University Press, 1938.
- Braun-Blanquet J. *Plant Sociology*. – N.Y.: McGraw-Hill Co, 1932.
- Бруевич В.С. Distribution and dynamics of living matter in the Caspian Sea // *Compt. Rend. Acad. Sci. URSS*, 1939, v. 25, p. 138-141.
- Carpenter J.R. The biome // *Amer. Midl. Nat.*, 1939, v. 21, p. 75-91, 194.
- Carpenter J.R. The grassland biome // *Ecol. Monogr.*, 1940, v. 10, p. 617-687.
- Clements F.E. *Plant Succession*. – Washington: Carnegie Inst. Publ., 1916, № 242.
- Clements F.E., Shelford V.E. *Bio-Ecology*. – N.Y.: John Wiley & Co., 1939.
- Cooper W.S. The fundamentals of vegetational change // *Ecology*, 1926, v. 7, p. 391-413.
- Cowles H.C. The ecological relations of the vegetation of the sand dunes of Lake Michigan // *Bot. Gaz.*, 1899, v. 27, p. 95-391.
- Davidson V.S. The effect of seasonal variability upon animal species in a deciduous forest succession // *Ecol. Monogr.*, 1932, v. 2, p. 305-334.
- Deevey E.S. Studies on Connecticut lake sediments: I. A postglacial climatic chronology for southern New England // *Amer. J. Sci.*, 1939, v. 237, p. 691-724.
- Deevey E.S. Limnological studies in Connecticut: VI. The quantity and composition of the bottom fauna // *Ecol. Monogr.*, 1941, v. 11, p. 413-455.
- Deevey E.S. Studies on Connecticut lake sediments: III. The biostratonomy of Linsley Pond // *Amer. J. Sci.*, 1942, v. 240, p. 233-264, 313-338.
- Elton C. *Animal Ecology*. – N.Y.: MacMillan Co, 1927.
- Francé R.H. Das Edaphon, Untersuchungen zur Oekologie der bodenbewohnenden Microorganismen // *Deutsch. Microlog. Gesellsch., Arbeit. aus d. Biol. Inst., München*, 1913, Bd. 2.
- Friederichs K. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der Land- und forstwirtschaftlichen Zoologie. 2 vols. – Berlin: Verlag Paul Parey, 1930.
- Groschopf P. Die postglaziale Entwicklung des Grosser Plöner Sees in Ostholstein auf Grund pollenanalytischer Sedimentuntersuchungen // *Arch. Hydrobiol.*, 1936, Bd. 30, s. 1-84.
- Heinrich K. Atmung und Assimilation im freien Wasser // *Internat. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, 1934, Bd. 30, s. 387-410.
- Hentschel E. Allgemeine Biologie des Südatlantischen Ozeans // *Wiss. Ergebn. Deutsch. Atlant. Exped. a. d. Forschungs- u. Vermessungsschiff "Meteor" 1925-1927, 1933-1936*, Bd. XI.
- Hicks P.A. Interaction of factors in the growth of Lemna: V. Some preliminary observations upon the interaction of temperature and light on the growth of Lemna // *Ann. Bot.*, 1934, v. 48, p. 515-523.

- Hile R. Age and growth of the rock bass *Ambloplites rupestris* (Rafinesque) in Nebish-Lake, Wisconsin // Trans. Wisconsin Acad. Sci., Arts, Lett., 1941, v. 33, p. 189-337.
- Hutchinson G.E. Limnological studies in Connecticut: IV. Mechanism of intermediary metabolism in stratified lakes // Ecol. Monogr., 1941, v. 11, p. 21-60.
- Hutchinson G.E. Recent Advances in Limnology – В печати, 1942.
- Hutchinson G.E., Lindenau R.L. Biological efficiency in succession (Abstract) // Bull. Ecol. Soc. Amer., 1941, v. 22, p. 44.
- Hutchinson G.E., Wollack A. Studies on Connecticut lake sediments: II. Chemical analyses of a core from Linsley Pond, North Branford // Amer. J. Sci., 1940, v. 238, p. 493-517.
- Huxley J.S. Problems of Relative Growth. – N.Y., 1932.
- Ivlev V.S. Transformation of energy by aquatic animals // Intern. Rev. ges. Hydrobiol., u. Hydrogr., 1939a, v. 38, p. 449-854.
- Ивлев В.С. Энергетический баланс карпов // Зоол. журн., 1939b, т. 18, № 2, с. 303-318.
- Jacot A.P. The fauna of the soil // Quart. Rev. Biol., 1940, v. 15, p. 28-58.
- Jenkin B.M., Mortimer C.H., Pennington W. The study of lake deposits // Nature, 1941, v. 147, p. 496-500.
- Joffe J.S. Pedology. – New Brunswick; New Jersey: Rutgers. Univ. Press., 1936.
- Juday C. Quantitative studies of the bottom fauna in the deeper waters of Lake Mendota // Trans. Wisconsin Acad. Sci., Arts, Lett., 1922, v. 20, p. 461-493.
- Juday C. The annual energy budget of an inland lake // Ecology, 1940, v. 21, p. 438-450.
- Krogh A. The Comparative Physiology of Respiratory Mechanisms. – Philadelphia: Univ. Pennsylvania Press, 1941.
- Lindeman R.L. The developmental history of Cedar Creek Bog, Minnesota // Amer. Midl. Nat., 1941a, v. 25, p. 101-112.
- Lindeman R.L. Seasonal food cycle dynamics in a senescent lake // Amer. Midl. Nat., 1941b, v. 26, p. 636-673.
- Lohman H. Untersuchungen über das Pflaazen-und Tierlebenden Hochsee, zugleich ein Bericht über die biologischen Arbeiten auf der Fahrt der “Deutschland“ von Bremenhaven nach Buenos Aires. – Veröffentl. d. Inst. F. Meereskunde, N.F., A. Geogr-Naturwissensch, Reihe, Heft 1, 1912. – 92 p.
- Lundegardh H. Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. – Jena: G. Fischer, 1924.
- Meschkat A. Abwasserbiologische Untersuchungen in einem Buhnenfeld unterhalb Hamburgs // Arch. Hydrobiol., 1937, Bd. 31, s. 399-432.
- Moore W.G. Studies on the feeding habits of fishes // Ecology, 1941, v. 22, p. 91-95.
- Needham J. Chemical Embryology, 3 vols. – Cambridge: Univ. Press, 1931.
- Park T. The laboratory population as a test of a comprehensive ecological system // Quart. Rev. Biol., 1941, v. 16, p. 274-293, 440-461.
- Rigg G.B. Comparisons of the development of some Sphagnum bogs of the Atlantic coast, the interior and the Pacific coast // Amer. J. Bot., 1940, v. 27, p. 1-14.
- Riley G.A. Limnological studies in Connecticut. III. The plankton of Linsley Pond // Ecol. Monogr., 1940, v. 10, p. 279-306.

- Riley G.A. Plankton studies. III. Long Island Sound // Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 1941, v. 7(3), p. 1-93.
- Smith-Davidson V. The effect of seasonal variability upon animal species in a deciduous forest succession // Ecol. Monogr., 1932, v. 2, p. 305-334.
- Spoehr H.A. Photosynthesis. – N.Y.: Chemical Catalogue Co., 1926.
- Swingle H.S., Smith E.V. Experiments on the stocking of fish ponds // Trans. North. Amer. Wildlife Conf., 1940, v. 5, p. 267-276.
- Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology, 1935, v. 16, p. 284-307.
- Thienemann A. Lebensgemeinschaft und Lebensraum // Naturw-Wochenschrift, N.F., 1918, Bd. 17, s. 282-249, 297-303.
- Thienemann A. Der Nahrungskreislauf im Wasser // Verh. deutsch. Zool. Ges., 1926, Bd. 31, s. 29-70 or Zool. Ans. Suppl., v. 2, p. 29-79.
- Thienemann A. Grundzüge einer allgemeinen Oekologie // Arch. Hydrobiol., 1939, Bd. 35, s. 267-285.
- Thompson D.H. The fish production of inland lakes and streams // Symposium on Hydrobiology. – Madison: Univ. Wisconsin Press, 1941, p. 206-217.
- Tutin T.G. The hydrosere and current concepts of the climax // J. Ecol., 1941, v. 25, p. 268-279.
- Vernadsky V.I. La biosphere. – Paris, 1929.
- Вернадский В.И. О некоторых основных проблемах биогеохимии // Тр. биогеохим. лаб. АН СССР, 1939, т. 5, с. 5-17.
- Waksman S.A. Aquatic bacteria in relation to the cycle of organic matter in lakes // Symposium on Hydrobiology. – Madison: Univ. Wisconsin Press, 1941, p. 86-105.
- Welch P.S. Limnology. – N.Y.: Mc-Graw – Hill Co, 1935.
- Wesenberg-Lund G. Über einige eigentümliche Temperaturverhältnisse in der Litoralregion // Internat. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1912, Bd. 5, s. 287-316.
- Williams E.G. An ecological study of the floor fauna of the Panama rain forest // Bull. Chicago Acad. Sci., 1941, v. 6, p. 63-184.
- Wimpenny R.S. Organic polarity: some ecological and physiological aspects // Quart. Rev. Biol., 1941, v. 16, p. 389-425.
- Zo Bell C.E., Feltham C.B. Bacteria as food for certain marine invertebrates // J. Marine Research, 1938, v. 1, p. 312-327.

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^A В сентябре 1941 г. Раймонд Линдеман с женой Элеонор приезжает в Нью Хейвен для обсуждения с Дж. Хатчинсоном последней главы диссертации, над которой он работал в течение пяти лет после окончания университета в Миннесоте, исследуя маленькое озеро Cedar Creek Bog. Именно эта глава и была оформлена в качестве статьи и направлена в журнал "Ecology" в октябре. Но уже в середине ноября два рецензента – наиболее видные американские лимнологи Ченси Джудей [C. Juday] из Висконсина и Пауль Велли [P. Welch] из Мичигана – дали отрицательное заключение на нее. В ход пошла «тяжелая артиллерия» – Хатчинсон пишет большое письмо редактору "Ecology" Т. Парку [T. Park]: «Я думаю, что статья Линдемана активно поощрит развитие некоторых видов исследований, и полагаю, что она должна быть издана как можно скорее» (Cook, 1977, p. 24) и просит назначить других рецензентов. Такими рецензентами стали Виктор Шелфорд [V. Shelford]: «Статья, мне кажется, написана очень хорошо и на интересную тему» (Cook, 1977, p. 24) и Уард Олли [W. Allee], в соавторстве с которым Парк напишет в 1949 г. "Принципы экологии животных" (Allee et al., 1949). 23 марта 1942 г. Парк отправляет Линдеману письмо: «Я тщательно рассмотрел Вашу отредактированную рукопись и принимаю ее для публикации в "Ecology". Я предполагаю, что первые рецензенты будут все еще против публикации, но считаю, что статью следует публиковать. Время – лучший судья в этих вопросах» (Cook, 1977, p. 24).

Весной 1942 г. здоровье Рэя резко ухудшилось (цирроз печени), 15 июня ему была сделана операция, а 29 июня он умер, так и не увидав своей статьи...

^B См. настоящий сборник, с. 142-143.

^C См. «Комментарии составителя» (К) к работе А. Тэнсли.

^D Полная аналогия с описанным В.В. Станчинским трофическим рядом (см. настоящий сборник, с. 228). Интересно такое свидетельство Д. Уинера (1991, с. 95): «В начале 60-х годов профессор Западно-Мичиганского университета Р. Брюэр, разбирая архив американского эколога Ч. Адамса, обнаружил "Журнал экологии и биоценологии", вышедший в 1931 г. под редакцией В.В. Станчинского, М.Л. Левина и Б.А. Келлера. В редколлегию этого журнала, инициаторами создания которого были Станчинский и

Д.Н. Кашкаров, входили и два американских эколога – В. Шелфорд (иными словами, давая отзыв на статью Линдемана, Шелфорд должен был знать и о статье Станчинского [см. выше сноску А. – Г.Р.] и Ч. Адамс. В этом, к сожалению единственном, номере была опубликована статья Станчинского "О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов", которую Брюэр оценил как пионерскую».

^E *Думается, это не самый удачный пример «антропо-элтоновской» пирамиды...*

^F *Отмечу, что, по-видимому, наиболее подробно процесс поступления фосфора из донных отложений в воду теоретически разработан М.В. Мартыновой (1988 и др.), а в практическом плане описан для Куйбышевского водохранилища Л.А. Выхристюк и О.Е. Варламовой (2003).*

Выхристюк Л.А., Варламова О.Е. Донные отложения и их роль в экосистеме Куйбышевского водохранилища. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 174 с.

Мартынова М.В. О некоторых механизмах поступления фосфора со дна в воду и их оценка // Докл. АН СССР. – 1988. – Т. 298. – № 3. – С. 715-717.

Новиков Г.А. Очерк истории экологии животных. – М.: Наука, 1980. – 287 с.

Уинер Д. «Экология... становится точной наукой» // Природа. – 1991. – № 12. – С. 95-97.

Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P. Principles of Animal Ecology. – Philadelphia: W.B. Saunders Co., 1949. – 837 p.

Cook R.E. Raymond Lindeman and the trophic-dynamic concept in ecology // Science. – 1977. – V. 198. – P. 22-26.

Дж. Хатчинсон^{1;2}

**ДАТЬ САНТА РОЗАЛИИ, ИЛИ ПОЧЕМУ
ТАК МНОГО ВИДОВ ЖИВОТНЫХ?**

ПАРАДОКС ПЛАНКТОНА

¹ Hutchinson G.E. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? // Amer. Naturalist. – 1959. – V. 43. – № 870. – P. 145-159. (Пер. с англ. Г.С. Розенберга и А.Г. Розенберг.)

² Hutchinson G.E. The paradox of the plankton // Amer. Naturalist. – 1961. – V. 95. – № 882. – P. 137-145. (Пер. с англ. Г.С. Розенберга и Н.М. Колпакова.)



**Джордж Хатчинсон (George Evelyn Hutchinson;
1903-1991) —**

американский гидробиолог, лимнолог и эколог.

В основном труде — трехтомном "Трактате по лимнологии" (1957-75 гг.) — он перечисляет не менее 75 типов озер, строя классификацию на их геоморфологии и происхождении, одним из первых в конце 40-х годов использует ^{32}P для изучения циркуляции фосфора в озерах.

Трудно переоценить его вклад в теоретическую экологию: он развивает представления о гиперпространственной, фундаментальной и реализованной экологической нишах, описывает парадокс солоноватых вод, публикует в 1978 г. монографию "Введение в популяционную экологию", выступает одним из популяризаторов взглядов В.И. Вернадского в англоязычных странах.

ДАТЬ САНТА РОЗАЛИИ, ИЛИ ПОЧЕМУ ТАК МНОГО ВИДОВ ЖИВОТНЫХ?

Когда вы оказали мне честь, попросив занять кресло президента Общества^A, основанного, главным образом, для изучения эволюции и в год перед столетием того, как Дарвин и Уоллес представили свою теорию естественного отбора, возможно, я отнесся к этому [несколько легкомысленно], не рассмотрев должным образом его обязанности. Мне казалось, что самые существенные аспекты теории эволюции пришли из генетики или от тех героических работников музея, которые несмотря на то, что многие годы испытывали пренебрежение, около 20 лет тому назад пришли к пониманию того, что стало называться «новой систематикой». Однако вы выбрали президентом эколога одной из школ, в которой считалось возможным изучение окружающей среды без всякого отношения к организму.

Несколькими месяцами позже мне случилось быть на Сицилии. Ранний интерес к зоогеографии и водным насекомым привел меня в Палермо, чтобы попытаться собрать некоторые виды водных жуков рода *Corixa*, описанных столетие назад Фибером (Fieber) и встреченных в этом районе, но никогда подробно не исследованных. Трудно найти подходящие местообитания в таком высоко развитом ландшафте, как *Concha d'Oro* (Золотая раковина). К счастью, я отправился в *Monte Pellegrino* на холм, который возвышается на западе города, чтобы насладиться открывающимся видом. Чуть ниже вершины холма перед известняковой пещерой находится церковь с простым фасадом в стиле барокко. Здесь в XVI веке был найден скелет на кресте с четками из 12 бусин, покрытый сталактитом. Никто не знает точно чей это скелет, но предполагают, что это Санта Розалия (*Santa Rosalia*) – святая, о которой достоверно известно лишь то, что она жила в XII веке; с тех пор она стала главной покровительницей Палермо. В других известковых пещерах *Monte Pellegrino* были найдены кости вымерших плейстоценовых *Equus*^B, а на стенах скал в основе холма были обнаружены прекрасные рисунки граветтианского человека (*Gravettian* – [более 8 тыс. лет до н.э.]). Кроме того, я видел в сокровищнице собора в Монреале (*Monreale*) мощи святых, такие же почтенные и окаменелые, как и следовало ожидать. Ничто в ее истории доподлинно не известно, но мы все же на какое то время можем представить Санту Розалию в роли покровительницы эволюционных наук – без ее святости, но питаемую без сомнения водой, которая сочится через известняковые трещины горы и которая сформировала священную пещеру и маленький искусственный пруд. И когда я несколькими неделями позже смог добраться до этого пруда, то получил подсказку того, что искал.

В воде обитало большое количество *Corixidae*. Сначала я был очень разочарован тем, что каждый из более крупных экземпляров двух видов

был представлен женской особью (при отсутствии других критических диагностических признаков), в то время как оба пола для более мелких экземпляров этих видов встречались примерно одинаково. Анализ материала и подходящей литературы убедили меня, что два вида *C. punctata* и *C. affinis* являются общеевропейскими и что специфичность средиземноморских видов иллюзорна. Большой размер *C. punctata* достигался в конце сезона, тогда как меньшие *C. affinis*, вероятно, только начинали размножаться. Такого рода наблюдения любой натуралист может и делает постоянно. И только когда я спросил самого себя, почему большой вид развивается сначала, а затем расширил вопрос – почему должно иметься два, а не 20 или 200 видов одного рода в водоеме, у меня стали появляться идеи, которые я и представляю Вам. Эти идеи, наконец, позволили сформулировать и самый общий вопрос – почему имеется так много видов животных.

В настоящее время имеется примерно один миллион описанных видов животных (Muller, Campbell, 1954; Nyman, 1955). Из них $\frac{3}{4}$ – насекомые, среди которых весьма непропорционально большое число видов является членами единственного порядка Coleoptera³. Морская фауна, хотя и занимает значительно бóльшую область, чем земная, испытывает недостаток этого удивительного разнообразия (Thorson, 1958). Правда, если сравнивать без насекомых, то морская фауна выглядит более разнообразной. Ответ на мой начальный вопрос должен был бы создать теорию, по крайней мере, предсказывающую порядок величины для числа видов 10^6 скорее, чем 10^8 или 10^4 . Это я, конечно, сделать не могу. Проще указать на некоторые факторы, которые следует рассмотреть для того, чтобы такую теорию когда-либо построить.

Прежде чем развивать свои идеи далее, я хотел бы сказать, что готов подписаться под представлениями о том, что процесс естественного отбора, идущий совместно с изоляцией и позже с взаимной инвазией в ареалы, ведет к эволюции симпатрических видов, которые равновесно занимают различные экологические ниши согласно принципу Вольтерра–Гаузе. Эмпирические основы для адаптации этой точки зрения и, соответственно, взгляда на то, что границы реализованных ниш установлены конкуренцией, преимущественно косвенные. Ниши, определенные в терминах питания, были тщательно рассмотрены Лэком (Lack, 1954). В целом, косвенное свидетельство согласуется с точкой зрения, которая имеет преимущество, подкрепленное теоретическим предположением. Большинство мнений, которые приводили к обратному, должны быть отнесены к неправильно понятой и свободной формулировке проблемы (Hutchinson, 1958).

³ Существует история, возможно вымышленная, что выдающийся британский биолог Дж. Холдейн (J.V.S. Haldane) оказался в компании теологов. И на вопрос, что каждый может заключить о Создателе путем изучения его созданий, Холдейн ответил: «Безмерная любовь к жукам».

В рамках эволюционной экологии отношения питания проявляются как одни из самых важных аспектов системы живой природы. Вполне очевидно, что гораздо больше сосуществующих сообществ, чем живущих по грубому принципу «есть или быть съеденным», но для понимания сложности любой экосистемы гораздо легче начать именно с этой простой точки зрения.

ТРОФИЧЕСКИЕ ЦЕПИ

Экологи животных часто думают в терминах трофических цепей: *особи вида S_1 съедены видом S_2 , S_2 съеден видом S_3 , а S_3 видом S_4* и т.д. В такой цепи питания вид S_1 обычно бывает некоторым фотосинтезирующим организмом (или производным от таких организмов). Самый простой случай – это *цепь хищника* по удобной терминологии Ю. Одума (Odum, 1953), в которой зеленое растение является самым нижним звеном цепи, следующее звено – травоядное животное, потом хищник первого порядка, далее – второго и т.д. Особенно важный тип цепи хищника может быть назван *Элтонианом*, так как в последние годы Ч. Элтон (Elton, 1927) подчеркнул его широкое распространение; при этом хищник каждого следующего уровня крупнее и встречается реже, чем добыча предыдущего уровня. Этот феномен был описан гораздо раньше, в частности, А. Уоллесом (A. Wallace) в его сообщении 1858 г. Линнеевскому обществу в Лондоне.

В такой системе (с единственной цепью питания в сообществе) мы можем сделать теоретическое предположение о порядке величины разнообразия. Если мы предполагаем, что 20% энергии, проходящей через одно звено цепи, может перейти на следующий уровень и быть преобразовано (см. Lindeman, 1942; Slobodkin в неопубликованной работе определяет 13% как разумный верхний предел такого перехода энергии) и если мы допустим, что каждый хищник по массе в два раза превосходит свою жертву (или в 1,26 линейных размеров, что является очень низкой оценкой различия размеров животных соседних уровней), то численность животных пятого уровня такой цепи будет составлять 10^{-4} от количества животных первого уровня, а 50 уровень (если такой возможен) содержал бы 10^{-49} особей от количества животных первого уровня. Пять уровней цепи питания животных, конечно, возможны и фактически наблюдаются в природе. Но если мы хотели бы представить цепь питания из 50 звеньев, начиная с простейших или коловраток, питающихся морскими водорослями с плотностью 10^6 кл./мл, нам необходим был бы объем 10^{26} км³, чтобы разместить в нем в среднем один экземпляр окончательного хищника (50-го порядка), а это значительно больше объема мирового океана. Таким образом, цепь питания Элтониана сама по себе не может дать достаточно большое разнообразие; тоже самое можно сказать и про другие цепи питания – детритные и паразитические.

Естественный отбор

Прежде чем перейти к дальнейшему рассмотрению проблем разнообразия, желательнее рассмотреть виды отбора, влияющие на цепи питания и способные ограничивать возможное разнообразие.

Разумно предположить, что естественный отбор будет иметь тенденцию поддерживать максимальную эффективность передачи энергии с уровня на уровень. Любое увеличение эффективности хищника n -го уровня в простой цепи питания всегда будет вести к увеличению возможности истребления животных $(n-1)$ -го уровня. Если это происходит, то хищник n -го порядка должен приспособиться к питанию животными $(n-2)$ -го уровня или должен быть готов к исчезновению. Этот процесс, фактически, ведет к сокращению цепей питания. Удлинение цепи питания может происходить за счет внедрения нового хищника, поскольку его ниша по определению пуста. В большинстве случаев это будет не так просто. Развитие китового уса у китов (по крайней мере, у *Balaenoptera horealis*), которые питаются в основном копеподами и представляют собой хищников первого порядка (Bigelow, 1926), возможно, представляет собой наиболее драматический пример сокращения цепи питания. Какие-либо дополнительные (механические) воздействия могли бы ограничить эволюцию большинства редких хищников: так, пока человек не развил, по существу, не-Элтонские методы охоты на китов.

Влияние размера

Второе важное ограничение длины цепи питания состоит в том, что обычно животные изменяют свои размеры в течение жизни. Если, например, рыба – хищник высшего порядка в цепи питания, изменяет свой размер, скажем, от 1 до 150 см в ходе жизни, то такое изменение размера описывается, как изменение возможного числа звеньев цепи в диапазоне 1-150 см. По крайней мере, для рыб такой тип процесса может вовлекать меньшие по размеру экземпляры хищников более высокого ранга в цепи питания крупных хищников более низкого ранга; длина пищевой цепи, таким образом, удлиняется, хотя ограничением этого процесса выступает каннибализм.

Мы можем спросить, что определяет количество цепей питания в сообществе. Частично ответ понятен, хотя если бы мы перестали быть зоологами и стали биологами, то ответ был бы просто очевиден. В некоторых случаях определить количество видов первичных продуцентов довольно сложно, так как многие травоядные животные отчасти эклектичны в своих

вкусах и гораздо больше ограничены размерами или различными структурными адаптациями к питанию.

Влияние наземных растений

Экстраординарное разнообразие наземной фауны, которое значительно больше, чем морской, в значительной степени обусловлено разнообразием наземных растений. Последнее разнообразие двояко. Во-первых, поскольку наземные растения конкурируют за свет, они имели тенденцию развития в структуры, возвышающиеся в газообразной среде. Это вело к формированию специализированных поддерживающих, фотосинтезирующих и репродуцирующих структур, которые неизбежно различались по своим химическим и физическим свойствам. Древние датчане и ирландцы, например, в период голода поедали кору вяза, а иногда и опилки, чтобы путем гидролиза обеспечить себя углеводами; но, однако, человек, наиболее всеядный из всех животных, в качестве источника пищи использовал лишь плоды деревьев, хотя другие многочисленные виды животных используют дело в качестве пищи практически все структурные части древесной растительности. Главный источник наземного разнообразия, таким образом, представлен развитием почти 200 000 видов цветковых растений, и $\frac{3}{4}$ от миллиона насекомых, известных на сегодняшний день, возможно, являются результатом этого разнообразия растений. Но само обеспечение пяти или десяти видов питания различной консистенции и состава отнюдь не позволяет получить больше пяти или десяти звеньев элтониановской пирамиды. Таким образом, проблема остается, но несколько в иной форме: почему так много видов наземных растений? Как зоолог я не хочу «штурмовать» этот вопрос, но, занимаясь животными, хотел бы получить на него ответ. Потом, кроме того, растения являются частью более общей системы сообществ, и любое достаточно абстрактное свойство таких сообществ, вероятно, так же зависит от растений, как и от травоядных и плотоядных животных. Поэтому, завершая отчасти настоящее введение, я намериваюсь перейти к примерам с конкретными зоологическими деталями.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ТРОФИЧЕСКИХ ЦЕПЕЙ

Биологические сообщества не состоят из независимых трофических цепей, это, скорее, сеть [паутина] питания такого вида, что индивидуум на любом уровне (соответствующий звену отдельной цепи) может использовать не весь корм, «поставляемый» видами нижестоящего уровня.

Наконец было осознано, что присутствие двух видов на любом уровне цепи питания, каждый из которых может быть съеден хищником вышестоящего уровня, но которые отличаются по аппетитности, сложности захвата, сезонному или местному изобилию, позволяет обеспечить альтерна-

тиву питания хищника. Хищник поэтому ни вымирает сам, ни истребляет окончательно традиционную жертву, когда по любой причине, не зависящей от взаимоотношений хищник-жертва, последней становится крайне мало. Этот аспект сложных сетей питания отмечался многими экологами чикагской школы (Allee et al., 1949; Odum, 1953; Elton, 1958). Недавно Мак-Артур (MacArthur, 1955), используя представления теории информации, обобщил результаты более ранних исследований и дал формальное доказательство увеличения устойчивости сообщества в зависимости от роста числа звеньев в сетях питания.

Мак-Артур делает вывод о том, что в развитии природных сообществ встречаются два частично антагонистических процесса. Более эффективные виды вытеснят менее эффективные, однако более устойчивые сообщества переживут менее устойчивые. В процессе формирования сообщества внедрение нового вида приводит к трем возможным вариантам. Новый вид полностью вытесняет старый. Это не обязательно изменяет устойчивость, хотя вполне вероятно, если новый вид генетически имеет более стабильную популяцию, чем старый (см. Slobodkin, 1956). Второй вариант: новый вид занимает свободную экологическую нишу, обеспечивая новые связи в сообществе и тем самым увеличивая его стабильность. В третьих, он может делить нишу с существовавшим ранее видом. Элтон (Elton, 1958) в очаровательной работе, в значительной степени посвященной судьбе видов, занесенных случайно или сознательно интродуцированных человеком, делает вывод о том, что в высоко разнообразных сообществах такого рода «внедрения» крайне сложны. На ранних этапах становления сообщества можно уверенно допускать, что многие экологические ниши будут пусты и внедрение пройдет легко; поскольку сообщество становится более разнообразным, процесс внедрения прогрессивно усложняется. Иногда чрезвычайно удачливый вид-внедренец может вытеснить некоторые виды-аборигены, но мало что добавит к устойчивости сообщества; в другой ситуации захватчик с некоторой специализацией будет весьма успешно конкурировать за крайние части ниши. Во всех случаях существует возможность, что вторжение будет наиболее вероятным, когда один или большее число видов случайно флуктуируют ниже допустимых в данный момент границ^C. Поскольку сообщества постоянно находятся в процессе «строительства», это создает редкие благоприятные возможности [для внедрения]. Таким образом, сложное сообщество из высоко специализированных видов создается как бы асимптотически.

Поэтому современная экологическая теория, по крайней мере частично, кажется, отвечает на первоначально поставленный вопрос: большое разнообразие видов наблюдается потому, что сообщества из многих разнообразных организмов способны лучше сохраняться [более устойчивы], чем сообщества меньшего числа менее разнообразных организмов. Даже если внедрение вида, который займет часть ниши, приведет к сокращению

среднего числа популяций первоначально существующих видов, то это также будет вести к росту устойчивости, уменьшая риск «движения» исходных популяций, находящихся ниже допустимых границ, к опасному пределу. Таким образом, потеря некоторого пространства ниши компенсируется сокращением амплитуды колебаний, что может быть выгодным для обоих видов. Процесс тем не менее выглядит весьма асимптотическим, и мы теперь должны обсудить эти наборы асимптот или, более простыми словами, почему здесь не больше различных видов животных?

ПРЕДЕЛЫ РАЗНООБРАЗИЯ

Во-первых, очевидно, что процессы развития сообществ должны находиться под различными видами внешнего контроля и что в отдельных случаях такой контроль ограничивает возможное разнообразие. Некоторые исследователи, особенно Ю. Одум (Odum, 1953) и Р. Мак-Артур (MacArthur, 1955), указали, что более или менее циклические колебания, наблюдаемые для арктических и бореальных фаун и отмечаемые в части сообществ, в сущности, не достаточны, чтобы «заглушить» колебания всей сложной системы. Совершенно определено, что фауна любой такой области качественно более бедна, чем фауна теплых умеренных и тропических областей с соизмеримыми эффективными осадками. Вероятно, это обоснованно и интуитивно очевидно, но при анализе эта очевидность имеет тенденцию к исчезновению. Если мы имеем один или два вида большого семейства, приспособленных к суровым арктическим условиям существования, почему мы не можем иметь больше? Разумно предположить, что вся биомасса может быть вовлечена [в колебания]. Если общая продуктивность территории ограничена коротким сезоном роста и общая биомасса меньше, чем при более благоприятных условиях, то редкие виды в сообществе могут быть настолько редки, что их просто нет. Также очевидно, что существуют некоторые ограничения на рост ряда жизненных форм, типа тех, которые делают появление леса выше некоторой широты невозможным, что ограничивает число экологических ниш. Д-р Роберт Мак-Артур указывает на то, что в дождевых тропических лесах фауна птиц больше, чем фауна млекопитающих, а Дж. Торсон (Thorson, 1957) аналогично показал, что так называемая инфауна [infauna] не дает никакого увеличения числа видов по направлению к тропикам, в то время как эпифауна [epifauna] становится более разнообразной. Значимость этого аспекта развития растительного и животного субстратов в значительной степени зависит от длины вегетационного сезона и других параметров, влияющих на продуктивность, а также связана с мозаикой окружающей среды, о чем будет сказано ниже.

Мы можем задать вопрос (но вряд ли сегодня можем получить на него ответ): а не является ли арктическая фауна слишком молодой, чтобы дос-

тичь высокого разнообразия? Наконец, непрерывное воздействие катастрофических изменений среды, как это подчеркивает В. Винни-Эдвардс (Wynne-Edwards, 1952), может «держаться» арктические наземные сообщества в состоянии «неувядаемой чахлой молодости» (perennial though stunted youth).

Близко связанным с проблемами суровости окружающей среды и стабильности является вопрос об абсолютных размерах местообитания, которое может быть освоено. По многочисленным свидетельствам, в Западной Европе обитает три традиционных вида мелких полевок – *Microtus arvalis*, *M. agrestis* и *Clethrionomys glareolus*. Они являются симпатрическими видами, но с некоторыми экологическими предпочтениями.

На малых островах Британии и в проливе Ла-Манш отмечен только один случай встречи двух видов на острове, а именно: *M. agrestis* и *Clethrionomys* на острове Малл во Внутренних Гебридских островах (Barrett-Hamilton, Hinton, 1911-1912). На Оркнейских островах отмечен один вид *M. orcadensis*, который в морфологическом и цитологическом плане является хорошо дифференцированным союзником *M. arvalis*; соизмеримое животное (*M. sarnius*) встречается на о. Гернси [пролив Ла-Манш]. На большинстве Шотландских островов встречается только вид *M. agrestis*, на островах Малл и Расей, на уэльском острове Скоме, так же как и на Джерси [пролив Ла-Манш], обнаружены виды сомнительного статуса рода *Clethrionomys*. Никакие полевки не достигли Ирландии, возможно по палеогеографическим причинам, но они отсутствуют и на множестве маленьких островков, в частности, Олдерней и Сарк. Последний из названных островов, как и о. Гернси, должен быть пригоден для встречи *M. arvalis*. До сих пор чужеродным выглядит факт отсутствия полевок типа *arvalis* на Оркнейских островах, хотя острова почти вплотную подходят к «материке Англия». Отсутствие этого вида, возможно, следует объяснять недостатком и случайностью распределений потенциальных рефугиумов в условиях случайно распределенных очень неблагоприятных сезонных воздействий или специфическими видами конкуренции. Это объяснение выглядит разумным, как и объяснение отсутствия *Microtus* на о. Сарк, где он имел бы проблемы в конкуренции с *Rattus rattus* на небольшой территории. Все это заставляет с натяжкой предположить, что территория Великобритании слишком мала, чтобы здесь могли сосуществовать два симпатрических вида *Microtus*, но никакое другое объяснение, кажется, не может быть предложено.

Этот заслуживающий внимания вопрос интересовал также Д. Лэка (Lack, 1942), изучившего популяции птиц на некоторых из этих малых Британских островов, который сделал вывод о том, что такие популяции часто непостоянны и лишь немногие виды занимают большие ниши, чем на материке в присутствии конкурентов. Такие фауны дают примеры со-

обществ, находящихся на ранней стадии развития, так как нет достаточно места для создания более полного и более устойчивого сообщества.

НИШЕВЫЕ ОГРАНИЧЕНИЯ

Различные эволюционные тенденции, которые действуют в отдельных цепях питания, должны сходно функционировать и в сетях питания, но возникает новая проблема: каковы должны быть различия между двумя видами одного уровня, чтобы не допустить занятия одной и той же ниши. Когда существуют некоторые измеряемые количественные параметры, мы можем продвинуться в понимании этой чрезвычайно важной проблемы, которую Браун и Вилсон (Brown, Wilson, 1956) назвали *свойством вытеснения* или показателем расхождения, когда два частично аллопатрических вида по отношению к сходным требованиям ниши становятся симпатрическими в части их распространения.

Я собрал много примеров млекопитающих и птиц, которые, кажется, демонстрируют этот феномен (табл. 1). Эти примеры основаны на измерении свойств (параметров), связанных с ротовым аппаратом, длиной конька надклювья (фр. *culmen*) у птиц и черепов млекопитающих, что обеспечивает нас количественной информацией. Где виды сосуществуют, отношение больших к малым формам изменяется от 1,1 до 1,4; среднее при этом равно 1,28 (или примерно 1,3). Это последнее число можно использовать как показатель различия, позволяющего сосуществовать двум видам в различных нишах, но на одном уровне сети питания. Для водных насекомых, с которых я начал свой доклад, на большей части европейской территории мы имеем три родственные разновидности *Cogxia* – самая крупная *punctata*, которая примерно на 116% больше, чем средний размер вида *macrocephala*, и на 146% больше, чем мелкие *affinis*. В северо-западной Европе наблюдается четвертый вид *C. dentipes*, сходный по размерам и встречаемости с *C. punctata*. Отдельное наблюдение (Brown, 1948) подсказывает, что это то, что я наблюдал в другом месте (Hutchinson, 1951) и что назвал «бродячие (блуждающие [fugitive]) виды», которые сохраняются при конкуренции, главным образом, за счет большей подвижности. Согласно Т. Макану (Macan, 1954), хотя *affinis* и *macrocephala* могут существовать с *punctata*, они никогда не наблюдались друг с другом (все три вида вместе). В восточной части ареала *macrocephala* отсутствует, *punctata* демонстрирует прерывистое распределение, регистрируется на Дальнем Востоке как *Silma*, но отсутствует в Персии и Кашмире, где встречается *affinis*. В тех восточных районах, где *affinis* встречается самостоятельно, этот вид больше размерами, темнее, чем на западе, и по внешнему виду напоминает *macrocephala* (Hutchinson, 1940).

Таблица 1

Средние значения свойств вытеснения в измеренных трофических структурах млекопитающих (череп) и птиц (конёк надклювья, culmen); данные по *Mustela* (Miller, 1912), *Arodemus* (Cranbrook, 1957), *Sitta* (Brown, Wilson, 1956), зяблики Галапагосских островов (Lack, 1947)

Виды	Район и параметры для симпатрических видов	Район и параметры для аллопатрических видов	Отношение к симпатрическим
<i>Mustela nivalis</i>	Британия; череп ♂ 39,3 ♀ 33,6 мм	Южная Франция, Италия; ♂ 42,9 ♀ 34,7 мм Испания, Португалия; ♂ 40,4 ♀ 36,0	♂ 100 : 128 ♀ 100 : 134
<i>M. erminea</i>	Британия; " ♂ 50,4 ♀ 45,0 мм	Ирландия; ♂ 46,0 ♀ 41,9	
<i>Arodemus sylvaticus</i>	Британия; " 24,8	Безымянные водотоки на о-вах Ла-Манша; 25,6-26,7	100 : 109
<i>A. flavicollis</i>	Британия; " 27,0		
<i>Sitta tephronota</i>	Иран; culmen 29,0	Водотоки восточного направления 25,5	100 : 124
<i>S. neumayer</i>	Иран; " 23,5	Водотоки западного направления 26,0	
<i>Geospiza fortis</i>	o. Indefatigable; culmen 12,0	o. Daphne 10,5	100 : 143
<i>G. fuliginosa</i>	o. Indefatigable; " 8,4	o. Crossman 9,3	
<i>Camarhynchus parvulus</i>	o. James; " 7,0	o. N. Albermarle 7,0	o. James 100 : 140 : 180 100 : 129
	o. Indefatigable; " 7,5	o. Chatham 8,0	
<i>C. psittacula</i>	o. S. Albermarle " 7,3	o. Abington 10,1	o. Indefatigable 100 : 128 : 162 100 : 127
	o. James; " 9,8	o. Bindloe 10,5	
	o. Indefatigable; " 9,6		
<i>C. pallidus</i>	o. S. Albermarle " 8,5	o. N. Albermarle 11,7	o. S. Albermarle 100 : 116 : 153 100 : 132
	o. James; " 12,6	o. Chatham 10,8	
	o. Indefatigable; " 12,1		
	o. S. Albermarle " 11,2		

Этот случай очень интересен, так как можно увидеть, как, несмотря на незначительные различия размерных параметров трех видов, они все же не позволяют им сосуществовать вместе. Другие параметры, отличные от размеров, также вовлечены в раздел [ниш], *macrocephala* предпочитают бóльшую глубину, чем *affinis*, последние более терпимы к солоноватым условиям. Это также интересно потому, что привлекает внимание к отмеченному ранее различию между гемиметаболическими насекомыми с ежегодным жизненным циклом и сравнительно длительным периодом роста и птицами или млекопитающими, у которых период роста относительно короткий по сравнению с полной продолжительностью жизни. В последнем случае деление ниши возможно просто через генетические различия размера^D, в то время как, например, для видов *C. punctata* и *C. affinis* мы нуждаемся не только в различии размеров, но и привлекаем другие характеристики (в частности, различия в сезонности воспроизводства), хотя анализ в этом случае становится достаточно сложным. Для бóльшего из двух видов всегда, чтобы оставаться бóльшим, необходимо размножаться раньше мёньшего [по размерам] вида. Я не сомневаюсь, что именно это и случилось в водоеме Monte Pellegrino, но понятия не имею, как это различие было достигнуто.

Я хочу подчеркнуть сложность адаптации двух видов, обитающих в смежных нишах в данном биотопе, поскольку, вероятно, именно это лежит в основе описанного явления, озадачившего некоторых исследователей. Р. Мак-Артур (MacArthur, 1957) показал, что в достаточно большой фауне птиц, в однородном и ненарушенном местообитании, территории, занятые разными видами, соответствуют модели случайного не перекрывающегося разделения поверхности или объема. А. Кох (Koch, 1959) то же самое показал для брюхоногих моллюсках (*Conus*) на Гавайских рифах. Этот тип систематизации почти достоверно подразумевает такие индивидуальные и непредсказуемые сложности в определении границ ниш и фактических областей поселения, что в любом полном виде процесс представляется случайным. Очевидно, в разных типах сообществ раздел ниш происходит по-разному, что позволяет достигать определенной степени разнообразия. Мелкие детали этого процесса не исследованы, хотя есть много информации, и организация их обсуждения могла бы пролить свет на проблему.

МОЗАИЧНЫЙ ХАРАКТЕР ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Последний аспект ограничения возможного разнообразия, который, кажется, наиболее важен, относится к мозаичной природе окружающей среды. Пожалуй, кроме весьма однородной открытой воды, где в качестве неоднородных рассматриваются только квазигоризонтальные поверхностные слои, каждая область, заселенная организмами, имеет некоторое мест-

ное разнообразие. Значение такого местного разнообразия в очень большой степени зависит от размеров рассматриваемых организмов. В своей другой работе Р. Мак-Артур и я (Hutchinson, MacArthur, 1959) предприняли попытку теоретической формулировки этой особенности сообществ организмов и показали, что даже если мы рассматриваем только травоядный уровень или только один из плотоядных уровней, вероятно, существует некоторый нижний предел размера, когда мы наблюдаем больше мелких и средних, чем крупных организмов. Проверка этой гипотезы весьма затруднительна, но мы находим, что для фаун млекопитающих (местное разнообразие), содержащих столь разнообразные организмы, что они позволяют рассматривать их как модели целой фауны, прослеживается то теоретическое распределение, которое мы вывели. В качественных терминах этот феномен можно проиллюстрировать любыми крупными видами копытных, которые «требуют» разнообразия ландшафтов в пределах распространения, при этом любой из типов ландшафта может быть местообитанием некоторого малого числа видов. Большинство родов и даже подсемейств очень крупных наземных животных содержат только один или два симпатрических вида. В этой связи я не могу удержаться и укажу на огромную научную важность достижения полного понимания экологии крупных млекопитающих Африки и их изучения в естественных условиях. Это вполне достижимо, так как длительное изучение этих замечательных животных стало практически возможным после учреждения больших резерватов и национальных парков.

Среди птиц из отряда воробьиных распространение пяти или шести близких зависимых симпатрических видов весьма банально. В фауне млекопитающих Западной Европы, кажется, никакой род не содержит больше чем четыре строго симпатрических вида. В Англии этого числа не достигают даже пушные с тремя видами; на смежных с континентом территориях встречаются три симпатрических вида землероек рода *Crocidura*, а в некоторых районах Голландии – три из *Microtus*. При этом в пределах «местного разнообразия» в том же самом регионе наблюдаются роды насекомых, состоящие из сотен видов, как *Athela* в *Coleoptera* и *Dasyhelea* в *Diptera Nematocera*. С тем же самым явлением мы будем сталкиваться всякий раз, рассматривая любую хорошо изученную фауну. Таким образом, независимо от положения в цепи питания, небольшой размер животных позволяет им лучше специализироваться к условиям разнообразия элементов мозаики окружающей среды, что повышает степень разнообразия и что не наблюдается среди групп крупных организмов.

Из этого можно заключить, что причин, почему имеется так много видов животных, по крайней мере, несколько: комплекс трофической организации сообществ (более сложная организация устойчивее, чем простая, но это служит и ограничением и ведет к сокращению длины цепи питания), неблагоприятные физические факторы среды, особенности место-

обитаний, тонкие механизмы раздела пространства ниш и те параметры мозаики окружающей среды, которые «разрешают» большее разнообразие мелких, чем крупных близкородственных видов.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНАЯ ДИСКУССИЯ

В заключение я хотел бы обсудить три очень общих аспекта того процесса, который я частично описал. Во-первых, спекулятивный подход к эволюционной теории, являющийся результатом некоторых из сформулированных выводов. Так как адаптивные возможности малой популяции видов, естественно, меньше, чем большой (общий пул генетической изменчивости неизбежно меньше), то группа из большого числа разнообразных видов более легко способна воспользоваться новыми эволюционными возможностями, чем менее разнообразная группа. Однако существуют некоторые пределы этого процесса. Когда большие размеры позволяют развитие интеллекта, способного обучаться новому поведению, что приводит к большей пластичности отдельных видов, это возмещает неудобства малого числа близких видов характерных групп больших животных. На ранней стадии эволюции основной процесс с точки зрения структуры сообщества состоял в заполнении всего пространства ниш, потенциально доступного для организмов, продуцентами, редуцентами и травоядными животными. В дальнейшем, с появлением плотоядных животных, стали появляться более устойчивые сообщества, так как происходило разделение ниш, ранее занятых одним видом, поскольку сообщества стали более разнообразными. Так как этот процесс продолжался, следовало бы ожидать увеличение скорости эволюции, потому что растущее разнообразие увеличило вероятность существования видов, преадаптированных^E к новым и необычным нишам. Разумно предположить, что сильное хищничество среди макроскопических многоклеточных отсутствовало до прекембрия [Precambrian] и появление хищников привело к формированию фоссилизированных скелетов. Это выглядит единственно разумной гипотезой, позволяющей объяснить относительно внезапное их появление в нижнем кембрии. Процесс нарастания многообразия, согласно этому аргументу, был бы отчасти автокатакинетическим [autocatakinetic] даже без роста стабильности, которую он должен породить; с увеличением стабильности это был бы еще более самостимулирующий процесс, но, как мы видели, с верхним пределом. Частично этот предел связан с отсутствием большого числа близкородственных симпатрических видов крупных животных. Однако это животные, которые могут менять свое поведение от врожденного к более лабильному, поддающемуся изменениям. С эволюционной точки зрения, как только появились такие животные, появилась возможность уменьшить разнообразие, хотя с другой точки зрения, как подчеркнул Ч. Элтон (Elton, 1958) на примере действий человека, стабильность, обеспеченная разнообразием,

может быть полезной даже для наиболее приспособленных из всех крупных животных. Поэтому, возможно, мы наблюдаем в процессе эволюции увеличение разнообразия с нарастающей скоростью до раннего палеозоя, для некоторых периодов которого установлены типы структуры сообществ. Потом последовал длительный период, в котором сначала крупные, а потом крупные и разумные виды стали доминирующими; далее начался период, в котором человек стал регулировать разнообразие, сокращая его со всерастущей тенденцией к исчезновению, возможно, нежелательных для него видов, часто самыми неразборчивыми способами. Наконец, можно надеяться, начался период ограничения и прекращения этого процесса, когда человек понял ценность разнообразия не только в этическом и научном, но и в экономическом смысле.

Второй аспект, возможно, в большей степени метафизический, требует обсуждения. Эволюция биологических сообществ, несмотря на то что каждый из слагающих их видов живет сам по себе, приводит к формированию групп, стабильность которых возрастает. В этом нет ничего таинственного, это следует из математической теории и до некоторой степени подтверждается на опыте. Этому явлению находим аналогии в других областях с более сложным типом поведения, которое мы интуитивно расцениваем как высшее, которые проявляются как результат взаимодействия объектов с менее сложными типами поведения. Появление любви как противоядия к агрессии^F, подобно кривым Лоренца [экономического] процесса, или кооперации между разными видами, более или менее неизбежно возникающей в группе, что подчеркнул У. Олли (Allee, 1931), – это примеры такого рода сложных биологических систем.

Эти явления объяснимы (в том смысле, как объяснение понимается в [современной] науке). Направления целостной философии, которые привносят *ad hoc* [кстати] загадки [тайны] в науку всякий раз, когда они встречаются, очевидно, не нужны. Тем не менее мы можем задаться вопросом, является ли эмпирический факт характерным для этого типа явлений, что потребует его непосредственного объяснения. Это вызывает много возражений; дружественная организация биологов не может быть встречена во вселенной, в которой поведение, основанное на принципах сотрудничества и поддержки, было бы возможным, и без вашей поддержки я не смог бы поднять эту проблему. Некоторым философам, фактически, этот вопрос может показаться не реальным, хотя я подозреваю таких философов в желании чаще продемонстрировать абсурдность, чем попытаться приложить больше изобретательности в обнаружении некоторого смысла в такого рода вопросах. Даже, если ответ на этот вопрос будет положительным, это не заведет нас очень далеко; с точки зрения экзистенциалиста, жизнь обеспечила бы нам еще одну проблему; студенты Уайтхеда [Whitehead] сделали бы более счастливыми, хотя в целом непонятность этого великого писателя генерирует «несчастливость»; религиозные философы приветствовали

бы положительный ответ, но заметили бы, что это не сказало им ничего, что они не знали прежде; марксисты просто сказали бы: «Я вам так говорил». И все-таки, несмотря на это, я подозреваю, что вопрос этот стоит поднимать и что это было бы выражением, обеспечивающим некоторую реальную дихотомию между альтернативами; поэтому я и поднимаю его здесь, зная, что сам не могу, и подозревая, что в настоящее время и другие не могут дать умный и удовлетворяющий всех ответ.

Мой третий общий пункт менее метафизичен, но не без интереса. Если я прав, что более легко иметь большее разнообразие мелких, чем крупных организмов, то эволюционный процесс у мелких организмов должен несколько отличаться от такового у крупных. Везде, где есть много близкородственных симпатрических видов, следует делать акцент на точных межвидовых стыковочных барьерах, которые становятся лишними, когда, фактически, нет таких видов. Мы сами – крупные животные в этом смысле; представляется маловероятным, что специфическая лабильность, которая, кажется, имеется у человека и в рамках которой должно быть изучено даже направление нормального сексуального поведения, могла бы развиваться в некоторую меру различия вида, вовлекая близкородственных симпатрических представителей того же рода. В другой работе (Hutchinson, 1959) я попытался показать те трудности, которые возникли бы перед *Homo sapiens* в этом отношении, если предположить некоторые неподвижные процессы в его эволюционном развитии. Но, возможно, Санта Розалия обнаружит, что здесь мы рассуждаем слишком свободно, находясь все время под ее патронажем; а по сему я больше говорить не буду.

Благодарности

Доктор А. Minganti из Университета в Палермо предоставил мне возможность взобраться на Monte Pellegrino, профессор В.М. Кнох с кафедры Классического университета Юла (Yale, Коннектикут, Нью-Хавен) подсказал мне редкое и изящное греческое слово для точного выражения расплывчатой [blurring] цепи питания, доктор L.B. Slobodkin из университета в Мичигане и доктор R. MacArthur из университета в Пенсильвании снабжали меня своими обычными видами интеллектуального поощрения. Всем этим друзьям я очень благодарен.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Allee W.C. Animal aggregations: a study in general sociology. – Chicago (Illinois): Univ. Chicago Press, 1931. – 431 p.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P. Principles of Animal Ecology. – Philadelphia: W.B. Saunders Co., 1949. – 837 p.
- Barrett-Hamilton G.E.H., Hilton M.A.C. A History of British Mammals. Vol. 2. – London: Gurney and Jackson, 1911-21. – 748 p.
- Bigelow H.B. Plankton of the offshore waters of the Gulf of Maine // Bull. U.S. Bur. Fisheries, 1926, v. 40, p. 1-509.
- Brown E.S. A contribution towards an ecological survey of the aquatic and semi-aquatic Hemiptera-Heteroptera (water-bugs) of the British Isles ect. // Trans. Soc. British Entom., 1958, v. 9, p. 151-195.
- Brown W.L., Wilson E.O. Character displacement // Systematic Zool., 1956, v. 5, p. 49-64.
- Cranbrook L. Long-tailed field mice (*Apodenus*) from the Channel Islands // Proc. Zool. Soc., 1957, v. 128, p. 597-600.
- Elton C.S. The Ecology of Invasions by Animals and Plants. – London: Methuen Ltd., 1958. – 159 p.
- Hutchinson G.E. Copepodology for the ornithologist // Ecology, 1951, v. 32, p. 571-577.
- Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1958, v. 22, p. 415-427.
- Hutchinson G.E. A speculative consideration of certain possible forms of sexual selection in man // Amer. Naturalist, 1959, v. 93, p. 81-92.
- Hutchinson G.E., MacArthur R. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals // Amer. Naturalist, 1959, v. 93, p. 117-126.
- Hyman L.H. How many species? // Systematic Zool., 1955, v. 4, p. 142-143.
- Kohn A.J. The ecology of *Conus* in Hawaii // Ecol. Monogr., 1959 (in press).
- Lack D. Ecological features of the bird faunas of British small islands // J. Animal Ecol., 1942, v. 11, p. 9-36.
- Lack D. Darwin's Finches. – Cambridge: Camb. Univ. Press, 1947. – 208 p.
- Lack D. The natural regulation of animal numbers. – Oxford: Clarendon Press, 1954. – 347 p.
- Lindeman R.L. The trophic-dynamic aspect of ecology // Ecology, 1942, v. 23, p. 399-408.
- Macan T.T. A contribution to the study of the ecology of Corixidae (Hemipt) // J. Animal Ecol., 1954, v. 23, p. 115-141.
- MacArthur R.H. Fluctuation of animal populations and a measure of community stability // Ecology, 1955, v. 35, p. 533-536.
- MacArthur R.H. On the relative abundance of bird species // Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., 1957, v. 43, p. 293-295.
- Miller G.S. Catalogue of the mammals of Western Europe. – London: British Museum, 1912. – 1019 p.

- Muller S.W., Campbell A. The relative number of living and fossil species of animals // *Systematic Zool.*, 1954, v. 3, p. 168-170.
- Odum E.P. *Fundamentals of Ecology*. – Philadelphia; London: W.B. Saunders Co., 1953. – 387 p.
- Slobodkin L.B. Condition for population equilibrium // *Ecology*, 1955, v. 35, p. 530-533.
- Thorson G. Bottom communities. Chap. 17 // *Treatise on Marine Ecology and Paleoecology*. V. 1. Geol. Soc. Amer. Memoir., 1957, v. 67, p. 461-534.
- Wallace A.R. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type // C. Darwin, A.R. Wallace. *On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection*. J. Linn. Soc. (Zool), 1858, v. 3, p. 45-62.
- Wynne-Edwards V.C. *Zoology of the Baird Expedition (1950)*. I. The birds observed on central and southeast Baffin Island // *Auk*, 1952, v. 67, p. 353-391.

ПАРАДОКС ПЛАНКТОНА

Проблема, которую я хочу обсудить в данной статье⁴, касается очень парадоксальной ситуации [с развитием] планктона, особенно фитопланктона, в относительно больших водоемах.

Из многочисленных лабораторных экспериментов, проводившихся многими исследователями в течение длительного периода времени (см. обзор Provasoli, Pintner, 1960), мы знаем, что большинство видов фитопланктона – фототрофы, способные к воспроизводству и созданию популяций в неорганической среде, где имеются источник CO₂, неорганический азот, сера, соединения фосфора и многие другие химические элементы (Na, K, Mg, Ca, Si, Fe, Mn, B, Cl, Cu, Zn, Mo, Co и V), бóльшая часть из которых необходима в малых концентрациях, причем не всем видам требуется весь список элементов. Кроме того, известен ряд видов планктона, которые нуждаются в одном или нескольких витаминах, а именно: тиамине (thiamin), кобаламинах (cobalamines; витамин B₁₂ или родственные ему соединения) или биотине (biotin).

Проблема фитопланктона, по существу, заключается в том, каким образом множество видов, которые борются за одни и те же жизненно необходимые вещества, могут сосуществовать в относительно изотропной или неструктурированной окружающей среде. Эта проблема особенно остра, поскольку имеются факты, полученные на основе экспериментов по обогащению среды, убедительно свидетельствующие о том, что природные воды, по крайней мере летом, представляют собой среду с острым дефицитом питательных веществ, так что в этих условиях, по-видимому, идет исключительно суровая борьба за существование.

Согласно принципу *конкурентного исключения* (Hardin, 1960)^G, известного под множеством других названий и изучавшегося в течение длительного периода многими исследователями (см. обзоры: Rand, 1952; Udvardy, 1959; Hardin, 1960), можно было бы ожидать, что один единственный вид «переконкурирует» (outcompete) все остальные, так что в конечном счете устойчивая ситуация будет достигнута после сокращения скопления до одной популяции видов.

⁴ Статья представлена на симпозиум "Современные проблемы популяционной биологии"; доложена на заседании Американского общества натуралистов, при участии Американского общества зоологов, Экологического общества Америки и общества по изучению эволюции. Американская ассоциация развития науки, Нью-Йорк, 27 декабря 1960 г.

В последнее время принцип конкурентного исключения подвергался критике с разных сторон. Поскольку этот принцип можно вывести математически на основании относительно простых постулатов, которые на ряду с обычными математическими постулатами образуют систему аксиом, то из этого следует, что если возражения против принципа конкурентного исключения хотя бы в каком-нибудь случае оправданы и обоснованы, то некоторые (а может быть, и все) введенные биологические аксиомы также будут не верны для этого случая. Большинство возражений против принципа конкурентного исключения основано на допущении, что равновесное состояние для конкретного данного ряда условий окружающей среды практически никогда не достигается. Поскольку этот принцип относится к равновесным системам, хотя такие системы редки, он теоретически верен, хотя, на первый взгляд, имеет небольшой практический интерес.

Элементарные математические доказательства правильности этого принципа включают абстрагирование от времени. Это, однако, обеспечивает в любом данном случае ряд возможных интегральных путей, по которым популяции могут развиваться относительно друг друга, а также путей, по которым эти популяции не могут развиваться при определенном наборе условий. Если эти условия меняются, то и интегральные пути также изменятся. Тот простой факт, что состояние равновесия системы не достигается в силу внешних изменений в окружающей среде, еще не говорит о том, что конкурентная борьба, математически описываемая в теории конкурентного исключения, не встречается в природе.

Двадцать лет назад на Симпозиуме натуралистов я выдвинул идею о том (Hutchinson, 1941), что разнообразие фитопланктона объясняется главным образом постоянной невозможностью достигать состояния равновесия вследствие изменения внешних факторов. Позже я указывал на то, что никогда состояние равновесия в природе не будет достигнуто, если при неизменных условиях окружающей среды полное конкурентное вытеснение одного вида другим происходит за время (t_c) того же самого порядка, что и время (t_e), за которое происходят существенные сезонные изменения в среде. Заметим, что в любой теории непрерывных процессов изменения асимптотически направлены на то, чтобы завершить замену [видов]. Таким образом, в идеале мы имеем три возможных варианта:

1. $t_c \ll t_e$ – конкурентное исключение при состоянии равновесия системы заканчивается до значимых изменений окружающей среды;
2. $t_c \approx t_e$ – равновесие не достигается;
3. $t_c \gg t_e$ – конкурентное исключение происходит в постоянно меняющейся окружающей среде, и к концу процесса конкурирующие виды должны приспособиться жить в одиночку.

Первый вариант может встретиться при опытах с лабораторными животными в управляемых условиях; в природе, возможно, это быстро

размножающиеся бактерии при относительно постоянных условиях окружающей среды. Вторым вариантом применим к большинству организмов, время жизни которых измеряется днями и неделями; можно ожидать, что этот вариант встречается в планктоне или в случае популяций насекомых с большим количеством поколений за год. Третий вариант применим к животным с продолжительностью жизни в несколько лет, например к птицам и млекопитающим.

Таким образом, [организмы] с очень быстрым и очень медленным размножением, по всей вероятности, должны конкурировать при условиях, в которых возможно приближение к состоянию равновесия; организмы со средней скоростью размножения, по-видимому, не могут достигнуть такого состояния. Этот вывод был сделан в более ранней статье (Hutchinson, 1953), однако распространение этой работы было до некоторой степени ограничено и, думается, следует еще раз кратко его подчеркнуть.

Очевидно, неслучайно, что наиболее авторитетными сторонниками теории конкурентного исключения были лабораторные экспериментаторы (например, Gause, 1934, 1935; Crombie, 1947 и отчасти Nicholson, 1933, 1957) и зоологи-полевики, исследовавшие позвоночных животных (например, Grinnell, 1904; Lack, 1954). Главные критики подобного подхода, в особенности, Андресвота и Бёрч (Andrewartha, Birch, 1954), в основном, исследовали насекомых в полевых условиях, причем эти условия часто были сильно изменены деятельностью человека^H.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ И ОСОБЕЙ

Мак-Артур (MacArthur, 1957, 1960) доказал, что если сделать некоторые разумные предположения относительно природы многообразия ниш в крупных гомогенно-разнообразных биотопах⁵, то распределение видов в состоянии равновесия будет подчиняться закону, по которому i -й редкий вид в популяции из S_s видов и N_s особей будет представлен в количестве, определяемом по следующей формуле:

$$\frac{N_s}{S_s} = \sum_{i=1}^r \frac{1}{S_s - i + 1} .$$

⁵ Биотоп считается *гомогенно-разнообразным* относительно группы организмов, если элементы мозаики окружающей среды, относящиеся к данным организмам, малы по сравнению со средними размерами областей распространения этих организмов. *Гетерогенно-разнообразный биотоп* подразделяется на элементы, причем некоторые из них занимают площадь большую по сравнению с областями распространения организмов. Лес будет гомогенно-разнообразным по отношению к большей части птиц, тогда как большой участок лесонасаждений в открытой местности – гетерогенно-разнообразен (Hutchinson, 1957, 1959).

Это распределение, которое для удобства будем далее называть *распределением типа I*, исключительно удачно подходит для птиц в гомогенно-разнообразных биотопах (MacArthur, 1957, 1960), моллюсков рода *Conus* (Kohn, 1959, 1960) и, по крайней мере, одной популяции млекопитающих (J. Armstrong, личное сообщение). Это распределение не верно ни для фаун птиц в гетерогенно-разнообразных биотопах, ни для диатомовых водорослей, обрастающих на покровных стеклах (Patrick, 1943, цит. по: MacArthur, 1960), ни для почвенных членистоногих (arthropods; Hairston, 1959). Используя данные Фогета (Foged, 1954) о распределении планктонных диатомовых водорослей в озере Брендегард (Braendegard) на датском острове Фунен (Funen), становится очевидным (рис. 1), что распределение типа I также не подходит для описания скоплений диатомовых популяций в естественных условиях.

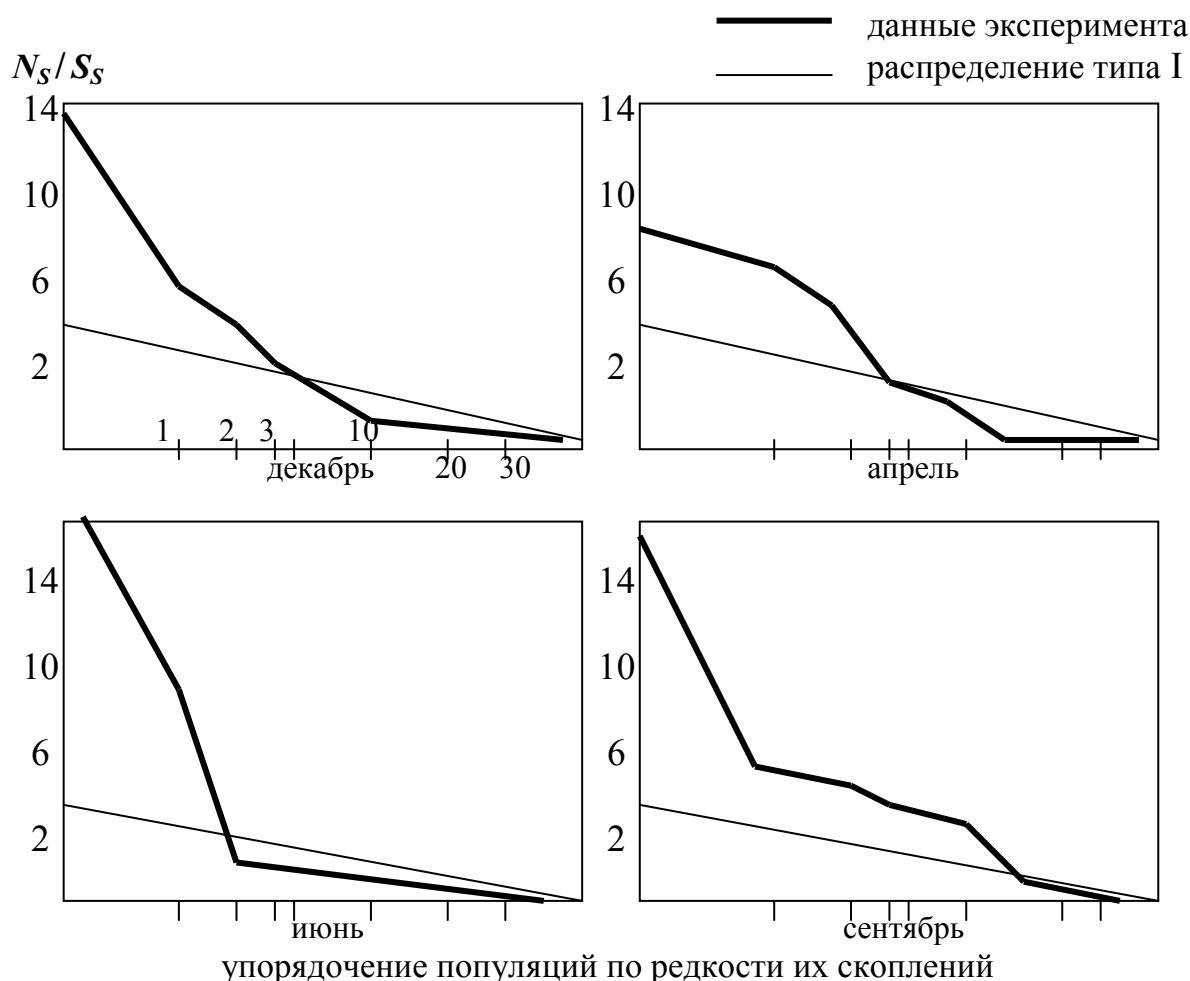


Рис. 1. Распределение плотности особей видов вдоль оси классификационного порядка редкости для планктонных диатомовых водорослей в оз. Брендегард для четырех сезонов (по данным Фогета), демонстрирующее распределение типа IV.

Единица популяции для каждого вида равна отношению общего числа особей (N_S) к общему числу видов (S_S)

Мак-Артур (MacArthur, 1957, 1960) вывел еще два типа (II и III) распределения видов в соответствии с различными биологическими гипотезами. Эти распределения, в отличие от типа I, не основаны на принципе конкурентного исключения. Пока что в природе известно только распределение типа I, а также эмпирическое распределение, которое я буду называть распределением типа IV. Распределение типа IV, полученное при исследовании диатомовых водорослей на покровных стеклах, планктона литоральной зоны оз. Брендегард, а также при изучении почвенных членистоногих, отличается от распределения типа I тем, что обильные виды встречаются чаще, а редкие – реже. Это следовало бы объяснить влиянием гетерогенного разнообразия биотопов, так как если они состоят из участков, в каждом из которых отношение числа видов к числу особей различно, то сумма по всем скоплениям дает такую кривую. По существу, это не отличается от идеи Хэстона (Hairston, 1959) о более структурированном сообществе почвенных членистоногих по сравнению с [сообществом] птиц. Такое сообщество, по-видимому, может возникнуть в том случае, когда окружающая среда меняется в направлении более благоприятном для одних видов за счет ухудшения условий для других, прежде чем будет достигнуто равновесное состояние [системы]. Это, своего рода, временный аналог гетерогенному разнообразию [биотопа]. Распределение типа IV не обязательно подразумевает неравновесное состояние, но если мы допускаем, что экологические ниши отделены от гиперпространственной ниши какой-нибудь границей, столь же вероятной, как и любая другая граница, то можно заключить, что в основе этого типа распределения лежит либо неравновесная во времени [система], либо чрезмерно разнообразная по пространству.

ПРИМЕНЕНИЕ К ПЛАНКТОНУ

Прежде чем задать вопрос о том, почему планктонные ассоциации либо никогда не достигают равновесного состояния во времени, либо приближаются к гетерогенному разнообразию в пространстве довольно хитрым путем, желательно выяснить, какую роль играет обычное гомогенное разнообразие экологической ниши. Наличие светового градиента во всех поверхностных водах днем неизбежно приводит к некоторому разнообразию, но в эпилимнии озер шансы любого организма на то, чтобы постоянно находиться на свету с особо узким диапазоном интенсивности, в условиях турбулентного перемешивания вод очень незначительны. Днем стабильность эпилимниона, понятно, не доходит до нуля, однако наличие в малом объеме воды большого числа конкурентов не может быть объяснено малозначащими, небольшими вертикальными изменениями. Специфические химические условия в поверхностном слое, возможно, благоприятны для некоторых видов, но это объяснение вряд ли выглядит адекватным.

Ленгмюровская спираль ветровых течений также может вызвать отделение подвижных форм от неподвижных или разделить организмы с различной плотностью, но это воздействие будет незначительным и временным. Трудно поверить, что в открытой воде с турбулентным перемешиванием существует много благоприятных возможностей для многообразия экологических ниш.

СИМБИОЗ И КОММЕНСАЛИЗМ

Математическая теория конкуренции позволяет исследовать отношения комменсализма и симбиоза путем простой перемены знака одной из двух или обеих функций конкуренции. Было показано (Gause, Witt, 1935), что при некоторых условиях виды-комменсалы и виды-симбионты могут занимать одну и ту же экологическую нишу. Имеются некоторые немногочисленные доказательства того, что иногда вода, в которой рос один вид водорослей, оказывала стимулирующее действие на рост других видов (Lefevre et al., 1952; см. также Hartman, 1960), хотя, что более вероятно, такая вода должна оказывать ингибирующее действие¹. Так как некоторые виды фитопланктона (phytoplankters) нуждаются в витаминах, а другие – нет, то в большинстве случаев более эффективные виды, потребляющие витамины, производимые в избытке другими, менее эффективными видами, не потребляющими подобных химических соединений, могут создавать разнородную равновесную систему. Можно с полным основанием предполагать, что именно такая ситуация и наблюдается с фитопланктоном. Интересно отметить, что многие водоросли, нуждающиеся в витаминах, очень малы и что группы, нуждающиеся в них (Euglenophyta, Chrytophyceae, Cystophyceae и Dinophyceae), имеют тенденцию быть подвижными видами. Подвижность дает таким организмам преимущество при отыскании редко встречающихся питательных молекул органического и неорганического происхождения. Неподвижные формы планктона могут получить сходные преимущества лишь в турбулентной среде (Munk, Riley, 1952), которая представляется значительно более опасной, чем случайное плавание во всех направлениях [в спокойной водной среде].

РОЛЬ ХИЩНИЧЕСТВА

Можно доказать теоретически, как это сделали доктор Мак-Артур и я в одной беседе, что если размножение одного из двух конкурирующих видов ограничено его поеданием хищником, в то время как другой вид не так ограничен или служит жертвой для других хищников, то сосуществование обоих видов при некоторых условиях вполне возможно. Это должно привести к некоторому многообразию и жертв, и хищников в гомогенной среде.

ПОСЛЕДСТВИЯ НЕРАВНОВЕСНЫХ СОСТОЯНИЙ

Явления синергизма, с одной стороны, и хищничества – с другой, возможно, создали бы условия для развития планктона с уравновешенным разнообразием даже в такой окружающей среде, которая, по существу, безгранична и изотропна. Тем не менее, однако, сомнительно, что эти факторы могли бы обеспечить возможность сосуществования скоплений, состоящих из десятков различных видов. По крайней мере, в однородной воде открытого океана, казалось бы, нет никаких других возможностей для существования неравновесного или, как назвал его Мак-Артур (MacArthur, 1960), оппортунистического сообщества.

Очень существенное возражение против гипотезы оппортунистического сообщества состоит в том, что если много видов живет в фактически изменяющейся среде, которая регулирует их конкуренцию, то случайное вымирание, вероятно, будет представлять собой важный аспект этого процесса⁶. Тот факт, что вымирание не является таковым, по крайней мере в некоторых случаях, доказывается постоянным и непрерывным наличием определенных доминирующих видов планктонных диатомовых водорослей, например таких, как микрофосильных водорослей в отложениях, оседавших при почти однородных и неизменных условиях в течение сотен и тысяч лет. Это с очевидностью вытекает, например, из проведенных Патриком (Patrick, 1943) исследований диатомовых водорослей водохранилища Линслей (Linsley Pond), в котором в течение длительного времени совместно встречались виды *Stephanodiscus astrea*, *Melosira ambigua* и не-

⁶ Вероятность вымирания всегда ограничена, даже в отсутствии конкуренции; однако для рассматриваемых популяций аргументы, приведенные, например, Коулом (Cole, 1960), кажутся автору неубедительными. В озере с площадью 1 км² (или 10⁶ м²) в слое воды толщиной только в 1 м, с концентрацией какого-либо [микро]организма одна особь на один литр воды, что почти не поддается определению с помощью стандартных планктонологических методов, будет существовать популяция численностью $N_0 = 10^9$ особей. Если особи популяции делятся и два продукта деления имеют равные шансы на выживание и дальнейшее размножение, то для того, чтобы популяция оставалась стабильной, необходимо определять вероятность случайного вымирания (Skellam, 1955) по формуле $p = [t/(1-t)]^{N_0}$, где t – время, измеряемое в поколениях. При больших значениях N_0 и t возможна аппроксимация $t = -N_0 / \ln p_e$. В рассматриваемом озере вероятность p_e должна достигнуть значения 0,01 в течение жизни $2,2 \cdot 10^8$ поколений, что для большинства видов фитопланктона будет составлять свыше миллиона лет. Из существующих [на Земле] в настоящее время озер меньше чем полдюжины будут так стары, как рассматриваемые нами, причем все они значительно больше, чем гипотетическое озеро в 1 км².

которые виды *Cyclotella*. Конечно, всегда можно предположить, что постоянные виды непрерывно повторно поставляются извне всякий раз, когда они вымирают локально, однако подобного рода объяснение наблюдаемого постоянства не кажется подходящим.

ОБОСНОВАНА ЛИ КОНЦЕПЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА?

Ввиду парадоксальности природы фитопланктона вполне оправданным выглядит вопрос о степени правильности самой концепции. Для океана несомненным фактом является самосохранение сообщества [фитопланктона]; а вот в озерах, как считали долгое время, сообщество главным образом является эволюционной производной прибрежного бентоса (см., например, Wesenberg-Lund, 1908, p. 323-325); в последнее время накопилось много данных, позволяющих предположить, что происхождение [сообществ фитопланктона] в ряде случаев это не эволюционный процесс (в традиционном смысле этого слова), а ежегодно повторяющийся процесс перехода некоторых видов бентосной флоры в планктон. Замечательные исследования Лунда (Lund, 1954, 1955) по *Melosira* показали, что планктонные разновидности этого рода становятся бентосными, хотя они, по видимому, попадают в условия, несовместимые с размножением, в силу того, что турбулентное перемешивание воды недостаточно, чтобы поддерживать организмы на плаву. Брук (Brook, 1959) полагает, что некоторые из планктонных разновидностей литорально-бентосных десмидиевых водорослей являются негенетическими модификациями популяций ежегодно появляющихся в прибрежной полосе. Если бы бóльшая часть планктона состояла из видов с четко определенными, хотя и несколько ограниченными, литорально-бентосными экологическими нишами, из которых временами в открытом водном пространстве развиваются многочисленные культуры, но, возможно, остающиеся без потомства, то значительная часть нашего парадокса развития фитопланктона исчезнет. В море, по видимому, должны иметь место синергизм, хищничество, возможность или невозможность достичь равновесного состояния, но в пресных водах мы можем получить еще большее разнообразие видов вследствие временного вторжения [транзит, инвазия] таких видов, которые в бентосе, видимо, занимают гетерогенно-разнообразные биотопы, подобно почвенной фауне, изученной Хэстоном (Hairston, 1959).

Имеющиеся данные, кажется, указывают на то, что для некоторой области не существует корреляции между площадью озера и числом видов его фитопланктона. Это со всей очевидностью вытекает из фундаментального исследования озер Финляндии (Järnefelt, 1956), а также пятнадцати индонезийских озер (Rutter, 1952). В последнем случае коэффициент корреляции между логарифмом количества видов фитопланктона и логариф-

мом площади исследованных озер (использовались согласованные количественные данные) равнялся $-0,019$, что не достоверно отличается от нуля.

Совершенно очевидно, что в этих случаях происходит нечто, что существенно отличает [данную ситуацию] от распределения видов наземных животных на мелких островах, о чем так блестяще говорил доктор Э.О. Вилсон (E.O. Wilson) в своем докладе, представленном на данном Симпозиуме (см. сноску на с. 280). На первый взгляд, очевидная независимость, о которой свидетельствуют лимнологические данные, также может показаться не соответствующей гипотезе, выдвигаемой в этой статье. Если, однако, предположить, что влияние прибрежной полосы на состав видов уменьшается при увеличении водной поверхности озера, в то время как разнообразие прибрежной флоры, которая может войти в состав планктона, увеличивается вместе с ростом длины прибрежной полосы, в связи с чем возрастают возможности повышения разнообразия, то нам следовало бы ожидать значительно меньший результат влияния [площади на число видов фитопланктона], чем это ожидалось первоначально. Таким образом, отсутствие этой зависимости не противоречит точке зрения автора.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Цель данной статьи, кроме изложения некоторых привлекательных для меня соображений по этому специальному предмету, заключалась в том, чтобы продемонстрировать, как некоторая теория (а именно, теория конкурентного исключения) может быть использована для исследования такой ситуации, в которой главные выводы [этой теории] с эмпирической точки зрения выглядят ошибочными. Именно потому, что теория аналитически верна и, в некотором смысле, тавтологична, мы можем доверять ей при выяснении причин ее эмпирической ошибочности. Конечно, возможно, что некоторые исследователи с большей проницательностью (интуицией) могли бы глубже проанализировать проблему планктона и без теории, которую я предложил; однако в настоящий момент я доволен тем, что продемонстрировал возможные пути подхода к решению проблемы и, надеюсь, донес их до Вас.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Andrewartha H.G., Birch L.C. The Distribution and Abundance of Animals. – Chicago: Univ. Chicago Press, 1954. 782 p.
- Brook A.H. The status of desmids in the plankton and the determination of phytoplankton quotients // J. Ecol., 1959, v. 47, p. 429-445.
- Cole L.C. Competitive exclusion // Science, 1960, v. 132, p. 348.
- Crombie A.C. Interspecific competition // J. Animal Ecol., 1947, v. 16, p. 44-73.
- Feller W. Die Grundlagen der Volterraschen Theorie des Kampfes von Dasein in Wahrscheinlichkeitstheoretischer Behandlung // Acta Biotheoret., 1939, Bd. 5, s. 11-40.
- Foged N. On the diatom flora of some Funen Lakes // Folia Limnol. Scand., 1954, v. 5, p. 1-75.
- Gause G.F. The Struggle for Existence. – Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. – 163 p.
- Gause G.F. Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie // Actual. Scient. Indust., 1935, v. 277, p. 1-62.
- Gause G.F., Witt A.A. Behavior of mixed populations and the problem of natural selections // Amer. Naturalist, 1935, v. 69, p. 596-609.
- Grinnell J. The origin and distribution of the chestnut-backed Chickadee // Auk, 1904, v. 21, p. 364-382.
- Hairton N.G. Species abundance and community organization // Ecology, 1959, v. 40, p. 404-416.
- Hardin G. The competitive exclusion principle // Science, 1960, v. 131, p. 1292-1298.
- Hartman R.T. Algae and metabolites of natural waters // The Pymatuning symposia in ecology: the ecology of algae. Pittsburgh: Pymatuning Laboratory of Field Biology, Univ. Pittsburgh Special Publ., 1960, № 2, p. 38-55.
- Hutchinson G.E. Ecological aspects of succession in natural populations // Amer. Naturalist, 1941, v. 75, p. 406-418.
- Hutchinson G.E. The concept of pattern in ecology // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., 1953, v. 105, p. 1-12.
- Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1957, v. 22, p. 415-427.
- Hutchinson G.E. Il concetto moderano di nicchia ecologica // Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 1959, v. 11, s. 9-22.
- Järnefelt H. Zur Limnologie einiger Gewässer Finnlands. XVI. Mit besonderer Berücksichtigung des Planktons // Ann. Zool. Soc. "Vancimo", 1956, v. 17(1), p. 1-201.
- Kohn A.J. The ecology of *Conus* in Hawaii // Ecol. Monogr., 1959, v. 29, p. 47-90.
- Kohn A.J. Ecological notes on *Conus* (Mollusca: Gastropoda) in the Trincomalee region of Ceylon // Ann. Mag. Nat. Hist., 1960, v. 13(2), p. 309-320.
- Lack D. The natural regulation of animal numbers. VIII. – Oxford: Clarendon Press, 1954. – 343 p.
- Lefèvre M., Jakob H., Nisbet M. Auto- et heteroantagonisme chez les algues d'eau douce // Ann. Stat. Centr. Hydrobiol. Appl., 1952, v. 4, p. 5-197.

- Lund J.W.G. The seasonal cycle of the plankton diatom, *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. *subarctica* O. Müll // J. Ecol., 1954, v. 42, p. 151-179.
- Lund J.W.G. Further observations on the seasonal cycle of *Melosira italica* (Ehr.) Kütz. *subarctica* O. Müll // J. Ecol., 1955, v. 43, p. 90-102.
- MacArthur R.H. On the relative abundance of bird species // Proc. Natl. Acad. Sci., 1957, v. 11, p. 293-295.
- Munk W.H., Riley G.A. Absorption of nutrients by aquatic plants // J. Mar. Research, 1952, v. 11, p. 215-240.
- Nicholson A.J. The balance of animal populations // J. Animal Ecol., 1933, v. 2(suppl.), p. 132-178.
- Nicholson A.J. The self-adjustment of populations to change // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 1957, v. 22, p. 253-173.
- Patrick R. The diatoms of Linsley Pond, Connecticut // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., 1943, v. 95, p. 53-110.
- Provasoli L., Pintner I.J. Artificial media for fresh-water algae: problems and suggestions // The Pymatuning symposia in ecology: the ecology of algae. Pittsburgh: Pymatuning Laboratory of Field Biology, Univ. Pittsburgh Special Publ., 1960, № 2, p. 84-96.
- Rand A.L. Secondary sexual characters and ecological competition // Fieldiana Zool., 1952, v. 34, p. 65-70.
- Ruttner F. Plankton studien der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition // Arch. Hydrobiol. Suool., 1952, Bd. 21, p. 1-274.
- Skellam J.G. The mathematical approach to population dynamics // The Numbers of Man and Animals / Ed. by J.G. Cragg, N.W. Pirie. – Edinburgh (Scotland): Oliver and Boyd (for the Institute of Biology), 1955, p. 31-46.
- Udvardy M.F.D. Notes on the ecological concepts of habitat, biotope and niche // Ecology, 1959, v. 40, p. 725-728.
- Wesenberg-Lund C. Plankton investigations of the Danish lakes. General part: the Baltic freshwater plankton, its origin and variation. – Copenhagen (Denmark): Gyldendalske Boghandel, 1908. – 389 p.

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^A Статья представляет собой Президентский адрес (доклад), зачитанный Дж. Хатчинсоном 30 декабря 1958 г. в Вашингтоне в Американском обществе натуралистов.

^B *Equus caballus* – предок современной лошади.

^C Здесь подразумевается механизм колебания параметров популяций (численность, биомасса) в границах толерантности.

^D Через восемь лет после этого замечания Р. Роут (Root, 1967, цит. по: Розенберг и др., 1999) предложил понятие «гильдия» – группа видов, которые делят один и тот же ресурс и потому связаны отношениями наиболее острой конкуренции. Примером могут служить кенгуру и овца – крупные травоядные животные, при совместном обитании питающиеся почти одной и той же пищей (Griffiths, Barker, 1966, цит. по: Одум, 1986); имели видов *Bombus appositus* и *B. kirbyellus* («длиннохоботные»), предпочитающие растения с длинными венчиками, особенно *Delphinium barbeyi*, или видов *Bombus bifarius*, *B. sylvicola* и *B. frigidus* («короткохоботные»), питающихся на всевозможных сложноцветных и на иван-чае (*Chamaenerion angustifolium*), у которых довольно короткие венчики (Рукс, 1982, цит. по: Бигон и др., 1989, т. 2, с. 220). Еще один классический пример гильдии приводит Р. Уиттекер (1980) – несколько видов голубей, различающихся средней массой животных и питающихся плодами пропорционально различающегося размера. Еще одна цитата и еще один пример гильдии (Gause, 1934, цит. по: Гаузе, 2002, с. 24): «Интересные примеры существования различных ниш у близких видов удалось недавно получить А.Н. Формозову. Им была исследована экология близких видов крачек, живущих совместно в определенном районе, причем оказалось, что их интересы совершенно не сталкиваются, так как каждый вид производит охоту в совершенно определенных условиях, отличных от другого... Так, пестроклювая крачка улетает в открытое море и охотится там за некоторыми видами рыб. Черноклювая крачка кормится исключительно на суше, и ее можно наблюдать в степи на расстоянии многих километров от берега моря, где она уничтожает саранчовых и ящериц. Речная и малая крачки ловят рыбу недалеко от берега, высматривая ее во время полета и затем падая в воду и погружаясь на незначительную глубину. При этом легкая малая крачка хватается рыбу на тонких мелких местах, а речная крачка прodelывает это несколько дальше от берега. Таким образом,

этим четыре вида крачек, живущие бок о бок на одном небольшом острове и довольно близкие морфологически, резко отличаются по всем своим особенностям питания и способам добывания пищи».

Понятие «гильдия» чаще используется экологами-зоологами, так как в растительных сообществах виды делят одни и те же ресурсы (свет, элементы питания, воду и пр.). Тем не менее, по-видимому, как о гильдиях, так же можно говорить и о синузиях, в которых популяции делят одно и то же пространство и потому наиболее интенсивно конкурируют за одни и те же ресурсы (например, ярус деревьев в лесу умеренной широты; синузия весенних эфемероидов в широколиственном лесу; синузия однолетников в пустыне, развивающаяся после осадков и т.д.; Миркин и др., 1989).

^E Принцип преадаптации – один из основных в системологии (Георгиевский, 1974; Флейшман, 1982, с. 22-23). Под экологической преадаптацией понимаются наследственные механизмы (сохраняемые в ходе естественного отбора) предварительной подготовки биологической системы (в первую очередь, особи и популяции) к встрече с новыми, но эволюционно «известными» условиями жизни (например, запасание пищи, залегание в спячку, отлет птиц на юг и т.д.; Реймерс, 1990, с. 394). Для экосистем в целом четкое выделение подобного эффекта весьма затруднено.

^F Здесь необходимо указать на вклад П.А. Кропоткина в методологию эколого-эволюционных исследований, который состоит в том, что он использовал «метод естественных наук, положенный в основу анархической теории и приведший к обоснованию взаимной помощи и солидарности как фактора эволюции...» (Пирумova, 1972, с. 117). Две цитаты самого Кропоткина лучше всего дают представление о его взглядах. «По мнению Кесслера (речь в январе 1880 г. на съезде русских естествоиспытателей профессора Карла Федоровича Кесслера, декана Санкт-Петербургского университета. – Г.Р.), помимо закона **Всемирной Борьбы**, в природе существует еще закон «**Взаимной Помощи**» (выделено автором. – Г.Р.), который для успешности борьбы за жизнь, и в особенности для прогрессивной эволюции видов, играет гораздо более важную роль, чем закон Всемирной Борьбы. Это предположение, которое, в действительности, явилось лишь дальнейшим развитием идей, высказанных самим Дарвиным в его "Происхождении Человека", казалось мне настолько правильным и имеющим такое громадное значение, что с тех пор, как я познакомился с ним (в 1883 году), я начал собирать материалы для дальнейшего развития этой идеи...» (Кропоткин, 1907, с. 4). «Когда Гексли выпустил в свет свой "манифест" о борьбе за существование ("Struggle for Existence and its Bearing upon Man"), который, с моей точки зрения, был совершенно неверным изображением явлений природы, как мы их видим в тайге и в степях,

– я обратился к редактору "Nineteenth Century" (Джеймс Новлес [J. Knowles]. – Г.Р.), прося его дать место на страницах редактируемого им журнала, для обработанной критики взглядов одного из выдающихся дарвинистов...» (с. 8).

^G Сегодня принцип конкурентного исключения, как в отечественной, так и в зарубежной литературе прочно закреплен за именем Г.Ф. Гаузе (см. настоящий сборник).

^H В экологии растений, с легкой руки Роберта Уиттекера (Whittaker, 1962; см. также, например, Миркин, 1986), даже появилось понятие «экология экологов»: «северные» экологи и фитоценологи, работавшие с лесами, сталкивались с устойчивыми и сильными доминантами, формирующими растительные сообщества, и потому в большей степени придерживались дискретного видения растительности, а их «южные» коллеги исследовали травяную растительность, где доминанты выражены нечетко, наблюдаются явления смено- и полидоминантности, что и заставляет их прийти к континуальным представлениям о растительности.

^I Хотя за последние годы экспериментальных данных о трофических метаболических связях добавилось не так уж много, укажем на монографию Н.С. Абросова и Б.Г. Коврова (1977), в которой не только обсуждаются новые данные о трофической роли продуктов метаболизма в водных сообществах микроорганизмов, но и предлагаются интересные модели этих процессов. Авторы различают экосистемы с линейной метаболической цепью (каждый последующий вид потребляет метаболиты предыдущего) и экосистемы с расширенной метаболической цепью (каждый последующий вид потребляет и метаболиты предыдущего вида, и органические вещества, которые служат субстратом для предыдущего вида). Эти исследования получили свое развитие и в другой монографии (Абросов, Боголюбов, 1988).

Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. – Новосибирск: Наука, 1988. – 333 с.

Абросов Н.С., Ковров Б.Г. Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. – Новосибирск: Наука, 1977. – 190 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции, сообщества: В 2 т. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.; Т. 2. – 477 с.

Гаузе Г.Ф. Борьба за существование. – М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2002. – 160 с.

Георгиевский А.Б. Проблемы преадаптации. – Л.: Наука, 1974. – 234 с.

- Кропоткин П.А.** Взаимная помощь, как фактор эволюции / Пер. с англ. В.П. Батурина под ред. автора. – СПб.: Изд. товарищества "Знание", 1907. – 352 с.
- Миркин Б.М.** Что такое растительные сообщества. – М.: Наука, 1986. – 164 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.** Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
- Одум Ю.** Экология: В 2 т. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.
- Пирумова Н.М.** Петр Алексеевич Кропоткин. – М.: Наука, 1972. – 223 с.
- Реймерс Н.Ф.** Природопользование: Словарь-справочник. – М.: Мысль, 1990. – 637 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.** Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. – Самара: СамНЦ РАН, 1999. – 396 с.
- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
- Флейшман Б.С.** Основы системологии. – М.: Радио и связь, 1982. – 368 с.
- Whittaker R.H.** Classification of natural communities // Bot. Rev. – 1962. – V. 28. – P. 1-239.

Р. Мак-Артур¹

МОДЕЛИ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ

¹ MacArthur R. Patterns of species diversity // Biol. Rev. – 1965. – V. 40. – № 4. – P. 510-533 (Пер. с англ. Г.С. Розенберга.)



Роберт Мак-Артур (Robert H. MacArthur; 1930-1972) — американский эколог.

Получив математическое образование, он сближается с экологами, группирующимися вокруг Дж. Хатчинсона. Одна из первых его работ была посвящена анализу соотношения численности разных видов в сообществе. Огромен вклад Мак-Артура в теоретическую экологию.

Совместно с Э. Уилсоном он публикует небольшую по объему (всего 200 страниц), но яркую и по идеям, и по изложению книгу "Теория островной биогеографии" (1967 г.). Его последняя работа

"Географическая экология" (издана в 1972 г.) была написана стремительно, всего за несколько месяцев, когда он уже знал о своей неизлечимой болезни...

I. ВВЕДЕНИЕ²

Существуют [различные] модели разнообразия видов^A. Обычно имеется возрастающий градиент числа видов от полюсов к экватору, а также обобщенная модель отдаленных или малых островов, имеющих меньшее количество видов, чем более крупные острова вблизи источника колонизации. Наконец, в пределах достаточно маленькой области имеется то, что можно назвать моделями [разнообразия] внутри и между местообитаниями, хотя различия весьма смутны. Модель разнообразия внутри местообитания предсказывает число видов, которые сосуществуют назло регулярно поддерживаемой через питание конкуренции в данном месте или которые выбрали другой механизм регулирования для сосуществования. Но общее число видов в географической области обычно превышает число видов в пределах местообитания, так как разные виды занимают разные местообитания; это и есть пример модели разнообразия между местообитаниями. Если модели разнообразия полностью случайны из-за исторических катастроф, то это предмет рассмотрения геологов, а не экологов. Регулярность некоторых из моделей для больших таксономических групп предполагает, что они были установлены в соответствии с некоторыми достаточно простыми принципами; целью статьи и является рассмотрение некоторых фактов и некоторых предлагаемых объяснений. Для знакомства с более полной библиографией предмета читатель может обратиться к работе Гудола (Goodall, 1962).

Аналогии обычно применяются как средство объяснения особенностей проблемы. Если мы зададим вопрос: «Почему одна библиотека содержит большее число книг, чем другая?», мы получим ответы двух типов. Если обе библиотеки заполнены, то ответ («пространственный») должен быть связан с длиной библиотечных полок и средним расстоянием между центрами книг. Если, с другой стороны, библиотеки еще не заполнены, то ответ («исторический») об их различии будет дан в терминах их возраста и нормативов приобретения и удаления книг. Те же самые типы ответов соответствуют вопросу о разнообразии видов: если сравниваемые области не насыщены видами, ответ будет связан, соответственно, со скоростью видообразования и продолжительностью незанятости; если области насыщены видами, ответ должен быть выражен в терминах размеров экологической ниши (биологический эквивалент длины книжных полок) и подобия сосуществующих видов (аналог расстояния между книгами). Конечно, нет

² Работа выполнена в Отделе биологии Принстонского университета; поступила в редакцию 8 февраля 1965 г.

необходимости для [описания] разных типов видового разнообразия иметь один тип объяснения. Действительно, предположим, что есть веские основания считать, будто число видов в пределах местообитания довольно быстро достигает степени насыщенности, в то время как общее число видов всей области (объединение местообитаний) продолжает постепенно расти. Таким образом, возможна ситуация, когда общее количество видов [всей области] лучше будет описано моделью «исторической», модель же разнообразия внутри местообитания позволит дать объяснение в терминах равновесия.

II. МЕРЫ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Самая простая мера видового разнообразия – это подсчет числа видов. Этот подход применяется к резидентным (постоянно проживающим), а не к случайным видам. Таким образом, орнитолог при переписи размножающихся птиц в лесу площадью в пятнадцать акров обычно игнорирует некоторую замеченную одинокую морскую птицу, занесенную штормом. Он подсчитывает только те виды, для которых имеются очевидные свидетельства их размножения. Типичный результат переписи гнездящихся птиц (breeding-bird) – это фактически точный список всех видов с не совсем точным подсчетом числа пар каждого. В дальнейшем мы будем часто использовать данные таких переписей. Но проблема становится более сложной для ботаника, который, подсчитывая число деревьев в том же лесу, не может так легко устранить из подсчета дерево, которое «has no business there» и выросло из семени, занесенного сюда много лет тому назад из смежного и более подходящего местообитания. Под «has no business there» мы подразумеваем, что вид не может сам поддерживать себя в пределах леса, а должен «полагаться» на иммиграцию для длительного существования в нем. Дж. Ориэнс (G.H. Orians; личное сообщение) даже предложил считать, что [теоретически] только один наиболее теневыносливый вид дерева сохранился бы в большом лесу с однородной топографией и почвой, а все остальные виды в этом месте – временны и случайны. Следовательно, проблема весьма серьезна. Однако деревья, как и птицы, могут быть подсчитаны и идентифицированы сравнительно легко, имеются многочисленные результаты таких переписей (даже если они должны интерпретироваться с осторожностью). Подсчеты и деревьев, и птиц могут быть полными: каждое дерево или вид гнездящейся птицы в пятнадцатиакровом лесу могут быть подсчитаны. Многие другие подсчеты видов представляют собой выборки: почвенные артроподы, собранные в цилиндр, или рыбы, выловленные сетью, обычно не содержат всех существующих [в данном месте] видов. Некоторые из редких видов, вероятно, будут отсутствовать. Однако после того, как проведены повторные наблюдения и получена неко-

торая выборка, относительно полный список видов может быть составлен, даже если точная оценка числа особей видов невозможна.

Таким образом, подсчет видов или получение выборки (с или без данных относительного обилия видов) обычно доступны. Эти весьма простые подсчеты видов оказываются адекватными для исследования некоторых моделей видового разнообразия.

Различные авторы используют улучшенные меры видового разнообразия, разработанные для того, чтобы преодолеть два основных недостатка использования подсчетов видов. Эти потенциальные недостатки подсчетов видов состоят в том, что они не принимают во внимание численности видов и что они зависят от размера выборки. Так, в варианте с 99 особями одного вида и 1 особью второго и с 50 особями одного и 50 особями другого вида мы получаем список из двух видов и в том, и в другом случае. И все же большинство из нас интуитивно чувствует, что второй вариант переписи должен рассматриваться как более разнообразный. Чтобы преодолеть эту трудность, было предложено два, по существу, различных пути.

Первый способ – это попытка подобрать среди статистических распределений такое, которое бы учитывало относительное обилие видов. Так, было предложено (Fisher et al., 1943), чтобы выборка видов некоторой территории описывалась отрицательным биномиальным распределением обилия. Они предложили аппроксимировать его логарифмическими сериями (лог-серии, log-series). Эти распределения достаточно хорошо описывают данные для видов моли, пойманных в легкие ловушки, а параметр лог-серии принимается в качестве соответствующей меры видового разнообразия (см. [Williams, 1964] для дальнейших результатов). Аналогично было показано (Preston, 1948), что для различных списков число видов N обилия x может быть аппроксимировано логнормальным распределением, которое для удобства Престон записал в следующей форме:

$$y = y_0 \exp \left\{ aR^2 \right\} = y_0 \exp \left\{ -\frac{R^2}{2\sigma^2} \right\}, \quad (1)$$

где R – число «октав» справа или слева от моды распределения, а каждая «октава» является удвоением предыдущей. Таким образом, первые октавы (ось x) – 1-2 особи, 2-4 особи, 4-8 особей, 8-16 особей и т.д., и число видов (ось y) с обилием в пределах этих октав задается уравнением (1). Престон наносит на график одну точку для каждой октавы, задавая ее числом видов, чье обилие соответствует данной октаве. Потом он подгоняет усеченное нормальное распределение к этим точкам. (Фактически после того, как 2, 4, 8, 16 и т.д. стали границами изобилия, принадлежа как бы двум октавам одновременно, вид с таким обилием пополам заносится в каждую из соседних октав.) На рис. 1 показано распределение числа видов диатомовых водорослей с учетом их обилия, полученное Патрик (Patrick, 1954) с

использованием техники Престона. [В соответствии с методами, которые были описаны Патрик, предметное стекло оставляют в пресной воде на определенное время; затем диатомовые водоросли, которые поселились и стали воспроизводиться на нем, идентифицируют и подсчитывают. Так как пресноводные диатомовые – это не свободно живущие виды планктона, эти стекла представляют собой очень удобные модели сообществ.]

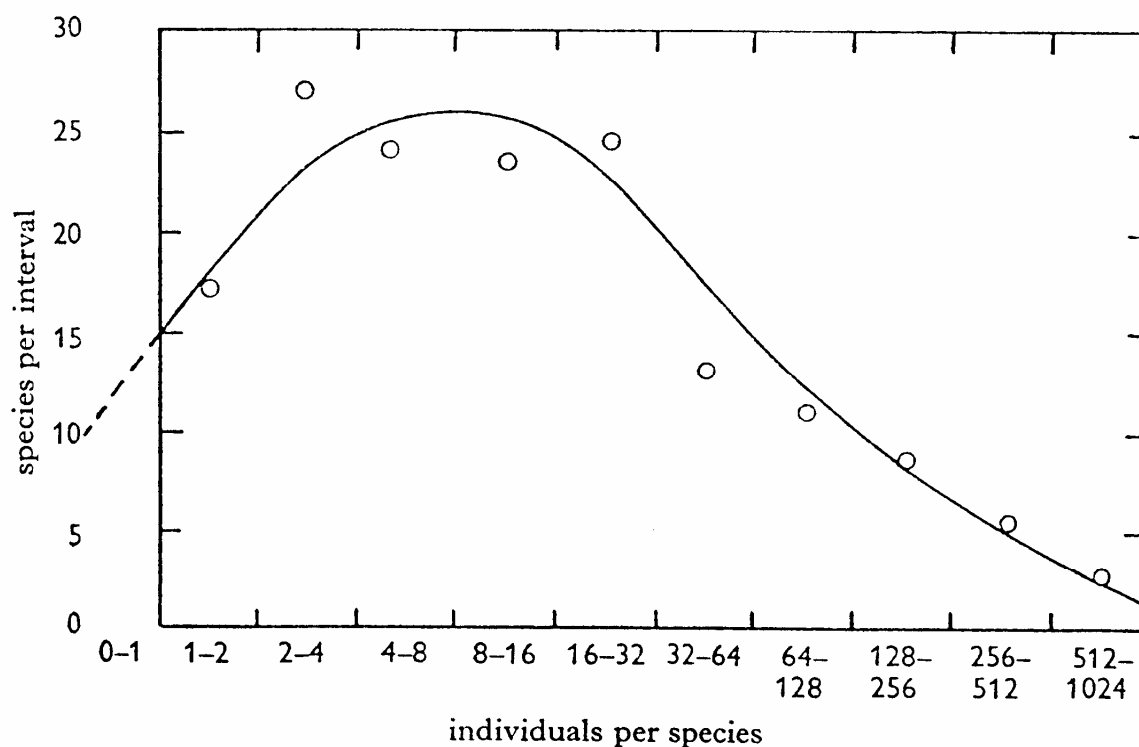


Рис. 1. Обилие видов диатомовых водорослей на предметных стеклах по методу Престона. Количество видов с обилием 1-2, 2-4, 4-8 и т.д. показано точками; этим точкам соответствует усеченное нормальное распределение (по: Patrick, 1954)

При условии, что удвоение размера выборки приведет примерно к удвоению численности уже отмеченных видов и добавит несколько новых, более редких, представленных 1-2 особями, мы видим, что кривая Престона почти не зависит от объема выборки, и при ее удвоении лишь смещается на одну единицу направо, «оголяя» свой левый «хвост» еще на одну единицу. Таким образом, например, каждый из видов, входивших в октаву 2-4, теперь попадает в октаву 4-8, кто прежде попадал в интервал 4-8, теперь попадает в 8-16 и так далее. Редкие виды, однако, удваиваются лишь приблизительно. Таким образом, новая кривая – почти старая, смещенная на одну единицу вправо. Престон сделал вывод о том, что бесконечно

большая выборка «откроет» все виды под целой кривой, даже те, которые в данный момент находятся слева и «скрыты». Это число видов N , которое равно $y_0 \sigma \sqrt{2\pi}$, является вполне приемлемой мерой видового разнообразия. К тому же он, как мы видим, учитывает обилие видов и почти не зависит от объема выборки. И Престон (Preston, 1960, 1962), и Патрик (Patrick, 1963) дают очень высокую оценку использованию [этого метода] в исследовании видового разнообразия.

Сходный параметр для оценки видового разнообразия был предложен многими экологами растений (см. Gleason, 1922; Goodall, 1952) и независимо Одумом с соавторами (Odum et al., 1960), отслеживая изменение числа видов при увеличении объема выборки. Они показали, что если построить график изменения накопленного (кумулятивного) числа видов от логарифма числа особей, то получается почти прямая линия, проходящая через начало [координат]. Наклон этой линии, измеряющий скорость увеличения кумулятивного числа видов от обилия, обладает многими свойствами, необходимыми для индикатора видового разнообразия.

Второй способ учета обилия видов не зависит от характера гипотетического распределения относительного обилия. Мы задаем вопрос: «Насколько сложно правильно предсказать вид последующей отобранной особи?». Это – проблема, которую инженеры связи «знают в лицо», так как они сталкивались с трудностью правильного предсказания очередного символа (буквы), который мог бы появиться в сообщении. Когда каждая последующая буква появляется независимо, формула

$$H = -\sum_{i=1}^{26} P_i \log_e P_i$$

измеряет степень неопределенности следующей буквы, где p_i – вероятность появления i -й буквы алфавита^B. Точно так же, если последовательность особей в нашем списке независима,

$$H = -\sum_{i=1}^N P_i \log_e P_i$$

является соответствующей мерой неопределенности видового разнообразия последующих особей в нашей переписи. Здесь N – общее число видов, p_i – доля от общего числа особей, которая относится к i -му виду. Заметим, что если все N видов представлены одинаковым числом особей, то каждый пропорционален $1/N$. Таким образом, мера

$$-\sum_{i=1}^{26} P_i \log_e P_i \quad \text{принимает значение} \quad -N \left(\frac{1}{N} \log_e \frac{1}{N} \right).$$

Она равна $\log_e N$, так что мера равно представленных видов (equally common species) – просто логарифм числа этих видов; обозначая через E ва-

риант равно представленных видов, имеем то же самое разнообразие, что и N неравно представленных видов в нашей переписи.

Возвращаясь к примеру с 99 особями одного вида и 1 другого, вычислим:

$$\begin{aligned} H &= -p_1 \log_e p_1 - p_2 \log_e p_2 = -0,99 \log_e 0,99 - 0,01 \log_e 0,01 = \\ &= 0,0099 + 0,0461 = 0,0560 . \end{aligned}$$

Для второго варианта (по 50 особей каждого из двух видов) мы будем иметь^C:

$$H = -0,5 \log_e 0,5 - 0,5 \log_e 0,5 = -\log_e \frac{1}{2} = \log_e 2 = 0,693 .$$

Чтобы преобразовать эти результаты и привести к варианту «равно представленных видов», запишем $e^{0,0560} = 1,057$ для первого случая и $e^{0,693} = 2$ для второго. Эти числа, 1,057 и 2, намного лучше согласуются с нашей интуицией о том, какой из примеров более разнообразен, но из этого совсем не следует, что E более просто предсказать по экспертизе местообитания, чем просто подсчитать виды. Эта мера видового разнообразия впервые была предложена Маргалефом (Margalef, 1957), который, фактически, использовал сопряженную меру:

$$1/M \log [M! / (M_1! M_2! \dots M_N!)] ,$$

где M_i – обилие вида i , M – общее число всех особей [всех видов]. По теореме Стирлинга (Stirling) эта запись идентична предыдущей. Ллойд и Желарди (Lloyd, Ghelardi, 1964) вычислили H и составили таблицы для случая, если N видов имеют обилие, пропорциональное длинам частей палки, сломанной в $N-i$ случайных точках^D. Эта мера, H , меньше зависит от объема выборки, чем просто число видов; добавление новых видов в связи с ростом объема выборки будет относительно редким и будет вносить маленький вклад в H .

Главное достоинство измерения H или E состоит в том, что как индекс разнообразия они одинаково успешно могут использоваться и для измерения видового разнообразия с учетом обилия видов, и для измерения разнообразия местообитаний с учетом знания компонент этих местообитаний. Далее мы увидим, какие компоненты окружающей среды контролируют видовое разнообразие.

В дальнейшем мы достаточно часто будем применять Престоновскую меру видового разнообразия или информационно-теоретический показатель H , но мы без колебаний будем использовать индексы, где обилие видов неизвестно или где фактическое число видов представляется более подходящим.

Мы можем впоследствии использовать интересное приложение информационно-теоретической формулы разнообразия для получения меры фаунистического различия двух регионов. Мы задаем вопрос: «Во сколько

раз [региональная] фауна больше среднего числа видов в описаниях?» Пусть, например, каждое описание имеет 8 одинаковых общих видов. Если они не имеют больше общих видов, а объединенное описание состоит из 16 видов, то $16/8 = 2$ будет мерой различия – наибольшей из возможных. Если они не имеют отличий, но представляют те же виды, тогда общее количество будет иметь 8 одинаковых видов и $8/8 = 1$ будет мерой различия – наименьшей из возможных. Допустим теперь, что нет общих видов в описаниях; формула информационной теории позволяет нам преобразовать описания к виду с «равным числом общих видов»:

$$\exp\left\{\sum_{i=1}^N p_i \log_e p_i\right\} = E = e^H.$$

Мы берем H_1 в первом случае, H_2 во втором и H_T для общего количества видов (здесь p_i – среднее не взвешенное число, $[p_i(1) + p_i(2)]/2$, пропорциональное двум описаниям) и используем \hat{H} как не взвешенную среднюю H_1 и H_2 ; тогда $\exp\{H_T - \hat{H}\}$ будет мерой различия. Это соответствует 2 и 1 в [рассмотренном выше] простом случае и может применяться к любым описаниям. Можно показать, что это приблизительно равно

$$\exp\left\{0.693 - 0.3(\pm 0.04)\left[\frac{O_1}{T_1} + \frac{O_2}{T_2}\right]\right\},$$

где O_1 – число особей в описании 1 для видов, вошедших в описание 2; O_2 – аналогично, число особей в описании 2 для видов из описания 1. T_1 и T_2 – общее количество особей в описаниях 1 и 2. Это – более простая и точная формула для ситуаций, когда описания заметно различаются; в подобных случаях она и должна использоваться. О других мерах различия смотрите соответствующие обзоры (Greig-Smith, 1957; Whittaker, 1960).

III. КОМПОНЕНТЫ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ВНУТРИ МЕСТООБИТАНИЙ

(1) Факты

Если мы исследуем небольшую, достаточно гомогенную область, то, вероятно, заметим, что число видов зависит от структуры местообитаний. Так, несколько акров леса обеспечивает большее количество видов гнездящихся птиц, чем то же количество акров поля. Даже если мы опишем достаточно большое поле, содержащее много пар птиц (всех видов), то лес все равно будет иметь намного видов больше. Так как этот аспект видовой разнообразия лучше проработан и понят для птиц, то мы и начнем с данных о птицах. Эксперимент состоит в следующем: задаются некоторые ме-

ры сложности местообитания; чтобы увидеть, какая (все ли) из них соответствует локальному видовому разнообразию птиц, достаточно отметить для разных описаний птиц в разных местообитаниях, какие из мер сложности местообитания лучше коррелируют с видовым разнообразием птиц. Более точно, рассчитывается многомерная регрессия видового разнообразия птиц [как функция] от всех мер местообитаний, которые выбраны для оценки разнообразия птиц. Этот проект был завершен (MacArthur R., MacArthur J., 1961; MacArthur, 1964) и было показано, что видовое разнообразие растений и «профиль» (вертикальное распределение) листвы – это наиболее вероятные характеристики местообитаний, воздействующие на видовое разнообразие птиц. Разнообразие растений измерялось по той же формуле, $-\sum_i P_i \log_e P_i$, что и видовое разнообразие птиц, но для растений p_i это вышеуказанная площадь листовой поверхности i -го вида растения, деленная на общую площадь листовой поверхности всех видов. «Разнообразие листвы по высоте» рассчитывалось следующим образом. С помощью оптических средств оценивалась плотность листвы для всего градиента высоты над уровнем земли. Таким образом, профиль представлял собой распределение плотности листвы по высоте древостоя. Методом проб и ошибок было решено разбить этот профиль на три яруса, соответствующие травяному покрову (обычно не выше 2 футов высотой), кустарникам и молодым деревьям (от 2 до 25 футов) и лесному пологу (выше 25 футов от земли). Доли от общей плотности листвы по всему профилю в этих трех ярусах обозначили p_1 , p_2 и p_3 и воспользовались для вычисления разнообразия листвы по высоте той же формулой:

$$-\sum_{i=1}^3 P_i \log_e P_i$$

Достаточно удивительно, но видовое разнообразие птиц весьма точно прогнозировалось по разнообразию плотности листвы (см. рис. 2), а знание видового разнообразия растений мало что дало для улучшения сделанного прогноза. Главным пунктом, однако, является именно простая структура компонент видового разнообразия внутри местообитаний. Кроме того, и это более важно, прогноз, показанный на рис. 2, охватывает достаточно широкий географический регион (по крайней мере, большую часть Соединенных Штатов), что свидетельствует о достаточно однородном уровне видовой насыщенности. Другими словами, катастрофы местного характера, кажется, мало или совсем никак не влияют на видовое разнообразие птиц внутри местообитаний. [Влияние между местообитаниями – это другая история, но, как мы увидим в дальнейшем, эти факты также свидетельствуют в пользу данного вывода.]

Для ящериц имеются подобные данные, собранные Э. Пианкой (E.R. Pianka, персональное сообщение), который ориентировочно установил, что

число видов ящериц на равнинах в области полупустынь на западе США пропорционально различным скоррелированным структурным особенностям окружающей среды. Например, отношение между числом видов ящериц на девяти участках пустыни и средним объемом крупного кустарника в кубических футах имело вид, изображенный на рис. 3. Это интересное исследование Пианки показывает, что большинство ящериц, подобно птицам, достигают локальной насыщенности так, чтобы различия между местообитаниями определялось структурными, а не временными характеристиками, доступностью колонизации и скоростью видообразования. [Он нашел, однако, два вида ящериц, которые были неспособны противостоять более холодному климату более северных пустынь.] Наиболее близки этим работам, среди работ по изучению растений, исследования Уиттекера (Whittaker, 1960 и ранее), который показал, что древесные виды встречаются только в заданных диапазонах на градиенте температуры и влажности. Точное предсказание видового разнообразия среди деревьев, однако, намного сложнее. Уиттекер признает различия в пределах внутри и между местообитаниями и называет их альфа- и бета-разнообразиями соответственно^Е.

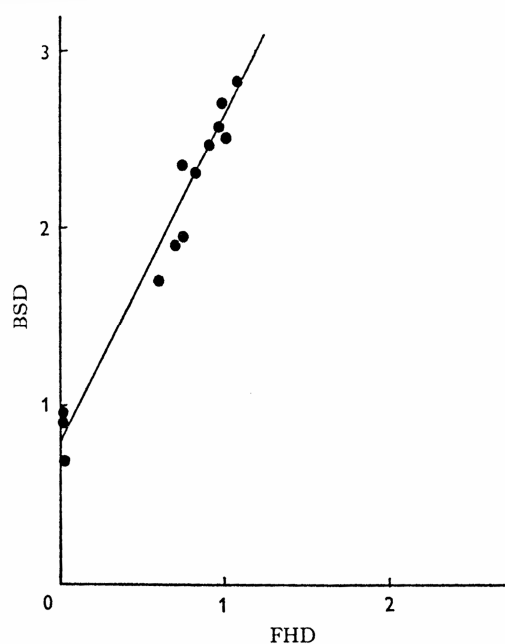


Рис. 2. Видовое разнообразие птиц (BSD) как функция разнообразия плотности листьев по высоте (FHD), для описаний птиц в разнообразных местообитаниях (в каждом описании не менее 25 пар видов)

Для большинства видов листогрызущих насекомых отдельное дерево и есть местообитание. Саутвуд (Southwood, 1961) показал, что существует очевидное противоречие этим результатам: число видов насекомых, оби-

тающих на различных видах деревьев Британии, пропорционально совокупному обилию различных видов деревьев повсюду на протяжении четвертичного периода, что было измерено по частоте пыльцевого анализа. Эти данные свидетельствуют, что насекомые на деревьях Британии не имели достаточного времени для насыщения своих местообитаний. Таким образом, «историческая» модель выглядит в этом случае наиболее подходящей; напротив, мы можем предположить, что отдельное дерево не является одним местообитанием и что Саутвуд не имеет дело с разнообразием внутри местообитания.

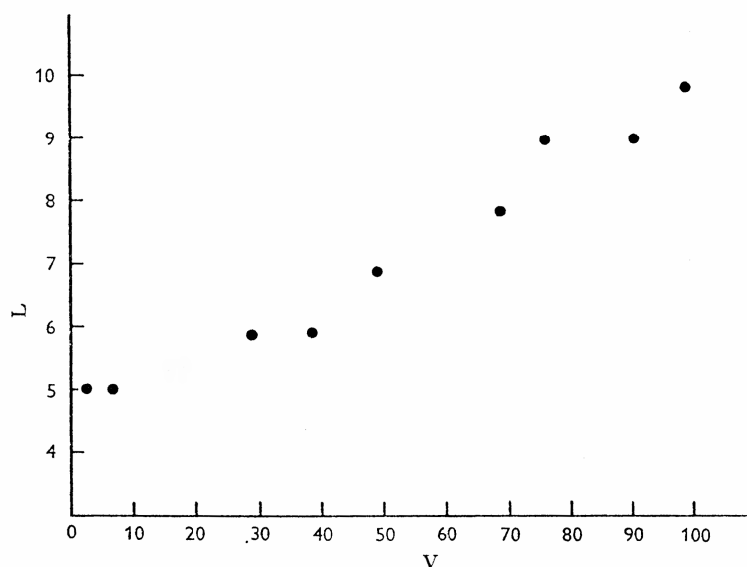


Рис. 3. Число видов ящериц (L) в зависимости от среднего объема крупного кустарника в кубических футах (из неопубликованной работы Э. Пианки)

Другой аспект разнообразия внутри местообитания чувствителен к независимости прямых наблюдений, что выступает ограничением сходства сосуществующих видов. Было показано (Lack, 1947; Vaurie, 1951), что морфология двух видов различается в географической области, где накладываются их диапазоны. Браун и Вилсон (Brown, Wilson, 1956) рассмотрели много таких случаев, называя это явление «смещением признака»; Хатчинсон (Hutchinson, 1959) указал, что существует достаточно постоянное отношение (в области, где накладываются диапазоны распространения видов) между средними размерами особей видов, питающихся сходными объектами. Это отношение большего к меньшему размеру – индикатор того, как могут сосуществовать два подобных вида; Хатчинсон определил эту типичную величину отношения как 1,3. Клопфер и МакАртур (Klopfer, MacArthur, 1961) попытались показать, что это отношение уменьшается в

тропиках, означая тем самым, что виды там могут быть более подобны по размерам и есть некоторые виды птиц, которые сосуществуют там, но данное отношение для них намного ниже. Поскольку некоторые авторы сделали критические замечания по этой работе, нет причин думать, что это был эффект смещения признаков у пар, что делает сравнение незаконным. Таким образом, наша идея оспаривается, однако в настоящее время Шейнер (Schoener) проводит критическое исследование этого явления в целом.

(2) Теория

В разделе IV будет показано, что число видов в пределах местообитания достигает насыщенности гораздо скорее, чем общее количество видов в большой области, так как последнее продолжает расти, увеличивая число видов между местообитаниями (т.е. число видов, которое найдено в данном местообитании и отсутствует в других) даже тогда, когда каждое местообитание уже насыщено. Это назначение данного раздела, однако здесь мы покажем, почему должно иметься ограничение по числу сосуществующих видов и, следовательно, должен иметься предел насыщенности видами, а также как связаны они с жизненными циклами рассматриваемых видов.

Рассмотрим, сначала, ограничения для ресурсо лимитированных видов и отложим пока рассмотрение видов, ограниченных хищничеством или другими факторами, действующими отдельно или в сочетании. Пояснения можно найти в работах (MacArthur, Levins, 1964; Levins, MacArthur, в печати). Вид, ограниченный ресурсами, обычно в состоянии поддерживать свою популяцию всякий раз, когда плотность ресурсов превышает некоторый порог. Более того, значение этого порога может быть, фактически, независимым от размеров собирающей урожай (питающейся ресурсом) популяции. Скорость истощения ресурсов, естественно, увеличится, если потребителей станет больше, но в любой момент времени это все-таки есть плотность ресурсов, а не плотность потребителей, что и определяет урожай для каждого из собирающих урожай животных. В символах, где x – популяция вида и r_i ($i=1, 2, \dots, n$) – удельные плотности n ресурсов,

$$\frac{dx}{dt} = \left(\sum_{i=1}^n a_i r_i - T \right) x,$$

где a_i – константы, T – такой порог, что x увеличивается только тогда, когда

$$\sum_{i=1}^n a_i r_i > T.$$

Имеются также уравнения для возобновляемого ресурса, но они здесь не рассматриваются. Для каждого ресурса r_i имеется его значимость

$R_i = T/a_i$, которая указывает, какое количество только этого ресурса i требуется для поддержания вида x . Различные виды, или различные фенотипы видов, будут, вообще говоря, иметь различные значения R_i , потому что они различаются в способностях их находить, захватывать и производить потомство на единицу ресурса i . Фактически можно предположить, что R_i будут изменяться так, как это показано в левой части рис. 4, на котором для удобства рассмотрены два ресурса и показаны значения R_1 и R_2 по отношению к значению фенотипа.

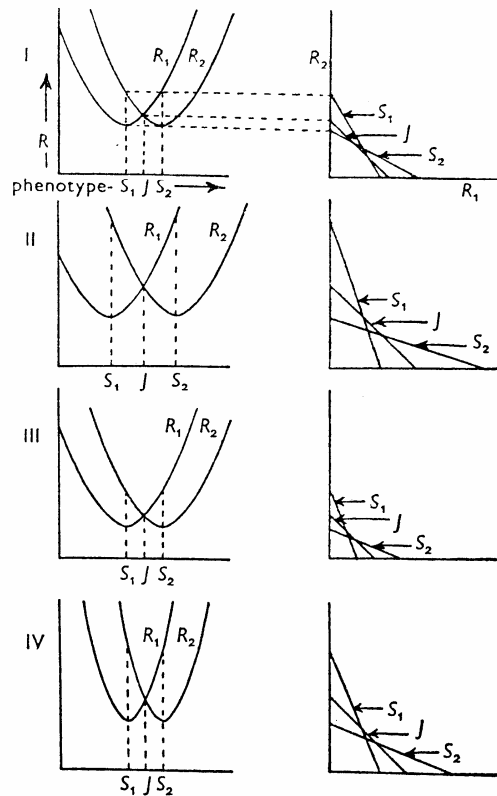


Рис. 4. Слева приведены графики минимальных количеств R_1 и R_2 двух ресурсов, поддерживающих популяцию по отношению к значению популяционных фенотипов. Эти графики относятся к категории «сырых [исходных] данных». Справа показано, как эти данные могут быть проанализированы, чтобы предсказать фенотип «на все руки мастер [jack-of-all-trades]» J , который проявляется в комбинации «не полных специалистов» фенотипов S_1 и S_2 . Графики демонстрируют, что для ресурсо лимитированных популяций фенотипы S имеют тенденцию занижать свой оптимальный ресурс, в то время как фенотип J уменьшает любой из ресурсов

Пусть имеется фенотип S_1 , который поддерживает свою популяцию на уровне ресурса 1, который ниже, чем приемлемый для любого другого фенотипа. Это – «специалист на ресурсе 1». Аналогично имеем S_2 – «специалиста на ресурсе 2». Мы также будем различать фенотип «мастер на

все руки» J , который имеет одинаково большой опыт по части использования обоих ресурсов. Кривые на рис. 4 могут иметь произвольную форму при условии, что сначала они понижаются, а затем – повышаются. Представленный на рис. 4 график I дает пример таких двух R -кривых, что два специализированных вида, взаимодействуя в комбинации, вытесняют вид-универсал J и предохраняются от новых вторжений. Это видно из правого графика I, который показывает, что прямая

$$a_1(J) R_1(J) + a_2(J) R_2(J) = T(J)$$

лежит внутри пересечения двух прямых S . Иными словами, когда ресурсы R_1 и R_2 определяются пересечением

$$a_1(S_1) R_1(S_1) + a_2(S_1) R_2(S_1) = T(S_1) \text{ и } a_1(S_2) R_1(S_2) + a_2(S_2) R_2(S_2) = T(S_2) ,$$

что является самым низким уровнем, на котором два специализированных вида могут сокращать количество ресурсов, то $a_1(J) R_1 + a_2(J) R_2 > T(J)$, так что «мастер на все руки» по-прежнему увеличивается и, тем самым, уменьшает ресурсы до более низкого уровня. Более того, «мастер на все руки», если он всегда уменьшает обобщенный ресурс, будет поддерживать ресурсы повсюду на полпути вдоль линии J таким образом, чтобы никакой вид S не мог внедриться. Таким образом, не больше, чем два вида могут сосуществовать на двух ресурсах, а если ресурсы достаточно подобны, то только один из них. [Мак-Артур и Ливинс (MacArthur, Livins, 1964) предлагают другую причину, по которой «мастер на все руки» способен не допустить в сообщество виды S .] Дополнительный биологический смысл графики приобретают при сравнении II, III и IV с I. График II идентичен графику I, за исключением того, что кривые R раздвинуты (т.е. ресурсы более различны, что заставляет специализированные виды также различаться больше). Но правая часть графика II показывает, что теперь линия «мастера на все руки» [$a_1(J) R_1(J) + a_2(J) R_2(J) = T(J)$, которая помечена J на рис. 4] лежит вне пересечений линий специализированных видов, так что [в этой ситуации] специализированные виды могут вытеснить вид-универсал и сохранять сообщество от его нового вторжения. Мы говорим, что S -виды конкурентно сильнее. График III демонстрирует, что специализированные виды также станут конкурентно более сильными, если пороги $R = T/a$ будут равномерно уменьшены; R -кривые графика III идентичны графику I, но ближе к оси фенотипов. Для птиц, по крайней мере, можно ожидать, что при уменьшении размера когтей понизятся R -кривые, по причине уменьшения количества ртов, которые родители должны кормить, что позволяет родителям вскормить выводок при более низкой плотности ресурса. Точно так же график IV показывает, что при тех же порогах и с тем же перекрытием распределений ресурсов, что и на графике I, фенотипы S_1 и S_2 станут более конкурентоспособными, если фенотипы станут более специализированными (более узкие кривые R). Мистер Эгберт

Ли (Egbert Leigh, персональное сообщение) показал, что увеличение специализации и понижение порогов ресурсов для специализированных видов, возможно, будет идти рука об руку, комбинируя свои преимущества. При этом [и увеличение специализации, и понижение порогов ресурсов] могут, вероятно, зависеть от климата, других физических параметров окружающей среды, а также от стратегии охоты. Фактически, повышение продуктивности, сокращение времени поиска пищи, ведет к увеличению специализации.

Два других основных случая на рисунке не показаны. Если одна из кривых *R* поднята выше от оси фенотипа, чем другая, представляя неравноценные по значимости ресурсы, то выгода [от использования ресурсов] будет далека от варианта «мастер на все руки». Более важной является ситуация, при которой ресурсы чередуются во времени; ресурс 1 присутствует в отсутствие ресурса 2 в течение некоторого времени, а потом наоборот, присутствует ресурс 2 в отсутствии ресурса 1. Эта ситуация требует использования новых уравнений и новых правых частей графиков на рис. 4; однако ясно, что преимущество вида-универсала усилено, так как виды-специалисты выступают поодиночке и так, как им позволяют их ресурсы, находящиеся в минимуме.

Подводя итог, отметим, что имеется ограниченное сходство среди сосуществующих ресурсо лимитированных видов, и оно увеличивается при возрастании специализации видов, при сокращении ресурсных порогов (например, при редукции молодых [особей] в критических ситуациях, в которых должна проявляться забота родителей), при возрастании продуктивности, при увеличении различий в ресурсной пригодности и при временном сокращении изменчивости ресурсов. Хатчинсон (Hutchinson, 1965) независимо получил некоторые из этих результатов и использовал их [для объяснения] сосуществования африканских хищных птиц.

Виды, лимитируемые хищниками, гораздо менее просты в классификации. Умный хищник (такой, как человек) может сохранять почти любое число добываемых видов в стабильном сосуществовании, поддерживая каждого из них в низкой численности, но не настолько низкой, чтобы довести его до вымирания. Фактически, большинство общих угроз находятся с другой стороны: виды, являющиеся общими [для разных местообитаний], более уязвимы и от болезней (тоже «хищник»), и от большого числа обычных хищников, чем редкие виды [отдельного местообитания] (R.C. Lewontin, персональное сообщение). Следовательно, отчасти имеется преимущество более редких видов, лимитированных хищниками; кроме того, если отдельные виды редки, то там [в местообитании] их может быть много. Как указывает Левонтин, это может быть вполне очевидной причиной того, почему в тропических местообитаниях имеется большое количество видов деревьев: каждый вид должен быть редок, чтобы избежать эпидемий

тропических болезней деревьев, хотя, почему эпидемии должны быть более распространенными в тропиках – все еще проблема.

Если, однако, различные виды жертвы настолько подобны, что хищники потребляют их в пропорции, в которой они встречаются, то тот вид жертвы, менее всего толерантный к хищникам, будет элиминирован, как на это обратил мое внимание Ли (Leigh, 1965). Следовательно, также есть предельное сходство видов, лимитируемых хищниками.

Сходство с вместимостью книг библиотекой показывает, что имеется другой аспект разнообразия в пределах местообитания: та часть, которая является аналогом длине полок. Таким образом, даже при том, что мы знаем, как возможно данное сосуществование фенотипов, и если мы также знаем, какой диапазон фенотипов хорошо приспособлен к некоторому специфическому ресурсу, мы можем только предсказать разнообразие внутри местообитания. Напротив, так как мы знаем, насколько могут быть подобны ресурсы сосуществующих видов, мы всего-навсего нуждаемся в знании диапазона ресурсов. Это – последняя альтернатива, которой удобно придерживаться. Используемый диапазон ресурсов – это не только сложившийся диапазон; точнее, это диапазон тех существующих ресурсов, которые поддерживаются в достаточном количестве для обеспечения [жизнедеятельности] видов. Отсюда, чем более продуктивно местообитание, тем больше доля используемых ресурсов, которые будут присутствовать в достаточном количестве. Если, например, ресурсы нормально распределены вдоль координаты x с продуктивностью, определяемой константой P , то диапазоном пригодного к употреблению ресурса по x -оси, при котором распределение $P \exp \{-x^2/2\sigma^2\}$ превышает некоторую константу c . Решая $P \exp \{-x^2/2\sigma^2\} > c$, мы получаем $x < \sigma (\sqrt{2 \log_e P/c})$, так что используемый диапазон будет пропорционален стандартному отклонению σ и квадратному корню логарифма продуктивности. Конечно, нет никаких причин думать, что ресурсы будут точно распределены [в соответствии] с нормальным законом, так что это только показатель того, как используемый диапазон ресурсов мог бы быть связан с продуктивностью и фактическим диапазоном. Т. Schoener использовал такое представление в еще не опубликованной рукописи. Однако опасно полагать, что рост продуктивности будет всегда вести к росту разнообразия. Фактически, там, где продуктивность увеличивается, часто наблюдается скоррелированное уменьшение разнообразия ресурсов и большее неравенство существующих ресурсов. Обе эти тенденции ведут к уменьшению видового разнообразия. Например, высокопродуктивные загрязненные реки демонстрируют уменьшение видового разнообразия (Patrick, 1954). Следовательно, только там, где увеличение продуктивности не сопровождается уменьшением спектра ресурсов, мы имеем некоторое право ожидать увеличение разнообразия.

Теория разнообразия внутри местообитаний теперь приемлемо полна. Ожидаемое число видов определяется ожидаемым диапазоном ресурсов деленным на предельное сходство ресурсов, которые могут использовать сосуществующие виды. И эти [случаи ожидаемого числа видов], качественно описанные выше, и суммарное число видов внутри местообитания могут возрасти, вероятно, с ростом продуктивности (иногда), со структурной сложностью местообитаний, с отсутствием сезонных изменений в ресурсах, со степенью специализации и с сокращением размера семейств. Из них только структурная сложность и до некоторой степени продуктивность, возможно, немного меняются [в зависимости] от географической области; следовательно, локальные изменения видového разнообразия внутри местообитания будут объяснимы в структурных терминах (с меньшим и несколько неоднозначным привлечением понятий продуктивности). На самом деле, продуктивность часто коррелирует со структурной сложностью, так что прогноз [видового разнообразия] по структуре местообитания может быть весьма точным. Это и есть теоретическое обоснование тех фактов разнообразия внутри местообитания, которые рассматривались в предыдущем разделе.

Интересно, что каждый признак (свойство), который ведет к увеличению разнообразия внутри местообитания, в большей степени обнаружен в тропиках. Следовательно, имеем отсутствие потенциальных причин лимитирования роста видového разнообразия в тропиках; более того, нет оснований ожидать, что это увеличение будет контролироваться одной единственной потенциальной причиной. Большинство причин должно отражаться в уменьшении замещения характеристик в тропиках. Однако, как мы увидим в дальнейшем, многое из того, что ведет к увеличению видového разнообразия в тропиках, имеет [объяснение в терминах], скорее, между местообитаниями, чем внутри местообитания.

IV. ТЕОРИЯ РАЗНООБРАЗИЯ ВНУТРИ И МЕЖДУ МЕСТООБИТАНИЯМИ

Мы начнем с двух допущений.

Допущение 1. Имеется предел сходства сосуществующих видов.

Допущение 2. Нет видов, добровольно ограничивающих свои местообитания, но они ограничивают их под воздействием конкуренции или нехватки подходящих условий. (Мы будем говорить, что два достаточно подобных [по условиям существования] вида принадлежат одной категории фенотипа.)

Из этих двух допущений легко вывести модель видového разнообразия внутри и между местообитаниями. Для конкретности, рассмотрим остров, колонизируемый строго возрастающим набором материковых видов. Первый вид будет, в соответствии с допущением, занимать все доступные

местообитания (намного бóльшие, чем материковые, где он был ограничен конкуренцией). По всей вероятности, следующий вид будет достаточно отличен, что позволит им сосуществовать с первым видом во всех подходящих местообитаниях. Третий вид, вероятно, будет достаточно отличаться от первых двух, что позволит занять ему подходящие местообитания, но вероятность этого отличия, на основе наших допущений, будет больше с первым видом и меньше – со вторым. В конечном счете появится вид, который так сходен с уже существующим, что вместе они не смогут сосуществовать. Тогда, так как оба вида сохраняются на материке, каждый найдёт, возможно, местообитание на острове, в котором он будет превосходить других; таким образом произойдет первый отбор местообитаний. Поскольку фауна острова становится довольно большой, она будет содержать представителя каждой категории фенотипа и никакое дальнейшее увеличение числа видов в местообитании происходить не будет. Каждый новый вид, вместо этого, будет приводить к дальнейшему подразделению местообитаний. Подводя итог, можно констатировать, что на начальных стадиях колонизации острова видовое разнообразие будет полностью определяться [факторами] внутри местообитаний; дальнейшее увеличение фауны будет происходить за счет условий между местообитаниями, и в конечном счете все новое видовое разнообразие следует объяснять различиями между местообитаниями. Эти же самые отличия будут сдерживать сравнение любой богатой фауны с бедной фауной, занимающей окружающую среду с идентичной итоговой структурой. Далее, с учетом эмпирической наглядности будут даны указания на то, как эта теория может быть сделана количественной.

Возможно представление фенотипов как непрерывного пространства с одной координатой для каждой измеренной переменной фенотипа (скажем, кривая или плоскость) и подразделением этого пространства на мозаику ячеек равного размера, соответствующих категориям фенотипов. Пусть «пребывающие виды» понижаются, подобно каплям дождя, в соответствии с распределением Пуассона на плоскости фенотипов. Тогда, если имеется в среднем m видов на одну категорию фенотипа, ожидаемая пропорция категорий фенотипов с 0, 1, 2, 3, ... видами будет, благодаря случайности, следующей:

$$e^{-m}, me^{-m}, \frac{m^2}{2!}e^{-m}, \frac{m^3}{3!}e^{-m} \dots$$

Предполагается, что каждое местообитание будет содержать представителей всех категорий фенотипов, кроме тех, которые не представлены на острове. Другими словами, доля «свободных ниш» будет падать согласно e^{-m} , а число видов в данном местообитании будет расти пропорционально выражению $1 - e^{-m}$. Доля me^{-m} категорий фенотипа с одним видом со-

держит в себе те виды, которые не приводят к отбору местообитаний, связанному с конкуренцией. Следовательно, доля видов внутри местообитания ($me^{-m}/[1 - e^{-m}]$) будет показывать [степень] не конкурентного отбора местообитаний и представлять другие подходящие части острова. Так как представленные на острове виды достаточно длительное время находятся вместе, они имеют возможность некоторого эволюционного приспособления, и любое незначительное морфологическое изменение, позволяющее виду «переместиться» в свободную (или менее эксплуатируемую) категорию фенотипа, может пользоваться преимуществом. В конечном счете к этому времени процесса все категории фенотипа захватят примерно равное (или, по крайней мере, не очень неравное) число видов. Мы можем использовать популярный термин «дисгармоничное», чтобы описать исходное, неурегулированное сообщество, и назвать «гармоничными» другие сообщества, которые примерно одинаково «эксплуатируют» [виды] категорий фенотипов. Реальные сообщества, по-видимому, попадают где-то между этими крайними вариантами.

Фактические данные выглядят весьма внушительным подтверждением этой теории. Крэвелл (Crowell, 1961) подтвердил более ранние впечатления Лэка (Lack, 1942) и других, измеряя местообитания бермудских видов птиц, сравнивая их с размерами для тех же самых материковых видов и показывая, что птицы острова «обладали» большими [по размерам] местообитаниями, чем их материковые сородичи. Метод Крэвелла требует, чтобы островной вид был также найден и на материке. Патрик (Patrick, 1949) продемонстрировала то же явление и для диатомовых водорослей.

Мы использовали метод (MacArthur, Recher, неопубликованные данные), который применим даже в том случае, когда островные виды отличаются от материковых. По существу, метод состоит в измерении стандартным способом различий между местообитаниями и различий между списками видов птиц, размножающихся в этих местообитаниях. Приведенная во втором разделе статьи формула была использована и для измерения различий [в списках] видов птиц, и для оценки различий местообитаний по профилю плотности растительности. При таком сравнении видно, меняются ли виды птиц острова меньше при изменении местообитаний, чем виды материковые. Рис. 5, составленный по данным Рэче (Recher) и автора, наглядно демонстрирует, что птицы о. Пуэрто-Рико изменяются намного меньше на фоне изменения местообитаний, чем списки видов птиц восточного побережья США. Так же Уиттекер (Whittaker, 1960) показал, что богатство флоры было связано с преобразующим местообитания отбором видов растений.

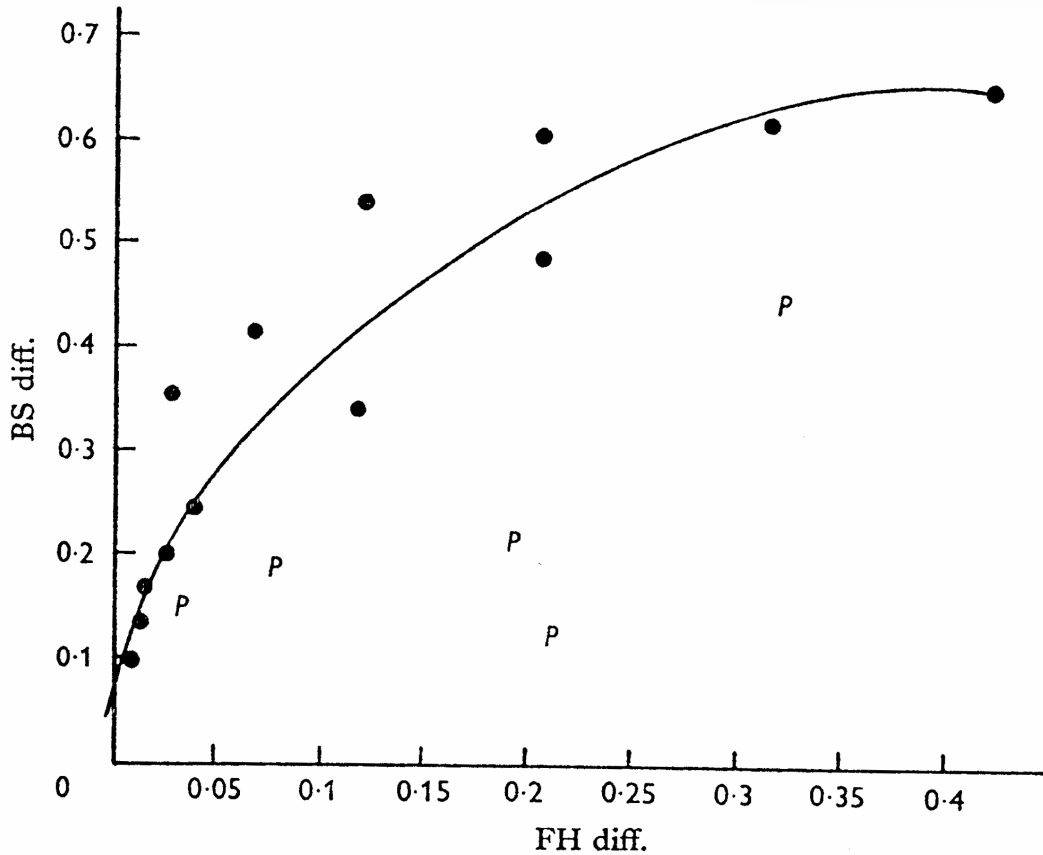


Рис. 5. Различия в списках видов птиц (BS Diff.) между описанными территориями, различающимися по профилю листвы, и различия собственно профиля листвы (FH Diff.) демонстрируют, что в Пуэрто-Рико (точки *P*) то же самое различие в местообитаниях влечет меньшее изменение видов птиц, чем на материке в США (точки ●)

V. ОСТРОВНОЕ ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

Имеются два типа возможного объяснения для оскудения островных фаун и флор по сравнению со смежным материком и оба объяснения, вероятно, соответствуют разным группам организмов. Большинство людей объясняет [фаунистическое и флористическое] обеднение острова нехваткой времени: весь пул материковых видов никогда не имел возможности для колонизации. Совсем недавно (Preston, 1962; MacArthur, Wilson, 1963) были независимо опубликованы теории расчета для равновесия, в которых число новых видов иммигрантов сбалансировано исчезновением такого же числа редких видов. Потребность в такой теории очевидна, когда некто

полагает (Dammermann, 1948), что о. Кракатау, который был населен, по крайней мере, позвоночными животными и высшими растениями и разрушен вулканическим взрывом в 1883 г., был «восстановлен» (в большей степени) по фауне птиц и насекомых за 50 лет до уровня других островов сопоставимого размера и удаленности [от материка]. Ясно, что птицы и многие группы насекомых приближаются к равновесию очень быстро; с другой стороны, млекопитающие проникают на отдаленные острова намного медленнее и [эти острова] могут все еще быть ненасыщенными млекопитающими; и хотя благоприятный исход освоения не доказан, скорость иммиграции заметно повышается, когда человек интродуцирует некоторые формы и увеличивает ожидаемое равновесие фауны.

Теория Мак-Артура и Вилсона (MacArthur, Wilson, 1963) наиболее наглядно представлена на рис. 6. Допустимо задать вопрос о том, что следует считать скоростью исчезновения видов и скоростью иммиграции новых видов (на остров) для любого числа видов на острове. Так, если остров вообще не имеет никаких видов, все новые виды – иммигранты и нет исчезающих видов. Это – левая часть кривых на рис. 6. Поскольку число видов на острове растет, начинает появляться все больше и больше видов, которые становятся исчезающими (повышающиеся кривые); число иммигрантов постепенно уменьшается, и это падение понижающейся кривой стремится к нулю, когда остров полностью заселен материковой фауной. Фактически, число видов будет расти только до того, пока число видов-иммигрантов не сравняется с числом исчезающих видов. Как видно из рис. 6, это число видов будет более низким на малых или однородных островах, где выше вероятность исчезновения видов (редкие виды и малые ниши – самые вероятные кандидаты на исчезновение). Оно также будет ниже и на отдаленных островах из-за более низкой скорости иммиграции из источников колонизации. Многомерные регрессионные анализы (Hamilton et al., 1964; Watson, 1965), ясно показали, что есть связь разнообразия компонент местообитания с числом видов на острове. Это находит свое отражение в кривых исчезновения достаточно явным восходящим изгибом (см. рис. 6). Все это имеет место в том случае, когда число видов на острове грубо соответствует вместимости острова, что позволяет принять [гипотезу] пропорциональности разнообразию местообитаний; виды с большим трудом находят условия для выживания, что и обеспечивает более крутой изгиб кривых исчезновения видов. Когда это приблизительное количество видов достигнуто, оно начинает немного изменяться с изменением скорости иммиграции и зависит, главным образом, от разнообразия местообитаний. Этот подход к пониманию островного разнообразия имеет то достоинство, что позволяет качественно объяснить [островное биологическое разнообразие] влиянием и расстояния [от материка], а также площадью и разнообразием местообитаний островов (см. рис. 7); статистические последствия теории также могут использоваться для различения насыщенных и нена-

сыщенных островных систем (MacArthur, Wilson, 1963). Однако, точная форма кривых плохо предсказуема, так что *a priori* можно утверждать, что количественные прогнозы островного видового разнообразия не могут быть сделаны. Мы разворачиваемся в сторону Престона (Preston, 1962), который предложил лучшее понимание скоростей исчезновения, а также альтернативную теорию в случае, когда острова имеют равную удаленность от источника колонизации.

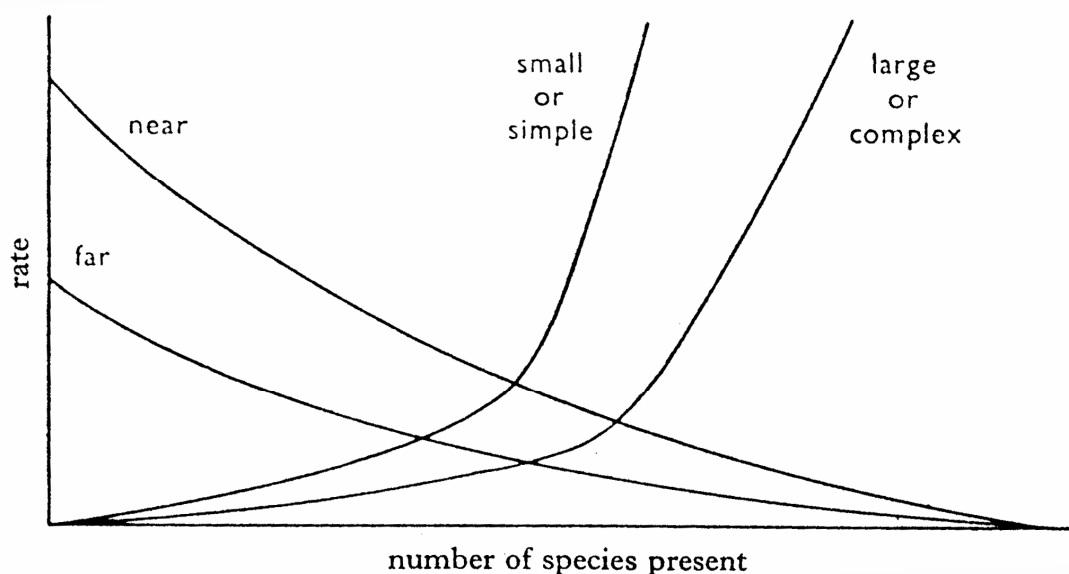


Рис. 6. Скорости иммиграции (падающие кривые) новых видов на остров и исчезновение (повышающиеся кривые) видов с острова для всего количества видов на острове.

В точках, где кривые пересекаются, наблюдается баланс исчезновения и иммиграции. Это равновесие выше для больших или сложных и близких [к материке] островов. Дальнейшие пояснения см. в тексте (по: MacArthur, Wilson, 1963)

Престон (Preston, 1962) со значительной изобретательностью показал, что логнормальное распределение обилия видов может использоваться для описания кривых «число видов – площадь» и других аспектов видового разнообразия. (Статьи Престона слишком длинны, чтобы их резюмировать в полном объеме.) Как было показано в разделе II, если большая [по объему] выборка соответствует все тому же логнормальному распределению, то это, по существу, свидетельствует о большом «левом хвосте» [распределения] без изменения формы этого распределения. Тем не менее, когда биолог берет большую выборку, он редко «остается» в рамках одного и того же распределения, так как малые выборки более однородны, а боль-

шие описывают более крупные и потому более разнообразные площади. Следовательно, полученная кривая слегка отличается по форме от оригинальной [теоретической], и сейчас мы покажем, в каких направлениях следует ожидать этих различий.

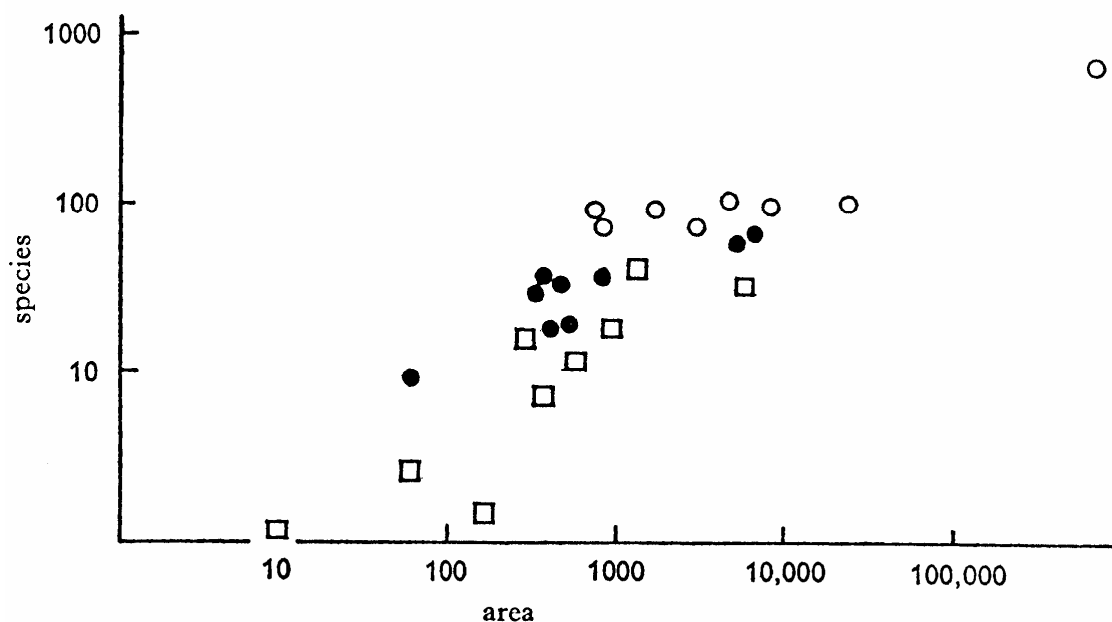


Рис. 7. Число постоянно проживающих [на островах] видов птиц в зависимости от площади (в кв. милях) тихоокеанских Молуккских островов, Меланезии и Океании.

Острова [на расстоянии] менее чем 500 миль от предполагаемого источника колонизации (Новая Гвинея) показаны кружками, далее 2000 миль – квадратами; острова на расстоянии 500-2000 миль – черными точками. Часть (но не всё) этого очевидного эффекта зависимости от расстояния следует отнести за счет меньшей высоты более удаленных островов (по: MacArthur, Wilson, 1963)

Некоторые виды адаптированы ко многим компонентам местообитания на большой территории, и они, в самом общем плане, будут очень избыточны в большой выборке – избыточны фактически, так как эти обширные площади более дискретны, чем однообразны. Другие виды адаптированы только к некоторым компонентам местообитания, и они не увеличиваются пропорционально дискретности территории. Следовательно, «правый хвост» [распределения] будет сдвигаться вправо быстрее, чем мода, и кривая станет преувеличенной [flatter], что будет охарактеризовано большим значением логарифмического стандартного отклонения σ . Престон получил, правда не прямым (обходным) способом, эмпирическую зависи-

мость между σ и числом видов, но следует заметить, что в его данных большое количество видов возникло, как результат описания прогрессивно увеличивающейся дискретности территории, а не от богатства фауны. Фактически, как показали Патрик (Patrick, 1963) и Э. Мак-Артур (E. MacArthur, неопубликованная диссертация для Smith College, Northampton, штат Массачусетс), значение σ уменьшается с ростом числа видов в богатых фаунах или флорах. В любом случае, зависимость Престона между σ и числом видов уменьшает в два раза величину независимой константы в уравнении (1) эквивалентно числу видов N генеральной совокупности (т.е. числу видов в целом, «не усеченная кривая») и числу видов в описании. Если мы перепишем каждую единицу территории с подсчетом ее полной фауны, то, по предположению Престона, распределение полностью соответствовало бы логнормальному распределению [уравнение (1)], включая «левый хвост» с точками, которые представляют редкие виды с m особями. (Эмпирически m близко к 1; это связано с условием угасания, так как это – «хвост» распределения, и почти никакой вид не должен быть более редким, чем данный.) Это задает отношения (для тех полных описаний, которые Престон назвал «изолированными») между двух независимых констант, так как задано отношение между числом видов N в изолированном [описании] и общим числом особей. Используя эмпирическую зависимость между константами, Престон получил следующее уравнение $N = 2,07(I/m)^{0,262}$, где I – число особей в изолированном описании. Если мы обозначим через p – плотность особей, а через A – площадь этого изолированного описания ($PA = I$), тогда получаем выражение

$$N = 2,07(P/m)^{0,262} A^{0,262}, \quad (2)$$

которое становится наиболее точной кривой отношения «число видов – площадь» (все же «придуманной», эмпирической). Это показывает, как отмечает Престон, что число видов N растет, очень грубо, как корень четвертой степени от площади. Это относится, конечно, только к полным или изолированным описаниям. Островные фауны изолированы, и потому исчезновение [видов] ограничено, что подразумевает наличие многих видов с обилием 1-2 особи; уравнение (2) описывает островное разнообразие видов со значительной точностью при условии, что m равно для всех островов.

Теории и Престона, и Мак-Артура с Вилсоном объясняют равновесие разнообразия на островах, но нет никаких оснований для того, чтобы считать, что на всех островах видовое разнообразие достигло этого равновесия. Фактически, мы показали (MacArthur, Wilson, 1963), что подход к [оценке] равновесия должен быть асимптотическим, так как, по существу, никакой остров не достигает полного равновесия.

Доктор Рут Патрик (Ruth Patrick) провела очень интересные эксперименты с диатомовыми водорослями, которые копируют процесс колонизации острова. Каждое предметное стекло (слайд), которое она оставляла в

воде, – остров для колонизации, так как она показала, что на них воспроизводятся только эти диатомовые виды, а все остальные – прикрепленные и плавающие – строго виды-иммигранты. Имея это в виду, она ставила маленькие и большие предметные стекла в потоках с низкой и высокой скоростью потока, несущего диатомовых иммигрантов. Как и ожидалось, маленькие слайды, как и малые острова, отличались меньшим количеством видов. Более интересной была захватывающая демонстрация конкуренции. Маленькие слайды в низкоскоростных потоках имели большинство из доступных видов; поскольку колонии росли, многие из этих видов становились исчезающими по мере их «уплотнения» на слайдах. Происходило ли со временем дальнейшее сокращение разнообразия – пока не ясно. Малые слайды в высокоскоростном потоке содержали много видов. В другом эксперименте д-р Патрик поместила слайды одинаковой площади в равноскоростные потоки с содержанием питательных веществ. В одном варианте, однако, скорость иммиграции диатомовых была уменьшена частичным фильтрованием воды. Предварительные подсчеты показали, что слайды с уменьшенной иммиграцией содержат меньшее количество видов, наводя на мысль, что иммиграция сбалансирована исчезновением [видов], как это следует из теории на рис. 6.

VI. ПОЛНОЕ (АБСОЛЮТНОЕ) РАЗНООБРАЗИЕ И ТРОПИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

В разделе IV было показано, что индивидуальные местообитания имеют тенденцию весьма скоро стать насыщенными, поскольку общая фауна становится более богатой и новый (дополнительный) вид – избыточный для полного разнообразия внутри местообитания – имеет тенденцию поселиться в новом местообитании, где у него более высокая конкурентоспособность. Таким образом, полное (абсолютное) разнообразие таксономических групп большой области из нескольких местообитаний и разнообразия внутри местообитания, кажется, независимо контролируемым. Уиттекер (Whittaker, 1960) признавал важность полного разнообразия и назвал его гамма-разнообразием. Большинство авторов, которые писали о видовом разнообразии, прежде всего интересовал ответ на вопрос: почему так много видов (полное разнообразие) в тропиках? Эта проблема была превосходно рассмотрена Фишером (Fischer, 1960), к публикации которого читатель может обратиться [для знакомства] с имеющимися в избытке документальными свидетельствами градиента полного разнообразия, сопровождаемого широтными изменениями. Симпсон (Simpson, 1964) и, особенно, Терентьев (1963) дали довольно полные описания разнообразия млекопитающих и других [организмов], а Патрик (Patrick, 1961) обсудила подобное изменение разнообразия видов в речных системах, обеспечивая

новые примеры. Далее мы рассмотрим часть из предложенных старых и новых данных и уместных объяснений.

Престон (Preston, 1960) нарисовал график [изменения] числа птиц умеренных и тропических областей в log-log координатах, представленный на рис. 8 этой статьи. Если бы вертикальное расстояние между этими кривыми было постоянным, это свидетельствовало бы о том, что количество тропических видов (независимо от величины области) в постоянное число раз отличается от количества птиц умеренной зоны для территорий тех же размеров. Это подразумевало бы исключительную ответственность разнообразия внутри местообитания за дополнительное разнообразие тропических видов. С другой стороны, если «тропическая кривая» росла бы быстрее, это подразумевало бы, что в тропиках наблюдается большее разнообразие меж-местообитаниями. Данные графика Престона не достаточны для того, чтобы различить эти два [крайних] варианта. Фактически, собранные ранее данные демонстрируют, ориентировочно, что для птиц, по крайней мере, две кривые почти совпадают слева, что свидетельствует об очень малых тропических площадях, имеющих совсем не намного больше видов, чем территории сходного размера умеренной зоны. Для других организмов это менее определено. Если это подтверждается, то большая часть «дополнительного» видового разнообразия в тропиках – разнообразие за счет между местообитаниями. Эти соображения подсказывают два вопроса: (1) Объясняется ли увеличение разнообразия внутри местообитаний для тропиков факторами теории, описанной в разделе III, или оно имеет некоторое другое (возможно, историческое) объяснение? (2) Объясняется ли большее разнообразие между местообитаниями большим топографическим разнообразием или оно также имеет историческое объяснение?

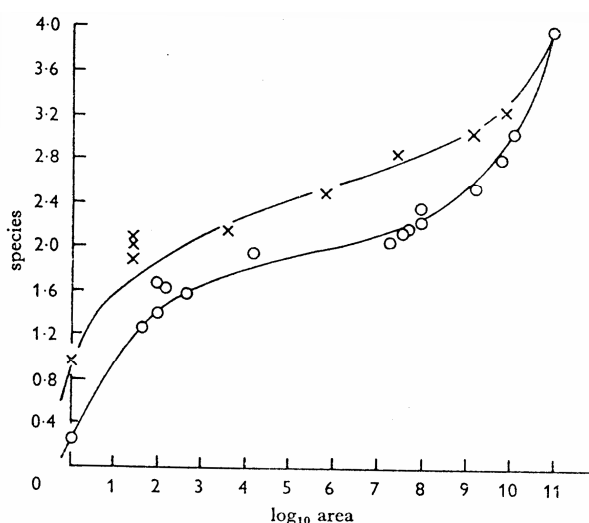


Рис. 8. Кривые «число видов – площадь» для птиц умеренной зоны в Новом Свете (Америка; более низкая кривая) и для неотропических птиц (верхняя кривая): N – число видов, A – площадь в акрах (по: Preston, 1960)

Для птиц на первый вопрос уже можно отвечать. Разнообразие внутри местообитаний для относительно бедного острова Пуэрто-Рико примерно так же велико, как и разнообразие внутри местообитаний в умеренной зоне, и, фактически, почти равно (или чуть больше) таковому для тропического материка. Причина, по которой о. Пуэрто-Рико стал обедневшим, как показано на рис. 5, состоит в том, что вклад в разнообразие фактора между местообитаниями слишком мал. Таким образом, все теоретически описанные факторы для разнообразия внутри местообитаний одинаковы как для тропического о. Пуэрто-Рико, так и для тропического материка, хотя исторически они очень различны. Если бы остров был, по крайней мере частично, покрыт горами, вклад компоненты между местообитаниями был бы не намного большим, чем на материке.

Второй вопрос пока остается без ответа. Вполне вероятно (возможно, даже очень вероятно), что следует дать исторический ответ. Возможно, большее количество видов эволюционировало в направлении адаптации к тропическим условиям, и для процесса, описанного в разделе IV, дополнительное разнообразие связано с большими различиями между местообитаниями. Фактически, такое историческое объяснение кажется единственным, которое позволяет интерпретировать удивительное разнообразие видов в древних озерах (Brooks, 1950), которые, по крайней мере в ряде случаев, имеют сходное структурное разнообразие с более молодыми озерами. Кроме того, Ричардс (Richards, 1952) показал, что самая богатая флора — это флора средиземноморского типа [в сравнении] с незамерзающими Юго-Западной Австралией и Южной Африкой; в отличие от средиземноморской, растительность севера умеренной зоны, которая, хотя и не замерзает, имеет более «нарушенную историю».

Имеется теоретический верхний предел полному набору разнообразия, ограниченный не сходством в разнообразии внутри местообитания, а обилием (или дефицитом) видов. Для едва растущего общего количества особей, как только увеличивается число видов, так возрастает редкость каждого из них. Очевидно, должна иметься, по крайней мере, одна пара для каждого двуполого вида; значит, число видов не может быть больше, чем половина общего числа особей. Фактически, конечно, оно не может быть столь большим; существование многих видов становится сомнительным, когда обилие падает в сотни раз. Более точно, следует измерять стабильность, как это сделал Ли (Leigh, 1965) с другими факторами и сравнил ее для умеренных и тропических регионов. Думается, что из-за меньшего количества климатических опасностей вид может быть редким в тропиках и «не бояться» исчезнуть. Однако, достигнут ли предел или число видов и в умеренной зоне, и в тропиках все еще увеличивается, — определить на уровне современного знания трудно.

Были предложены и другие различные теории полного тропического разнообразия (Connell, Orias, 1964), которые суммировали различные разумные варианты в одну большую схему, где многие механизмы возрастающего видового разнообразия оказались взаимосвязанными. Увеличенное разнообразие видов более низких трофических уровней – конечно, потенциальная причина роста разнообразия среди видов, которые их потребляют, как подчеркивают Хатчинсон (Hutchinson, 1959) и Одум с соавт. (Odum et al., 1960). Однако главным образом это относится к специализированным видам, типа насекомых-монофагов. Было предложено, по аналогии с людьми, которые при высокой плотности популяции имеют больше профессий, что большее количество видов сохраняется там, где выше продуктивность. Часто это оказывается истиной, но не всегда, кажется, число видов выше при более высокой продуктивности. Но причина этого, вероятно в том, как показано в разделе III, что в территориях с высокой продуктивностью только крайние (*marginal*) ниши могут поддерживать [внедряемые] виды. Разнообразие человеческих профессий направлено на эффективность обменных услуг; такой обмен услугами не известен среди большинства организмов, так что нельзя проводить аналогии видов и человеческих профессий.

Подводя итог, скажем, что хотя полное разнообразие – это общее число видов в некоторой филогенетической группе в достаточно обширной географической зоне, составленной из нескольких местообитаний, – было предметом многих спекуляций и табулирования данных, этот аспект видового разнообразия [сегодня] наименее четко истолкован.

Никакой обзор тропического видового разнообразия не мог бы считаться полным, если бы не упоминались бы группы [организмов], которые не увеличивают своего разнообразия к тропикам. Торсон (Thorson, 1957) показал, что *инфауна* (бентическая фауна), живущая в субстанции по побережью океана, не увеличивает разнообразия к тропикам, хотя *эпифауна* (донный бентос) – увеличивает. Патрик (Patrick, 1964) не нашла никакого увеличения ни в разнообразии диатомовых, ни в разнообразии простейших, ни в разнообразии пресноводных насекомых, когда исследовала верховья Амазонки тем же самым способом, что и реки восточного побережья США. С другой стороны, фауна рыб в Амазонке была более богата. Объяснения этих фактов сегодня неясны, но любая общая теория должна включать эти исключения.

VII. РЕЗЮМЕ

1. Видовое разнообразие наиболее просто измерить подсчетом числа видов. Более сложные меры, принимающие во внимание относительное обилие видов, получены из теории информации или как параметры статистических распределений, эмпирически подобранных к данным описани-

ям. Формулы теории информации могут также использоваться и для измерения разнообразия местообитаний или различия между сообществами и местообитаниями. Таким образом, изменения моделей видового разнообразия могут сравниваться с изменениями окружающей среды.

2. Малые или дальние острова с одинаковой топографией имеют меньшее количество видов, чем большие или сложные [по топографии] острова или острова вблизи источника колонизации. Для птиц и некоторых отрядов насекомых, предполагается, что скорость колонизации новыми видами фактически сбалансирована скоростью исчезновения видов так, чтобы число видов достигло состояния равновесия. Для других организмов, таких, как млекопитающие, и для всех организмов на более отдаленных островах это равновесие, вероятно, не было достигнуто, и следует ожидать дальнейшего увеличения фауны. Сравнение скудной фауны острова с фауной материка, откуда она произошла, демонстрирует эффект ослабленной конкуренции.

3. Локальные вариации в видовом разнообразии малых сходных местообитаний обычно могут быть предсказаны в терминах структуры и продуктивности этих местообитаний. Местообитания сходной структуры на островах и на материке часто имеют сходное видовое разнообразие; [видовое] обеднение острова является отражением того факта, что различные островные местообитания имеют сходный набор видов, в то время как материковые местообитания содержат их большее число. Это интерпретируется как признак того, что однородные местообитания сходно (близко) насыщены видами и новые виды обычно заселяют «свободные» местообитания.

4. Теория конкуренции и факты характерных сдвигов показывают, что имеется предельное сходство видов, которые сосуществуют в местообитании. Виды более сходные, чем это предельное значение, должны занимать различные местообитания. Согласно теории, это предельное значение будет меньше в тех случаях, где продуктивность выше, где размер семейства низок и где сезоны относительно однородны. Оно также будет меньше для преследующих хищников, чем для видов, которые охотятся за не меняющей местожительство добычей.

5. Общее видовое разнообразие для территорий, составленных из многих типов местообитаний обычно, но не всегда, намного больше в тропиках, чем в зонах умеренного климата. Оно достигает большего совершенства при тонком подразделении местообитаний (отборе местообитаний), чем при отмечаемом увеличении разнообразия внутри местообитания. Это общее разнообразие может все еще возрастать и, возможно, еще не достигло [границы своего] насыщения.

Я с пользой для себя обсуждал эту проблему с очень большим количеством биологов, чтобы всех их здесь назвать. Я особенно благодарен J. Connell,

G.E. Hutchinson, P. Klopfer, E. Leigh, R. Levins, R. Lewontin, E.W. MacArthur, G. Orians, E. Orias, R. Patrick, E. Pianka, T. Schoener и G. Watson, которые любезно предоставили мне возможность ознакомиться с еще не опубликованными данными или теориями. Я также хочу поблагодарить М. Cody, J. MacArthur и Н. Recher, которые помогли мне собрать некоторые из данных, представленных здесь впервые. Мои исследования были щедро поддержаны Национальным научным фондом и Американской академией искусств и наук.

VIII. ССЫЛКИ

- Brooks J.L. (1950). Speciation in ancient lakes. *Q. Rev. Biol.* **25**, 30-176.
- Brown W.L., Wilson E.O. (1956). Character displacement. *Syst. Zool.* **5**, 49-64.
- Connell J.H., Orias E. (1964). The ecological regulation of species diversity. *Am. Nat.* **98**, 399-414.
- Crowell K. (1961). The effects of reduced competition in birds. *Proc. natn. Acad. USA.* **47**, 240-3.
- Dammerman R.W. (1948). The fauna of Krakatau, 1883-1933. *Verh. K. Akad. Wet (Nat.)*, **44**, 1-594.
- Fisher R.A., Corbett A.S., Williams C.B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* **12**, 42-58.
- Fischer A.G. (1960). Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, **14**, 64-81.
- Gleason H.A. (1922). On the relation between species and area. *Ecology*, **3**, 158-162.
- Goodall D.W. (1952). Quantitative aspects of plant distribution. *Biol. Rev.* **27**, 194-245.
- Goodall D.W. (1962). Bibliography of statistical plant ecology. *Excerpt bot. B*, Bd. 4, 253-322.
- Greig-Smith P. (1957). *Quantitative plant ecology*. London.
- Hamilton T.H., Barth R.H., Rubinoff I. (1965). The environmental control of insular variation in bird species abundance. *Proc. natn. Acad. USA.* **52**, 132-140.
- Hutchinson G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia, or Why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* **93**, 145-159.
- Hutchinson G.E. (1965). *The ecological theater and evolutionary play*. New Haven.
- Klopfer P.H., MacArthur R.H. (1961). On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *Am. Nat.*, **95**, 223-226.
- Lack D. (1942). Ecological features of the bird faunas of British small islands. *J. Anim. Ecol.*, **11**, 9-36.
- Lack D. (1947). *Darwin's finches*. Cambridge.
- Leigh E. (1965). On a relation between the productivity, biomass, stability and diversity of a community. *Proc. natn. Acad. USA.*
- Lloyd M., Ghelardi R.J. (1964). A table for calculating the equitability component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, **33**, 217-226.
- MacArthur R. (1964). Environmental factors affecting bird species diversity. *Am. Nat.*, **98**, 387-397.

- MacArthur R., Levins R. (1964). Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proc. natn. Acad. USA*, **51**, 1207-1210.
- MacArthur R., MacArthur J. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, **42**, 594-598.
- MacArthur R., Wilson E.O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, **17**, 373-387.
- Margalef R. (1957). La teoria de la inforacion enecologia. *Memorias de la real academia de ciencias y artes (Barcelona)*, **33**, 373-449.
- Odum H.T., Cantlon J.E., Kornicker L.S. (1960). An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species individual distributions, species entropy, ecosystem evolution and the meaning of a species variety index. *Ecology*, **41**, 395-399.
- Patrick R. (1949). A proposed biological measure of stream conditions. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **101**, 277-341.
- Patrick R. (1954). A new method for determining the pattern of the diatom flora. *Notulae Natural of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, **259**, 1-12.
- Patrick R. (1961). A study of the numbers and kinds of species found in rivers in eastern United States. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **113**, 215-258.
- Patrick R. (1963). The structure of diatom communities under varying ecological condition. *Ann. N.Y. Acad. Sci., Wash.*, **108**(2), 353-358.
- Patrick R. (1964). A discussion of the results of the Catherwood Expedition to the Peruvian headwaters of the Amazon. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, **15**, 1084-1090.
- Preston F.W. (1948). The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, **29**, 254-283.
- Preston F.W. (1960). Time and space and the variation of species. *Ecology*, **41**, 785-790.
- Preston F.W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, **43**, 185-215. 410-432.
- Richards P.W. (1952). *The tropical rain forest*. Cambridge.
- Simpson G.G. (1964). Species density of North American recent mammals. *Syst. Zool.*, **13**, 57-73.
- Southwood T.R.E. (1961). The numbers of species of insect associated with various trees. *J. Anim. Ecol.*, **30**, 1-8.
- Терентьев П.В. (Terent'ev P.V.) (1963). Опыт применения анализа дисперсии к качественному богатству фауны наземных позвоночных СССР. *Вестник Ленинградского университета, № 21, Серия биологии, вып. 4. Vest. Leningradsk Univ., Ser. Biol.*, **18**, 19-26.
- Thorson G. (1957). Bottom communities. In *Treatise on marine ecology and paleoecology* (ed. Ladd). *Mem. geol. Soc. Am.*, **67**, 461-534.
- Vaurie C. (1951). Adaptive differences between two sympatric species of nuthatches (*Sitta*). *Proc. Xth int. Ornithol. Congr. Uppsala*: pp. 163-166.
- Watson G. (1964). Ecology and evolution of passerine birds on the islands of the Aegean Sea. Ph.D. dissertation, Yale University, New Haven.
- Whittaker R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.*, **30**, 279-338.
- Williams C.B. (1964). *Patterns and balance of nature*. London.

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^А Различают три основные причины, по которым для человечества важно остановить процесс исчезновения наших «меньших братьев»:

- нарушение экосистемных и биосферных функций (обеспечение оптимального газового состава атмосферы, биологическая очистка от загрязняющих веществ, сохранение способности экосистем преобразовывать солнечную энергию, сохранение плодородия почв и др.);
- ресурсное значение живых организмов, используемых для производства продуктов питания, лекарств, одежды, строительных материалов и прочего (из установленных 250 тыс. видов цветковых растений 3 тыс. имеют пищевое значение, около 200 – освоены и только 20 из них имеют наибольшее экономическое значение; из 23 тыс. видов рыб регулярно используется в пищу около 900, основу мирового потребления составляют только 12 видов, половина мирового промысла рыбы базируется всего на 4 видах – перуанском анчоусе, южноафриканской сардине, японской сардине и минтае; Розенберг и др., 1999);
- морально-эстетические факторы.

Экономический (и, соответственно, политический) интерес к биоразнообразию вполне понятен (Гиляров, 1996). Во-первых, биоразнообразие само по себе есть материальный ресурс – обитающие в дикой природе организмы могут представлять ценность для селекции и служить источниками тех или иных веществ, используемых в фармакологии, пищевой промышленности, парфюмерии и т.п. Один из наиболее известных примеров такого рода – препарат из дикого, произрастающего на о. Мадагаскар, вида барвинка (*Catharanthus roseus*), оказавшийся очень эффективным против детской лейкемии и принесший материальную выгоду, оцениваемую уже сотнями миллионов долларов (!). Во-вторых, понятие «биоразнообразия» играет в некотором смысле знаковую роль, поскольку оказывается символом «наиболее разнообразного» биома тропических лесов, которые, согласно популярному (хотя и не всегда верному) мнению, имеют ключевое значение для формирования газового режима атмосферы.

Все эти «причины» и «интересы» привели к тому, что в июне 1992 г. в г. Рио-де-Жанейро (Бразилия) на Конференции ООН по окружающей среде и развитию наравне с "Повесткой дня на XXI век" (программой перехода к устойчивому развитию) была принята и Конвенция по сохранению биологического разнообразия. В 1994 г. в России были начаты работы в рамках Государственной научно-технической программы "Биологическое разнообразие", а в 1995 г. Конвенция по сохранению биологического разнообразия была ратифицирована Государственной Думой РФ.

- ^B *Имеется в виду английский алфавит, который состоит из 26 букв.*
- ^C *Одним из важнейших свойств информационного индекса Шеннона-Уивера, а именно его и обсуждает Р. Мак-Артур, является то, что максимального значения он достигает именно в варианте равно представленных видов ($p_i = p_j$ для любых i и j).*
- ^D *В отечественной литературе эта модель носит название «модель случайно разломанного стержня» (случайное равномерное распределение). Анализируя слабые и сильные стороны этой модели, В.Д. Федоров (1978) предложил собственную модель, в которой каждому виду «достается» отрезок случайной длины с экспоненциальным законом распределения.*
- ^E *В современной экологии различают (Уиттекер, 1980; Чернов, 1991; Розенберг и др., 1999) точечное альфа-разнообразие (разнообразие в пределах пробной площади или микроместообитаний), альфа-разнообразие (внутреннее разнообразие местообитания), внутреннее бета-разнообразие (мозаичное разнообразие, разнообразие между частями мозаичного сообщества), бета-разнообразие (разнообразие между местообитаниями, изменение вдоль градиента среды между различными сообществами), гамма-разнообразие (разнообразие ландшафта, включающего более чем один тип сообщества), дельта-разнообразие (географическая дифференциация, изменение вдоль климатических градиентов или между географическими территориями) и эпсилон-разнообразие (разнообразие биома).*

Гиляров А.М. Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Успехи совр. биол. – 1996. – Т. 116. – Вып. 4. – С. 493-506.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. – Самара: СамНЦ РАН, 1999. – 396 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.

Федоров В.Д. Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня (ЭРС) // Человек и биосфера. Вып. 2. – М.: МГУ, 1978. – С. 17-41.

Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. биол. – 1991. – Т. 111. – Вып. 4. – С. 499-507.

Р. Уиттекер¹

**ЭВОЛЮЦИЯ И ИЗМЕРЕНИЕ ВИДОВОГО
РАЗНООБРАЗИЯ**

¹ Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. – 1972. – V. 21. – № 2/3. – P. 213-251 (Пер. с англ. Б.М. Миркина.)

О Роберте Уиттекере написано выше (см. с. 74).
Поэтому, можно воспользоваться этой страницей для других целей.
Например, прорекламирровать наш Институт.

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Организован в 1983 г. на базе
Куйбышевской биостанции Института биологии
(водохранилищ) внутренних вод АН СССР.

Перед Институтом были поставлены следующие задачи, сформулированные в основных направлениях научной деятельности (Постановление Президиума РАН № 295 от 27 декабря 2005 г.):

- изучение структурно-функциональной организации экосистем бассейна реки Волги;
- развитие теоретических основ сохранения, воспроизводства и рационального использования биологических ресурсов бассейна реки Волги;
- изучение механизмов адаптации гидробионтов и устойчивости водных экосистем в условиях природной и антропогенной трансформации среды;
- разработка методологических основ экологического мониторинга.

**Ждем ваших предложений.
Возьмемся за руки, друзья!**

**E-mail: ievbras2005@mail.ru; ievbran@pochta.ru
www.ievbran.ru**

Резюме

По любому градиенту ресурса фактора среды обитания (например, интенсивности света), виды стремятся использовать различные части этого градиента, причем снижение конкурентности между ними достигается именно таким образом. Отношения видов в сообществе хорошо могут быть поняты, если использовать многомерную систему координат, оси которой соответствуют различным градиентам ресурсов, а также некоторым другим моментам – отношениям в пространстве, времени и другим признакам сообщества. Эта координатная система определяется как гиперпространство, и та его часть, которая занимается видом, называется гиперобъемом (hypervolume) и соответствует абстрактному положению вида в сообществе, называемому нишей. Виды эволюционируют в сторону дифференциации ниш, а следовательно, и в направлении дифференциации положения в гиперпространстве их объемов. И хотя продолжительность времени эволюции видов в сообществах была достаточной для того, чтобы дифференцировать гиперобъемы видов внутри гиперпространства, гиперпространство ниш оказывается значительно более сложным. Эта сложность проявляется в видовом богатстве сообщества или альфа-разнообразии.

Виды различаются по соотношению их гиперобъемов и потому используют разное количество ресурсов, имеющихся в сообществе. Количество ресурсов, потребляемых видом, выражается в его продуктивности и, если виды ранжируются по относительной продуктивности (или любому другому аналогичному показателю) от наименьшей к наибольшей, строятся кривые важностей (importance-value) или разнообразия доминантов (dominance-diversity). Возможны три типа кривых, которые выражают характер распределения ресурсов между компонентами сообщества:

- захват ниш (niche preemption) с сильным доминированием, выраженным геометрической серией;
- случайные границы между нишами, выраженные распределением Мак-Артура;
- определение относительной важности многими факторами, приводящее к тому, что виды образуют распределение частот в логарифмической шкале важностей видов, т.е. так называемое логнормальное распределение.

Форма кривых важностей видов не может служить строгой основой для оценки распределения ресурсов, но интересна как выражение отношений видов, влияющая на результат измерения разнообразия.

Измерение альфа-разнообразия может быть выполнено в двух аспектах. Собственно разнообразие в строгом смысле, отражающее богатство видов и измеряемое числом видов на площадке стандартного размера. Сравнительное измерение, ведущее к построению кривой, напротив, отражает последовательность в ряду важностей видов. При сравнительном измерении индекс Симпсона отражает доминирование или сравнительную концентрацию по отношению к перво-

му или нескольким первым видам, а индекс Шеннона-Уивера отражает относительную выравненность или уравновешенность во всей последовательности важности видов. Обсуждается новый индекс, выражающий соответствие числа видов логарифмическому циклу последовательностей важностей.

Если брать градиенты местообитаний (например, высоты над уровнем моря или влажности почвы), то выясняется, что виды эволюционируют в направлении размещения по различным позициям вдоль этих градиентов. Различные градиенты местообитаний ландшафта также могут быть представлены как многомерное гиперпространство, а виды – как занимающие различные позиции в этом гиперпространстве. Вдоль таких градиентов видовые популяции имеют разомкнутые центры [распределений], но широко перекрытые амплитуды, и таким образом формируют континуум сообществ, или ценоклин, хотя время эволюции было достаточным, чтобы разомкнуть виды вдоль ценоклина. На самом деле виды экстенсивно меняются вдоль градиентов в композиции сообществ. Степень дифференциации сообществ по градиентам местообитаний называется бета-разнообразием. Общее или гамма-разнообразие ландшафта или района есть продукт взаимодействия альфа- и бета-разнообразия. Положение видов в растительности ландшафта, при описании его и в терминах отношения к местообитаниям и к нишам, носит название экотонов.

Существует два наиболее применимых подхода к измерению бета-разнообразия. Для трансекты вдоль конкретного ценоклина степень сменяемости отдельных видов или флористической композиции сообщества целиком может быть измерена через сходство площадок и взвешена изменением половины состава видов. Если же размещение площадок, представляющих растительность ландшафта, отражает их дифференциацию более чем по одной оси, то мерой бета-разнообразия будет отношение общего числа видов к среднему числу видов на одной площадке.

Разнообразие сообществ – это результат не экстремальных условий, а стабильности условий, эволюционного и сукцессионного времени и типов, развившихся за это время. Очень трудно отделить эффект временного экстремума условий существования, амплитуды регулярных флуктуаций и периодических или неожиданных флуктуаций. Разнообразие оказывается низким во многих нестабильных местообитаниях, однако многие пустынные сообщества, несмотря на нерегулярный характер осадков, оказываются обладателями сравнительно высокого разнообразия. Эволюционное время крайне трудно поддается измерению, но является важным фактором, который способствует возрастанию как альфа-, так и бета-разнообразия. Альфа-разнообразие и гамма-разнообразие птиц островов иллюстрируют их богатое насыщение или устойчиво стабильные уровни. В то же время для наземных растений и насекомых совершенствование отношений гиперобъемов ниш и гиперобъемов местообитаний является полунасыщенным и эволюционный процесс в этих условиях протекает без каких-либо очевидных ограничений.

ВВЕДЕНИЕ

Экологи и систематики подобны бенефициариям, владеющим всем богатством видов, существующих в мире. Это богатство проявляется на самых различных уровнях – во множествах видов, приспособленных друг к другу в растительных сообществах, которые изучает эколог, в наборах видов определенных районов, которые изучает биогеограф, и, наконец, в общем богатстве всех видов мира, которые изучает систематик, строящий классификацию и выявляющий эволюционные связи. Все эти различные объекты имеют общее – феномен богатства видов, который обычно обозначается как «разнообразие». Я хочу в этой работе обсудить некоторые аспекты разнообразия как продукта эволюции и некоторые приемы его измерения.

Сегодня можно набросать первый очерк истории изучения разнообразия, опираясь на наиболее выдающиеся работы в этой области за последние 15 лет. Статьи Хатчинсона (Hutchinson, 1957) и Мак-Артура (MacArthur, 1957) открывают новую область в некоторых разделах экологии, наиболее важная из которых – формальная система математических отношений, посредством которых может быть предсказано разнообразие и соотношение важностей видов. Теперь можно говорить о существовании особого раздела экологии со своей собственной литературой и интересно посмотреть насколько его состояние соответствует высказанным ранее прогнозам.

НИШИ И АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЕ

Давайте рассмотрим в этой статье без приведения аргументов формулу Вольтерра (Volterra, 1931) и Лотки (Lotka, 1932), а также принципы Гаузе (Gause, 1934), называемые принципами конкурентного исключения. В общем, они означают, что в стабильном сообществе два вида не могут сосуществовать как прямые конкуренты за один и тот же ресурс. Мы можем развить это положение: виды в стабильном сообществе могут различаться не ресурсами, а их механизмами ограничения (Levin, 1970). В любых случаях они дифференцированы в фитоценозе по их положению к ресурсам, времени наибольшей активности, вертикальному распределению, отношению к горизонтальным мозаикам, способам популяционных взаимодействий с другими видами и т.д. Позиция вида в фитоценозе обозначается термином «ниша», который представляет центральную концепцию теории сообществ, открытую работами Элтона (Elton, 1927), Гаузе (Gause, 1934) и еще ранее описанную Гриннелом (Grinnell, 1917)^A. Сообщество при таком подходе должно трактоваться, как система разнообразно взаимодействующих дифференцированных по нишам видовых популяций.

Мы можем рассмотреть обычный градиент ресурса, например, градиент освещенности в лесном сообществе от верхушек крон до поверхности земли. Вдоль этого градиента свет перехватывается листвой растений, для которых и этот фактор, и потребность в нем логарифмически угасают (рис. 1). Виды растений эволюционируют по отношению к этому градиенту. Если два вида являются конкурентами и занимают близкое положение на градиенте, их приспособление путем отбора пойдет по пути дивергенции. Если идеализировать результат этой дивергенции, как это показано на рисунке, положение видов на градиенте становится волнообразным. Это проявляется в бореальных лесах, где 5-7 видов включены в главный ярус древостоя, имеются также малые деревья, высокие и низкие кустарниковые виды, высокие и низкие травы и напочвенные мхи. Листва этих видов образует геометрический рисунок (*ярусы*. – Б.М.), серию контрастов от верхушек деревьев до поверхности почвы. В большинстве лесов, однако, встречается много по-разному адаптированных к свету и другим факторам растений, которые, тем не менее, слабо дифференцированы по высоте. Чем дольше время эволюции, тем больше дополнительных видов могут использовать фактор ресурса. Под влиянием процесса отбора новые виды центрами распределений занимают промежутки между центрами уже адаптированных видов (см. рис. 1). Конкуренция заставляет уменьшать интенсивность дыхания или сужать дисперсию распространения по градиенту. Мак-Артур (MacArthur, 1970) называл этот процесс «упаковкой» возрастающего числа видов вдоль градиента ресурса.

Эволюция контролирует отношение видов растений к свету и другим ресурсам и к градиенту размера растений, но растения сами являются ресурсом для растительноядных животных. Тот же принцип дивергенции проявляется и в мире животных. Они должны эволюционировать по пути использования растений различных размеров и различных тканей одних и тех же растений, таким образом осуществляется одновременно и эволюция размеров животных. Травоядные выступают третьим градиентом ресурса, вдоль которого дифференцируются по своим размерам хищники. Хищники формируют свой градиент размеров, который влияет на градиент размеров хищников второго порядка, различающихся не только по размеру, но и по возможностям потребления первичных хищников или по комбинации потребления первичных хищников и травоядных животных. Таким образом, эволюция разнообразия на одном уровне вызывает аналогичные процессы на более высоких уровнях, охватывая всю систему трофических уровней. Дифференциация по размерам – это только одна сторона процесса дифференциации отношений к ресурсам на каждом уровне; существует обширная группа направлений дифференциации, причем все виды дифференциации на нижних уровнях вызывают дифференциацию на более высоких ступенях трофической системы.

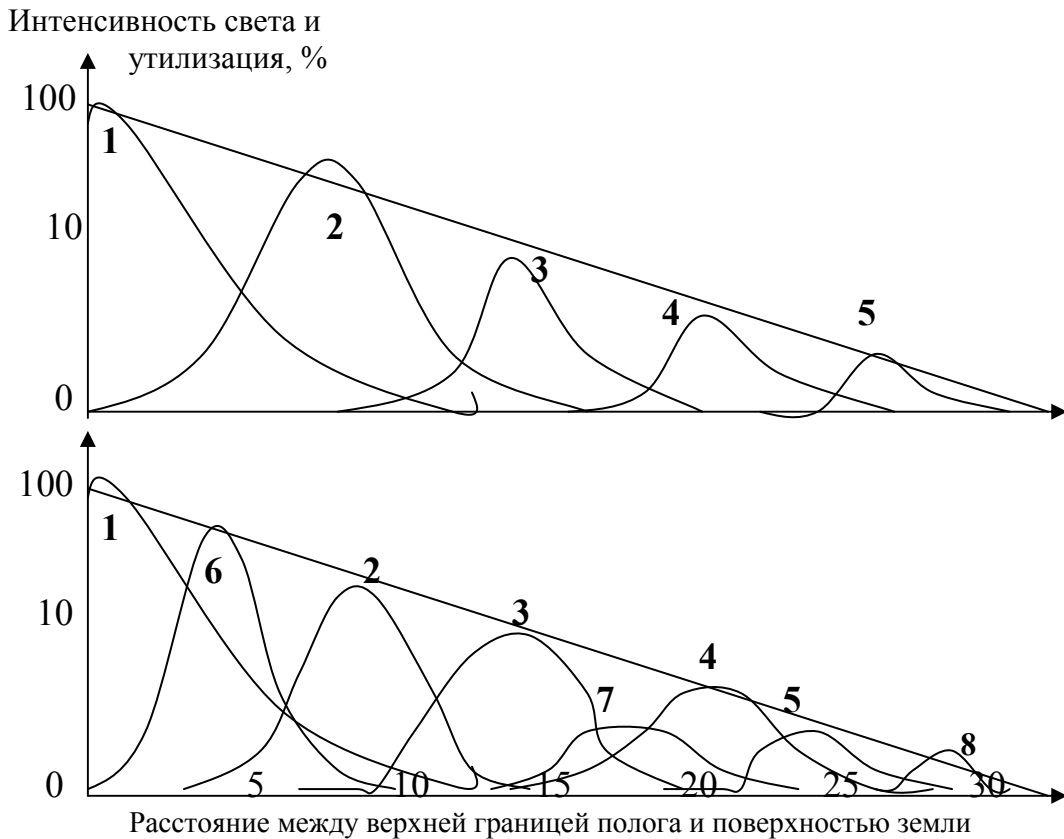


Рис. 1. Отношение видовых популяций к градиенту ресурса (гипотетически) (Интенсивность света как ресурса показана в логарифмической шкале по ординате. Поглощаемый свет убывает с возрастанием глубины от верхушек древесного яруса, что показано наклонными линиями. Видовые популяции приспосабливаются к различной интенсивности света и их центры распределяются вдоль градиента. Колоколовидные кривые показывают относительное использование света и относительную плотность популяций отдельных видов. Пять видов занимали градиент в верхней части рисунка; через некоторое эволюционное время еще три вида проникли между ними и получили свои позиции на градиенте. Номер 6, сильный конкурент, адаптировался к высокой интенсивности света между 1 и 2, сузив их распределения и увеличив упаковку ресурса градиента. Номер 7, слабый конкурент, в то же время использует малую часть ресурса, заняв положение своим центром адаптации между 3 и 4. Номер 8, специализированный к жизни в условиях очень слабого освещения, использует экстремум градиента, который не был до этого эффективно использован другими видами.)

Последнее положение – это неправильность односторонней «восходящей» трактовки эволюции разнообразия на различных трофических уровнях. Хищники, реализуя различные модели контроля за жертвами, могут во многом способствовать повышению их разнообразия (Paine, 1966, 1969). Потребление травоядными животными растений во многом способствует повышению их разнообразия (Harper, 1969). Эффекты на одном трофическом уровне могут оказывать влияние на аналогичные процессы на

более низком уровне. Для этих эффектов мы можем дать, по крайней мере, две частично налагающихся по смыслу интерпретации.

1. Давление потребления с высшего уровня может способствовать развитию сверхдоминирования одного из видов нижерасположенных уровней. Таким образом, это делает возможным успешную конкуренцию и выживание большого числа видов ниже расположенного уровня.
2. Число видов вышерасположенного уровня (и комбинации между ними) начинают выступать как контролирующие механизмы, как основа возрастания числа видов на уровнях, расположенных ниже. Нарастание процессов увеличения числа видов на разных трофических уровнях проявляется как взаимосвязь процессов. Мы можем ожидать возрастание разнообразия на разных сопряженных трофических уровнях и, таким образом, формирование взаимодействующих групп из элементов разных уровней, которые включены в сообщество.

Для сообщества как целого мы можем сформулировать некоторое абстрактное понятие структуры ниши. Многие признаки могут быть рассмотрены как градиенты: размеры организмов, вертикальная высота, глубина почвы, время жизни, длительность сезонного цикла, соотношение потребностей в элементах питания, интенсивность различных химических средств защиты и т.д. Эти градиенты могут быть осмыслены как оси некоторого многомерного пространства, абстрактного пространства, гиперпространства ниш (Hutchinson, 1957; Whittaker, 1965, 1969, 1972). Гиперпространство позволяет понять, как виды растений образуют внутри сообщества систему взаимодействующих элементов. Это основная концептуальная конструкция, раскрывающая эволюцию и организацию сообществ, абстрагированное представление о наиболее важных отношениях в сообществе. Она заслуживает некоторых интерпретаций.

1. Каждый вид эволюционирует по направлению к собственной позиции в этом гиперпространстве. Эта позиция отличается от позиций остальных видов сообщества и как выражение отношений видов к факторам среды выражает его экологическую нишу. Если мы примем положение, что вид на каждой оси имеет определенный отрезок распространения, то придем к пониманию ниши как некоего гиперобъема в гиперпространстве. Сказать о том, что два вида не могут иметь абсолютно совпадающие гиперобъемы или что в сходных гиперобъемах протекает наиболее острая конкуренция, – значит в иных терминах повторить принцип Гаузе. Предпочтительнее считать, что виды занимают хотя и дифференцированные, но нечетко очерченные и налагающиеся друг на друга пространства. Виды эволюционируют не столько за счет дифференциации гиперобъемов, сколько за счет дифференциации их центров. Поскольку мы знаем об этом, то становится возможным ординировать виды вдоль осей градиентов гиперпространства (Whittaker, 1970a, 1976; Wuenscher, 1969). Мак-Артур с соавт. (MacArthur et al., 1962) распределяли скопле-

ния птиц по оси густоты листвы, структурные особенности растительных сообществ использовались таким образом для отражения оси ниши, предопределяющей разнообразие птиц (MacArthur, 1964; MacArthur, MacArthur, 1961; Cody, 1968) и пустынных ящериц (Pianka, 1967).

2. С удлинением времени эволюции число видов в сообществе должно нарастать за счет появления видов на осях градиентов ресурсов между уже существующими, взаимного влияния изменения разнообразия во взаимодействующих группах, появления новых осей в результате удлинения времени жизни видов. Мак-Артур (MacArthur, 1964) показал, что увеличение дифференциации ниш между видами с возрастанием числа осей протекает экспоненциально – число птиц увеличивалось по мере увеличения числа осей, отражающих плотность яруса листвы деревьев. Нет оснований предполагать существование пределов этого процесса «упаковки» гиперобъемов в гиперпространстве и нарастания числа осей экологического гиперпространства признаков. Увеличение числа видов в сообществе – это полупоследовательный и полуфлуктуирующий процесс (Hutchinson, 1959; Whittaker, 1969). Результатом его является сообщество и внутри экотопное альфа-разнообразие.

ВАЖНОСТЬ ВИДОВ

Есть и второй аспект эволюции видов в сообществе, который подлежит изучению, – мозаика относительной влажности видов. Будем считать, что экологическое гиперпространство с вычетом осей, которые не могут быть интерпретированы как градиенты ресурсов, является гиперпространством ресурсных градиентов. Виды будут характеризоваться по-разному не только с различными гиперобъемами в одном гиперпространстве, но и в разных гиперпространствах разных сообществ. Виды дифференцированы по потребностям в ресурсах в пределах одного сообщества, что позволяет им успешно конкурировать с другими видами. Величина потребленного ресурса выражается продуктивностью вида. Мы хотим, таким образом, ответить на вопрос, как ресурсы в гиперпространстве распределяются между отдельными видами по отношению этого распределения к относительной влажности. Продуктивность не относится к числу легко определяемых показателей, и потому мы можем сравнивать виды по некоторым другим оценкам «важности» (для популяций животных – по плотности или биомассе, для растений – по покрытию, биомассе, встречаемости, площади оснований, плотности).

Такие измерения обычно приложимы к «таксоценам» или таксономически различимым фракциям в сообществе. Когда такие измерения для видов выполнены, установлена их последовательность от более важных к менее важным, они могут быть представлены полулогарифмическим графом, отражающим кривые важности или доминирования–плотности. Наи-

более распространенным способом графического выражения этой закономерности является использование логарифмической ординаты для значений важности и линейной абсциссы для последовательности видов. Такие схемы идентифицируются распределениям – линейному, геометрическому, сигмоидальному, логнормальному и плоскосигмоидальному распределениям Мак-Артура (Whittaker, 1965; 1970a). Для таксоцен, которые близки к распределению Мак-Артура, схемы с использованием логарифмической шкалы для последовательности видов и линейной шкалы для важности оказываются более предпочтительными (MacArthur, 1960). Для этого случая мак-артурово распределение становится квазилинейным, или геометрическим и логнормальным, переходящим в *J*-кривую. Рассмотрение кривых важности ведет к следующим интерпретациям.

1. *Геометрические серии и гипотеза о незаполненности ниш* (Motomura, 1932; Whittaker, 1962, 1969): при допущении, что первый вид в последовательности доминант занимает фракцию «*k*» в гиперпространстве, следующий вид занимает фракцию, приближающуюся к «*k*», которая не занята первым, и т.д., значимость видов будет формировать геометрическую серию:

$$P_i = P_1 C^{i-1} ,$$

где P_i – это относительная важность данного вида (т.е., как доля от суммы корреспондирующих важностей для всех видов, которые были учтены); P_1 – это относительная важность первого вида; i – это позиция видов в последовательности от более важных к менее важным; C – это отношение геометрической серии, равное $1-k$.

Здесь не принято допущение, что первый вид является и первым по времени появления в сообществе. Речь идет лишь о том, что первый вид наиболее мощный в конкурентных отношениях и имеет наибольший гиперобъем в гиперпространстве, который не может быть захвачен другим менее мощным конкурентом. Фракции и отношение для видов-спутников, как можно ожидать, дают случайные колебания от одной пары видов к другой в установленной ранжированной последовательности (альтернативно: распределение само по себе должно быть оценено как логнормальное). Распределение сильных доминантов в растительных сообществах (в отношении к высоте и свету см. на рис. 1) показывает, что в наземных сообществах наиболее часто встречаются геометрические формы кривых (рис. 2). Так, в случае сосудистых растений многие сообщества имеют низкое видовое разнообразие, но для фракций или синузид (каждая из них есть ярус, образованный одной жизненной формой) разнообразие может быть высоким (Whittaker, 1965, 1969; Whittaker, Woodwell, 1969; McNaughton, 1968; Reiniers et al., 1970). Во многих случаях, при оценке ярусов как целого, они оказываются также связанными геометрическими отношениями.

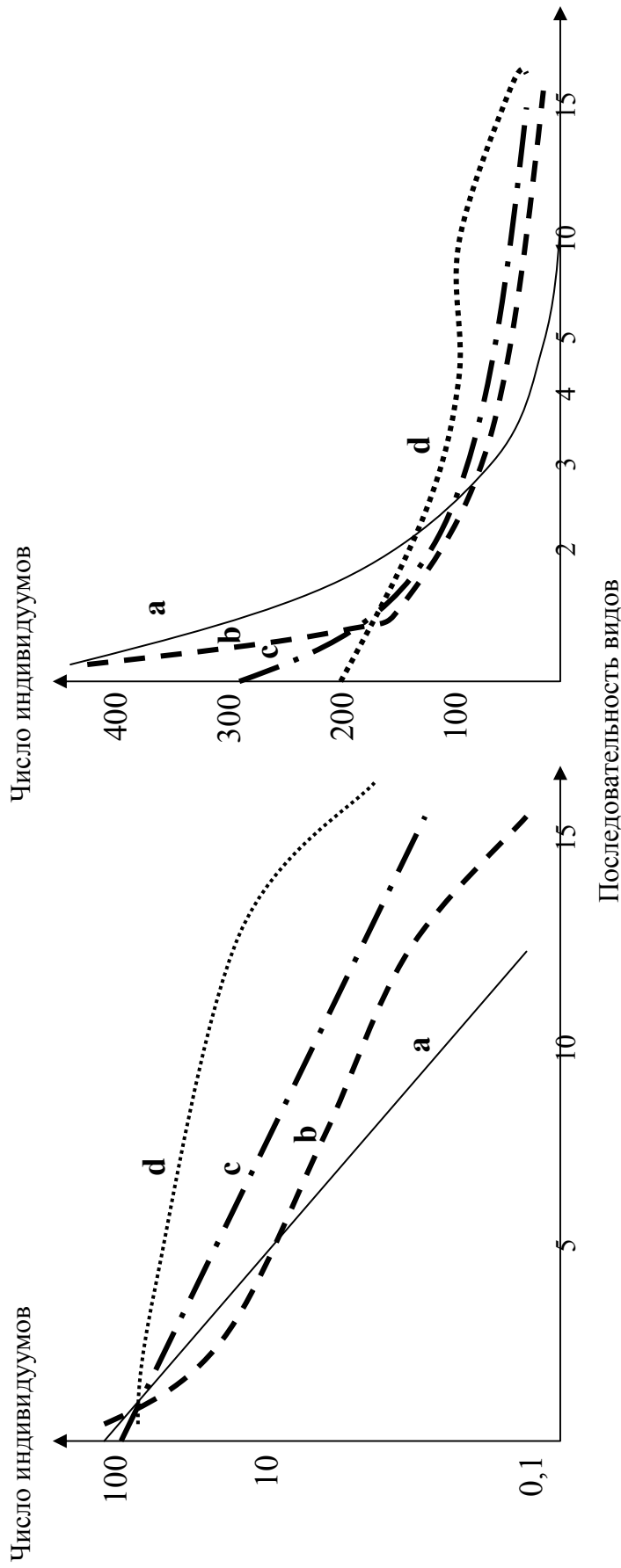


Рис. 2. Формы доминантного разнообразия или важностей, кривые для различных отношений к осям.

Число индивидуумов на ординате размещено против числа видов в последовательности от более к менее обильным на абсциссе. Четыре типа кривых иллюстрируются на двух картинках: а) геометрическая серия; б) логнормальное распределение; в) логарифмическая серия; д) распределение Мак-Артура. Кривые рассчитаны для гипотетического примера – 1000 индивидуумов 20 видов. Для кривой «а» $c = 0,5$; для кривой «в» $a = 0,2$; $S_0 = 2,26$; для кривой «с» $a = 3,542$. Слева при логарифмическом выражении числа индивидуумов последовательность видов линейна, геометрические серии отражаются прямыми линиями и логнормальное мак-артурово распределение дает сигмоидальные кривые с различной степенью наклона.

Справа число индивидуумов выражено в линейной шкале, а последовательность видов в логарифмической. Мак-артурово распределение выглядит как прямая линия, другие же формы (тип IV) – как J-образные кривые.

2. *Серии Мак-Артура и гипотеза случайных границ между нишами.* Если мы допустим, что границы между гиперобъемами пространства ресурсов имеют случайный характер, то предположить распределение важностей видов будет значительно труднее. Мак-Артур (MacArthur, 1957, 1960; Vandermeer, MacArthur, 1966) считал моды использования видами ресурсов альтернативными. При этом наиболее интересно выявление видов, которые лимитированы конкуренцией и имеют случайно расположенные границы, организованные серией (Whitworth, 1897; Barton, David, 1956):

$$P_r \frac{N}{S} \sum_{i=1}^r \frac{1}{S-i+1}.$$

где S – число видов в индивидуальных учетах; i – последовательность видов от наименее важного к наиболее важному; r – позиция вида с относительной важностью P_r в этой последовательности.

Такие серии могут быть названы «сломанным стержнем», или распределениями Мак-Артура (возможно, вопреки тому, чего бы хотел автор). По этой гипотезе деление градиента ресурса является случайным в линейной шкале и распределение важностей видов выглядит достаточно плоским (при небольших различиях в сформированной последовательности между одним и другим). Такие кривые важностей были получены во многих случаях при использовании оси размера птиц и других животных (MacArthur, 1960; King, 1964; Hairston, 1964). Кривые такого рода могут быть получены и в результате действия других факторов: например, при незначительных отложениях седиментов в озерных экосистемах. Можно интерпретировать геометрические серии как исключительный случай, наблюдаемый при сильной конкуренции между таксоценозами или синузидиями, которая приводит к сильному доминированию. Мак-артурово распределение представляет противоположную ситуацию, когда группы видов связаны умеренной конкуренцией и пространственные отношения популяций не ведут к развитию сильного доминирования (Whittaker, 1965, 1969).

3. *Логнормальное распределение:* одновременно и распределение ниш (*имеется в виду уже занявший большую нишу доминант. – Б.М.*), и случайное формирование границ между нишами дополняют друг друга для ограниченного числа видов, находящихся в конкурентных отношениях (смежные гиперобъемы ниш). В этом случае трудно ожидать появления дополнительных видов, которые смогли бы войти в сообщество без обострения конкуренции за ресурсы (Whittaker, Woodwell, 1969). Если число видов возрастает, то возрастает и число факторов, контролирующих их относительную важность. Если относительная важность определяется многими факторами, находящимися в отношениях частичной независимости, мы можем ожидать приближения кривой относительных важностей к кривой нормального распределения. Если важности видов сравнивать не в линейной, а в логарифмической шкале, возникает ситуация, когда виды будут

распределены согласно логнормальному закону (Preston, 1948, 1962). Если виды разбить на октавы или двойные единицы, модальная октава будет содержать наибольшее число видов со средней важностью, а число видов в каждой октаве будет убывать по мере приближения к октаве доминантов и классу малообильных редких видов. Распределение видов в октавах может быть выражено как

$$S_r = S_0 e^{-(aR)^2}, \quad S_I = \sum S_r = S_0 \sqrt{\pi/a},$$

в котором S_r – это число видов в октаве R , удаленной от октавы, содержащей S_0 видов; a – это константа.

Логнормальное распределение наблюдается для самых различных типов участков (Preston, 1948, 1962; Patrick et al., 1954; Williams, 1953, 1964; Whittaker, 1965; Batzli, 1969). Участок может быть бóльшим, если наблюдается резкое уменьшение числа видов в октавах редких видов. Когда большая площадка содержит достаточное число видов, обычно наблюдается логнормальное распределение. Если участок представляет одно сообщество или более чем одно, распределение фракций сообщества будет комбинировать черты геометрической, логнормальной или мак-артуровой форм. Константа a обычно приближается к 0,2, но логнормальную кривую можно менять на распределение важностей видов, близкое от почти геометрического до мак-артурова, изменяя значения a и S_0 .

4. *Логарифмические серии.* Четвертый вариант кривых важностей видов – это логарифмические серии Фишера с соавт. (Fisher et al., 1943; см. также: Williams, 1953, 1964; Pielou, 1969)

$$S = S_1 \left(1 + \frac{x}{2} + \frac{x^2}{3} + \dots \right) = a \log_e \left(1 + \frac{N}{a} \right).$$

В этой формуле S_I – это число видов, представляющих единичные образцы; $S_I x/2$ – число, представляющее два образца; x – константа, меньшая чем единица, но не соответствующая размерам больших площадок; a – константа и мера относительного наклона изменения разнообразия.

Изучение этих кривых ведет не к характеристике структуры важностей видов в сообществах, а к определению типа интегрированной кривой (Whittaker, 1965, 1969). Для интерполяции процессов в сообществе, которые определяют форму этих кривых, оказывается безрезультатной тактика слабых гипотез. Множество взаимоисключающих гипотез уже было выдвинуто для их объяснения (Cohen, 1968; Wuenschel, 1969). Изучение этих кривых мало что дало для характеристики организации сообщества, но все же оно не является напрасным. Во-первых, неценимо выявление различий между геометрическим и мак-артуровым распределением растений и птиц, даже если мы в малой степени можем объяснить смысл этих различий. Во-вторых, форма этих кривых во многом важна для проблемы оценки разнообразия.

ИЗМЕРЕНИЕ АЛЬФА-РАЗНООБРАЗИЯ

Измерение альфа-разнообразия опирается на описания обычных сообществ. В принципе, можно бы было характеризовать альфа-разнообразие площадки параметрами логнормального распределения,

$$S_i \text{ или } S_0, \quad a \text{ или } \sigma \quad (a = \sqrt{0,5} / \sigma).$$

Но на практике такие расчеты часто оказываются невозможными. Две характеристики площадок – число видов и их относительная важность – позволяют проводить расчеты двух родов: собственно разнообразия или богатства сообщества и характеристики отношений важности видов, т.е. либо просто числовой оценки, либо формы кривой последовательности важностей видов. Эта кривая отражает относительную концентрацию доминантов или их инверсию, т.е. относительную сглаженность кривой и выравнивание важностей видов. Разнообразие и выравнивание коррелируют, но эта корреляция неполная и нередко можно наблюдать независимость видового разнообразия и степени наклона кривой. Два аспекта таких кривых – интенсивность доминирования у первого или у нескольких первых видов и выравнивание для общей последовательности видов – являются источником нарушения корреляции, и потому для измерения этих показателей приходится использовать различные меры. Таким образом, целью становится выполнение уже не одного измерения, причем при соблюдении ряда условий:

- а) относительной независимости результата от размера площадки;
- б) малого влияния на результат систематической ошибки учетов;
- в) концептуального соответствия объекту измерения;
- г) пространственному соответствию объекта и четкому выражению происходящих в нем измерений.

Изучение разнообразия начинается с оценки видового богатства, хотя это и не является обязательным требованием, и потому результат измерения разнообразия иногда интерполируется как число видов.

Наиболее распространенной мерой измерения разнообразия является общее число видов на единицу площади, представляющей размер стандартной площадки. Площадки обычно выбираются субъективно, имеют квадратный размер и соответствуют одним и тем же условиям увлажнения. Соответствие стандартных площадок критериям (в) и (г) уравнивает слабость реализации условия (а). Стандартные площадки разных размеров не могут сравниваться обычным путем, хотя приближение отношения числа видов и площади учета к логарифмическому открывает некоторые возможности такого сравнения. При измерении числа видов на каждом квадрате возможны большие расхождения, так как виды распространены неравномерно и на разных квадратах одного сообщества могут быть встречены разные редкие виды. Поэтому, казалось бы, наиболее приемлемое измерение разнообразия как общего числа видов не является идеальным.

Многие ограничения измерений числа видов на квадрате снимаются при выражении числа видов отношением его к логарифму площади учета. Таким образом, измерение трансформируется и оценивается не числом видов на площадке, а величиной « d », т.е. увеличением числа видов при увеличении пробной площади. Предлагалось много вариантов оценок величин этого типа:

$$d = S / \log A \quad (\text{Gleason, 1922}),$$

$$d = (S - 1) / \log N \quad (\text{Margalef, 1958, 1967}) \text{ или}$$

$$d = S / \log N \quad (\text{Odum et al., 1960; Golley et al., 1965}),$$

$$d = (Sm - \bar{S}) / \log M \quad (\text{Dahl, 1957})$$

$$d = S / \sqrt{N} \quad (\text{Menhinick, 1964, 1967}),$$

$$S = kA^d \quad (\text{Kilburn, 1963})$$

и отношение Фишера (Fisher et al., 1943), приведенное выше (см. также Auclair, Goff, 1971), (A – это площадь, M – число пробных площадок со средним количеством видов, S – число видов, которые комбинируются). Выражения, несходные с альфой Фишера, использовались редко и мало что дали для изучения разнообразия. Некоторые из них имели форму:

$$S = a + d \log Q,$$

в которой Q – размер площадки.

Обычно N – число индивидуумов, M – число учетов и A – площадь в м^2 . Константа во многих случаях приближается к нулю или для учета животных – к единице. Для площади учетов в растительных сообществах a – это отрезок кривой y , соответствующий линейной (квазилинейной) части кривой S (как y) при логарифме $\log A$ (как x) и в большинстве случаев интерпретируемой как порог разнообразия на одной пробной площадке. Некоторые из неплощадных форм выражения разнообразия, как, например, число видов на каждые 1000 индивидуумов или число видов с относительной важностью выше, чем определенный порог, выраженный в процентах, описаны точкой на кривой в отношении к логарифму (или другой функции) от N . Таким образом, измеряется не разнообразие на площадках, подобное H' , которое будет обсуждаться ниже, а относительное разнообразие на кривой. В какой-то степени, возможно (хотя и не совершенно) измерить разнообразие сразу и по отношению к площади, и по отношению к числу индивидуумов (Hopkins, 1955; Preston, 1962; Greig-Smith, 1964), найти пороговое значение площади A_0 (для разнообразия $S = 10$) при предположении, что $A_0 = A / N = \exp[(1 - a) / d]$. A_0 по отношению к шкале сообществ является средней площадью, которую занимает каждый индивид, и это позволяет в принципе отходить от неплощадного к площадному измерению разнообразия. Измерение формы кривой разнообразия опирается на большое число методов. Одним из простейших является индекс Симпсона (Simpson, 1949; Eberhardt, 1969):

$$C = \sum_{i=1}^S P_i^2, \text{ или } = \sum_{i=1}^S \frac{n_i(n_i-1)}{N(N-1)}.$$

Во втором выражении n_i – это важность, но не относительная для вида, а N – это общая важность всех видов. Это выражение дает возможность при случайном выборе двух индивидуумов из площадки заключать, что оба индивидуума относятся к одному виду, если первая особь затем была возвращена (первая форма) или не возвращена (вторая форма) на площадку при извлечении из нее второй особи. Вторая форма может быть интерпретирована как частота встречи между особями одного и того же вида, его дополнение $D_c = 1 - C$ – как частота встречи особей разных видов. Такая оценка совместных встреч видов по важности имеет весьма ограниченные возможности, однако для большинства видов учеты могут оказаться не отражающими существенных взаимодействий и многие важные взаимодействия могут не отразиться в сходстве значений важностей видов на площадках, представляющих сообщества. Индекс Симпсона может выразить степень доминирования, и для этого первая из приведенных форм (которая также ограничивает вторую при очень больших площадках) кажется наиболее приемлемой. Она легче рассчитывается как сумма квадратов относительных важностей видов и избавляет проблему важностей от недостатков в меньшей степени, чем приведение ее к 1,0, в которой 1,0 вычисляется во второй форме.

Индекс Симпсона в значительной степени зависит от важностей первых двух-трех видов. Во-первых, он является мерой доминирования как степени соотношения концентраций важностей у одного или нескольких видов. Поэтому и наиболее применим к тем участкам, для которых выявление доминантов является особо важным, например, для описаний наземных сообществ. Для таких случаев, однако, индекс Симпсона не вполне применим при учете критериев (а – геометрическая серия) и (в – логарифмическая) и при условии, что размер площадок достаточно велик для того, чтобы отразить соотношение главных видов (критерий б – логнормальное распределение). Если учитывать и критерий (г – распределение Мак-Артура), то индекс Симпсона не способен отразить количественно число видов или их важность, но квадратный корень из индекса Симпсона строго соответствует (хотя несколько завышая) важностям первых видов или хотя бы примерно оценивая их. Было предложено множество вариантов расчета индекса Симпсона (McIntosh, 1967; Pielou, 1969; Hurlbert, 1971; Hendrickson, Ehrlich, 1971), но у меня нет оснований для того, чтобы считать эти индексы предпочтительнее, чем сам индекс Симпсона. Для последовательности видов геометрической формы отношение c к a является наименьшим квадратом при измерении ската кривой (Whittaker, 1961a) и его поправка \bar{k} также взвешивает вклад первых нескольких видов. Макнаугтон

(McNaughton, 1966, 1968; McNaughton, Wolf, 1970) использовал индекс доминирования, который является суммой двух видов с наибольшей относительной важностью на площадке, и показал нарушение корреляции между этой оценкой и разнообразием. Бергер и Паркер (Berger, Parker, 1970) использовали для доминирования $Dd = P_1$ и показали корреляцию с индексом Симпсона. C Симпсона и другие выражения наименее пригодны в тех случаях, когда ставится задачей не оценка доминирования первых двух-трех видов, а описание кривой изменения важности у всех видов сообщества.

Плоская кривая, показывающая относительную выравненность важностей всех видов и постепенность изменения этого показателя от одного вида к другому, отражает уравнищенность (Lloyd, Ghelardi, 1964). Наиболее распространенной мерой оценки уравнищенности является мера информации Шеннона-Уивера:

$$H' = -\sum_{i=1}^S P_i \log P_i .$$

Не было бы особых причин интерпретировать разнообразие или уравнищенность как информацию или неопределенность, но этот индекс отличается качествами, соответствующими поставленной задаче. Он наиболее строго отражает вклад важностей видов в центральной части их последовательности. При больших размерах площадок этот индекс хорошо гасит влияние количественного соотношения первых видов. Гасится также и эффект малообильных и редких видов. Интерпретация индекса, подобно C , относительно независима от размера площадки, условие (а) для площадки является также достаточно важным. Низкие дисперсии (в) для H' дают реалистические результаты, хотя отчасти обманчивы, так как H' логарифмически меняется при изменении числа видов. Для площадок с ограниченным числом видов H' никогда не имеет низкой дисперсии и не стабилен при изменении количественного соотношения между доминантными видами. Для любых площадок H' будет подобно другим мерам, выражающим изменение кривой, меняться с изменением типа важности (плотность, покрытие, продуктивность, биомасса и т.д.), к которым он приложим (Dickman, 1968; Wihlm, 1968).

При использовании H' для оценки некоторых сообществ может быть получен результат, способный ввести в заблуждение. Вдоль градиента высоты над уровнем моря от 1720 до 1800 и 1920 м в субальпийских лесах Больших скалистых гор разнообразие сосудистых растений убывало по кривой, выраженной значениями 21, 19 и 16 видов на 0,1 га, в то же время H' возрастал от 1,22 до 1,46 и затем убывал до 1,12 (\log_2), как ответ на изменение соотношения между доминантами *Picea rubens* и *Abies fraseri* (данные из: Whittaker, 1965). Для сообществ птиц показатель C в обще насыщенной кривой важностей видов, давал строгое соответствие с S и оказался вполне приемлемым индексом для измерения видового разнообразия

(Tramer, 1969). Даже для птиц, однако, H' может отражать значительные различия в числе редких видов (Karr, 1971). Для озерного планктона H' строго соответствует важностям первых 10-15 видов и мало зависит от дополнительных видов (Sager, Hasler, 1969), для таких данных он оказывается слабокоррелирующим с видовым разнообразием. Другим ограничением в применении H' является криволинейность его отношения к видовому разнообразию. Добавление к видам, распределенным в мак-артуровой серии, 10 видов вызвало увеличение H' от 2,84 до 3,78. Добавление 10 видов к распределению 50 видов вызвало увеличение H' от 5,07 до 5,32. В богатых тропических сообществах увеличение числа видов погашается значениями H' . Богатые сообщества плохо измеряются формулой H' , потому что эта величина имеет тенденцию асимптотически увеличиваться и достигать значения 5 (Margalef, 1969). Если, к примеру, оценка изменения разнообразия вдоль высотного или широтного градиента показывает его возрастание, что оценивается S или a , и достигает максимума в тропических лесах или в низко расположенных поясах растительности (Whittaker, 1967), то H' дает явно заниженные оценки возрастания разнообразия. H' никак не является мерой, которая может дать неоспоримый результат во всех случаях, когда она применяется. Пилу (Pielou, 1966в, 1967, 1969) защищает необходимость использования при таких ситуациях информационного индекса Бриллюэна (Lloyd et al., 1968). Я не могу согласиться ни с математической корректностью предлагаемого Пилу индекса, ни с правоммерностью его приложения к данным о сообществах. Я убежден, что для экологических данных индекс Бриллюэна (который наиболее сложен при расчетах, наиболее нечувствителен к кривой важностей видов, больше зависит от размера площадок и вызывает много вопросов чисто теоретического характера) никогда не будет полно отражать характер площадки лучше, чем индекс Шеннона-Уивера, даже если он окажется предпочтительнее в дальнейшем.

Наиболее интерпретируемой альтернативой применения H' является использование неплощадочных учетов измерения разнообразия – 1000 индивидуумов (Sanders, 1968). Функция H' может быть для облегчения экологической интерпретации прояснена использованием ее антилогарифма $\exp H'$, предполагающего строгие квазилинейные отношения числа видов в каждом десятичном цикле геометрического распределения, числа видов в модальной октаве или цикле логнормального распределения, числа видов в каждом цикле и общего числа видов в мак-артуровом распределении. H' выражает уравновешенность распределения важности как функцию отношения к числу видов в каждом цикле. В целом вариант выражения распределения важностей видов в самых различных вариантах распределения, который дает H' -функция, является наиболее пригодным. Это сегодня лучший способ отражения важностей видов в сообществе, который можно предложить для использования. Более того, H' -функция позволяет оцени-

вать разнообразие не прямыми измерениями, а получать его в результате бесплощадочных учетов. H' (или $\exp H'$) наиболее пригодная мера для этих учетов. Индекс Симпсона в форме $I - C$ (Pielou, 1969) или I/C (Williams, 1964) в силу гипертрофированного влияния на него важностей первого или первых нескольких видов значительно уступает по своим достоинствам H' -функции.

Отношение $\exp H'$ в каждом цикле позволяет, однако, использовать возможность применения мер, более соответствующих задаче. Степень соотношения важностей может быть оценена как варианса функции важностей видов; наиболее широким дисперсиям при этом будет соответствовать самая низкая уравновешенность. Варианса наиболее просто устанавливается по формуле $V_e = \sum (pi - \bar{p})^2$; а при показе ее связи с индексом Симпсона, как $V_e = C - 1/S$. Для непереуравненных в относительную форму важностей видов Пит (Peet, 1971) предлагает новую формулу:

$$V'_e = \frac{\sum n_i^2 - (N^2/S)}{(1-1/S)(N-S)^2}.$$

Эта мера относительно независима от размера площадки (если она не особенно мала) и имеет интервал от 0 (при условии, что все виды представлены одинаковой важностью) до 1 (при условии, что имеется всего один доминант, а остальные виды представлены лишь одной особью). Уравновешенность при этом выражается как $1 - V'_e$.

Из V_e , как выражающего уравновешенность, в каждом цикле могут быть выведены некоторые положения.

I. Дисперсия наиболее пригодна для отражения важностей при использовании их логарифмов и вычислении стандартных отклонений или среднего отклонения как

$$\sigma_e = \sqrt{\sum (\log n_i - \log \tilde{n})^2 / S}, \quad MD_e = \sum |\log n_i - \log \tilde{n}| / S,$$

где \tilde{n} – это геометрическое среднее.

II. Когда рассчитывается из логарифмов важностей видов стандартное отклонение (σ_e), среднее отклонение (MD_e) выражается непосредственно в циклах – как единицах (на основе логарифмов). Четыре случая σ_e или MD_e (включая для логнормального распределения около 95% последовательности видов) есть выражение рангов важностей видов в логарифмических циклах, которые должны быть тесно связанными с дистанцией в логарифмическом цикле между наиболее важными и наименее важными видами в единице учета: $D_e = \log n_1 - \log n_s$.

III. Число видов S , разделенных по $4\sigma_e$, $4MD_e$ или D_e , выражает уравновешенность, как некую усредненную плотность или «упаковку» видов каждого цикла в распределении важностей (рис. 3). Три выражения

рангов важностей видов могут быть использованы при нескольких способах расчета меры уравновешенности на основании описанной выше концепции. Простейшей мерой является использование логарифма с основанием 10. С математической точки зрения более интересной должна быть признана форма $E'_c = S/4\sigma_c$ (с использованием \log_2). Если расчеты проводятся для логнормального распределения, учеты для которого должны быть полными, E'_c показывает строгое соответствие логнормальным параметрам: $E'_c = 0,354Sa = 0,628S_0$; E_c и E'_c относительно, хотя и не полно, независимы от размера площадки, и потому в этом проявляются ее преимущества над H' и другими рассмотренными критериями.

Мера Пита (Peet, 1971) и эти меры уравновешенности не являются широко распространенными в практике, однако они показывают, что может быть найдена лучшая мера, чем H' -функция.

Следует обсудить еще несколько мер уравновешенности. Ллойд и Жиларди (Lloyd, Ghelardi, 1964), обсуждая различия показателей разнообразия и уравновешенности, предложили выражение, заключающееся в расчете отношения H' для площадки к мак-артуровому распределению с тем же числом видов H_{m1} . Мак-артурово распределение принято в качестве сообщества с наиболее уравновешенным составом видов. Прямое сравнение индекса Шеннона-Уивера $E = H'/H_m$ невозможно в силу логарифмичности шкалы H' . Отношение $\varepsilon = S'/S$ может быть предложено в качестве заменяющего, так как сравнивается действительное число видов с действительным распределением с тем же числом видов, но распределенных по Мак-Артуру. Пилу (Pielou, 1966в, 1969) предлагает $J = H'/\log S$, в котором $\log S$ равен H' для S видов при заранее оговоренном типе распределения – идентичной важности для всех видов. Пилу не учитывает упомянутой Ллойдом и Жиларди логарифмичности отношения, но Бузас и Гибсон (Busas, Gibson, 1969) использовали один из антилогарифмических эквивалентов $\exp H'/S$. Индекс ε получает преимущества на том основании, что может быть интерпретирован сразу в двух планах: для видов как единиц и как биологически реальный максимум уравновешенности. Однако все эти индексы много проигрывают от того, что служат мерами сравнения стабильной и нестабильной важностей видов (Sheldon, 1969; Hurlbert, 1971). H' сравнительно мало зависит от размера площадки, но S и, особенно, $\log S$ и H_m показывают сильную зависимости от этого параметра. Для стандартных площадок геометрической или логнормальной формы распределения E , ε и J – это функции от H' ; они возрастают с возрастанием уравновешенности, но не могут дать той информации об уравновешенности, которую дает H' .

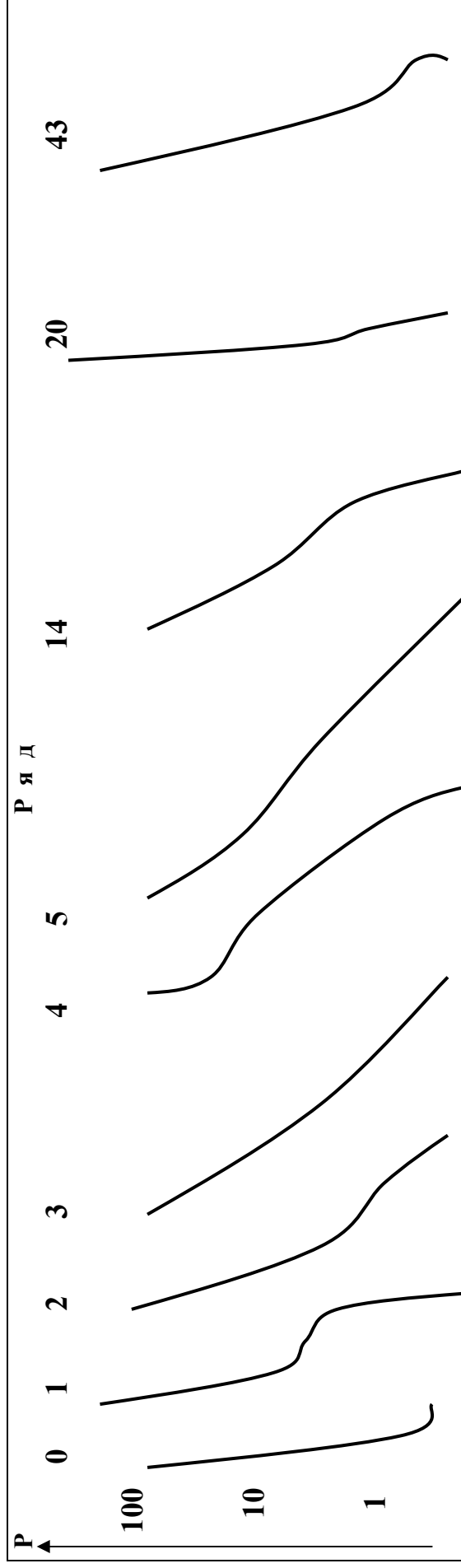


Рис. 3. Кривые важности видов для сукцессий заброшенных пашен дубово-сосновых лесов в Брукхейвенской национальной лаборатории, Нью-Йорк

Кривая начальных стадий старопашотных сообществ выглядит геометрической (много таких распределений сукцессии и добавления отсутствием центрального скопления, которое проявляется в этом случае). По мере приближения сукцессии и добавления новых видов в более поздних травяных стадиях (5) распределение стремится к логнормальному. Подобные отношения иллюстрируются данными о зарастании заброшенных пашен у Одума (Odum, 1960) и Голлея (Golley, 1965). Когда лесные виды проникают в сообщество (14) это ослабляет сильное доминирование (20) с постепенным выравниванием распределения важнейших и падением разнообразия. Площадка 45 иллюстрирует начало вторичного возрастания видового разнообразия в сообществах с доминированием древесных растений. Сукцессии таким образом показывают одновременно и изменение видового разнообразия и кривой распределения важнейших видов. Одна мера, выражающая это изменение, обсуждается ниже – E_e (измеряющая выравнивание или нарушение постепенности, как среднего числа видов в каждом логарифмическом цикле выбранной последовательности важности видов [возрастает от 4,3 (площадка 0) до 17,1 (площадка 5), затем убывает до 2,7 (площадка 20)]). (Из неопубликованных данных, представленных Буфордом Нольтой и Г.М. Вудвеллом, Брукхейвенская национальная лаборатория). P – продуктивность побегов ($г/м^2$ в год).

Поскольку размер площадок для одного и того же распределения важностей может меняться, интерпретация изменений, как отражения уравновешенности, всегда может быть связана с ошибками J , которые не являются биологическими стандартами для сравнения, а скорее, просто непонятные числа. Для площадок, которые сравнимы с мак-артуровым распределением, ϵ пока может считаться полезной (Goulden, 1966; 1969). При таком использовании показатель выражает не выравненность важностей видов во всей последовательности их (как показывает H'), а степень отклонения этой последовательности от мак-артуровой формы как правило в сторону сильного доминирования и геометрической и логнормальной форм. Чем больше отклонение, тем больше значение испытывает влияние размера площадки. Были предложены другие тесты для оценки соответствия последовательности важностей видов мак-артурову распределению (Hairston, 1959; King, 1964; Kohn, 1968).

Нередко сожалеют о тех ограничениях, которые накладываются на эти несложные способы вторичных мер на основе H' . Причиной попыток получения таких мер является популярность индекса H' для целей измерения разнообразия. Многие авторы отказываются от использования H' в качестве лучшей меры уравновешенности для измерения относительного разнообразия и пытаются решать проблему измерения разнообразия постулированием того, что H' – это и есть само разнообразие. От такой упрощенной идентификации разнообразия предостерегает Хильберт (Hurlbert, 1971), считающий, что разнообразие должно быть оценено сразу несколькими индексами и среди них нет такого, который мог бы один служить мерой разнообразия.

Для измерения отношений альфа-разнообразия, я считаю, во-первых, нужно использовать прямую оценку выражения разнообразия – как основу всех измерений. Во-вторых, если позволяют данные, в качестве дополнительной может быть проведена оценка кривой. Для цветковых растений и других учетов, где имеется четкое доминирование, S и C или Vc можно принять за наиболее эффективную комбинацию; для многих случаев S и H' или $Ec \cdot a$ будут более желательными и, если имеется мак-артурова форма распределения, это позволит выбрать один из других тестов, который будет интересен в комбинации с S , H' или Ec .

МЕСТООБИТАНИЯ И БЕТА-РАЗНООБРАЗИЕ

Среда обитания вида, характеризующая в первую очередь физические и химические параметры, а не его положение в сообществе, называется местообитанием вида. Местообитания, занятые видом конкретного ландшафта, интегрируются пространственными градиентами, и мы не можем использовать эти градиенты как оси некоего абстрактного простран-

ства, гиперпространства местообитаний (Goodall, 1963; Whittaker, 1967; 1969; Whittaker, Levin, 1972). Имеется множество признаков ландшафта. В самом простом варианте из этого множества можно выделить несколько наиболее сильных причин варьирования растительности, называемых комплексными градиентами, которые определяют совместное варьирование сразу многих факторов. Таким образом, гиперпространство местообитаний может быть редуцировано до двух, четырех или пяти осей, которые будут включать такие существенные признаки, как высота над уровнем моря, градиент увлажнения, определяемый топографическим положением, почвенное плодородие, степень нарушенности. По отношению к каждой из таких осей виды обладают определенной мерой толерантности, некоторыми диапазонами, внутри которых вид способен сохраняться и взаимодействовать с другими популяциями. Границы этой области определяют внутри гиперпространства некоторый гиперобъем, как абстрактное выражение местообитания вида (Whittaker, Levin, 1972; сравни: Hutchinson, 1957).

Экстенсивные исследования градиентного анализа имели задачей выявление типов распределения видовых популяций по градиентам среды (Whittaker, 1956, 1967, 1970). В целом, закономерности, полученные при применении градиентного анализа, сводятся к следующему:

- все виды имеют колоколообразное, напоминающее биномиальное распределение по градиентам;
- моды этих распределений разбросаны по градиенту и не совпадают;
- в большинстве случаев распределения перекрываются;
- множество видов формирует популяционный континуум, градиент сообществ или ценоклин (рис. 4).

Распределение центров видов по градиенту представляет интерес подобно тому, как виды дифференцированы по нишам в соответствии с принципом Гаузе, они эволюционируют также в направлении дифференциации ниш по комплексным градиентам среды, что ведет к снижению конкуренции в центрах их распределений. Выражением результата этого процесса является принцип индивидуальности видов (Раменский, 1924; Gleason, 1926). Каждый вид в ландшафте распределен в соответствии со своим собственным жизненным циклом и физиологическими особенностями, нет двух видов со сходным распределением. Факты показывают, что перекрытие распределений видов встречается значительно чаще, чем ситуация взаимного исключения (Whittaker, 1956, 1962); перекрытие распределений показывает, что виды занимают ниши, дифференцированные лишь частично. Ценоклин, или континуум популяции с разбросанными по градиенту центрами – это одновременное следствие как эволюции ниш, так и дифференциации по градиентам местообитаний в ландшафте (Whittaker, 1965, 1969, 1970c). Вновь появляющиеся виды находят в ландшафте позиции между центрами распределений уже существующих видов (Whittaker, 1969, 1970a).

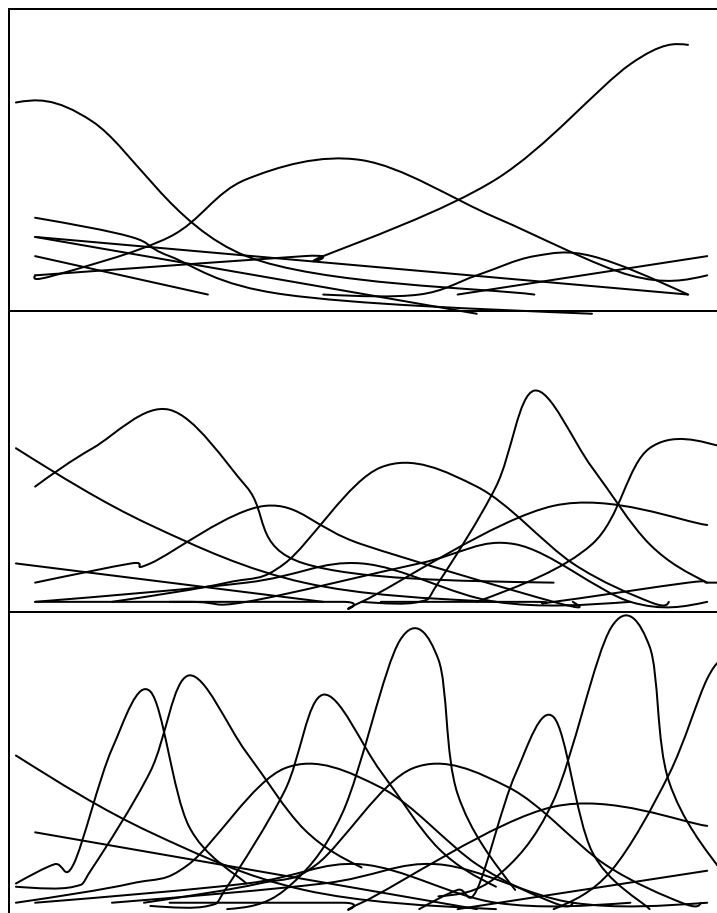


Рис. 4. Видовое разнообразие и континуум сообществ вдоль градиента среды Плотность (или другая оценка важности видов) формирует колоколовидные перекрывающиеся кривые. Центры этих распределений в большей степени равномерно разбросаны, чем собраны в группы. Сообщества объединяются в непрерывность вдоль градиента, которая называется ценоклином. Три ценоклина построены по имитационным данным (Gauch, Whittaker, 1971) с альфа- и бета-разнообразием, которое удваивается от вершины к середине и от середины ко дну ценоклина. Мозаика распределений видов в этих имитационных ценоклинах в целом соответствует действительным данным, взятым из работ Уиттекера (Whittaker, 1956, 1960; Whittaker, Niering, 1964, 1968).

Отношение распределений видов в ландшафте должно отражать ординацию видов в гиперпространстве местообитаний (Whittaker, 1967). На рис. 5 показаны центры популяций и распределение семи основных видов в отношении типов местообитаний в Больших Скалистых горах (Whittaker, 1956); множество других техник для ординации видов уже описано в литературе (Bray, Curtis, 1957; Dagnelie, 1960; Loucks, 1962; Whittaker, 1967; Green, 1971; James, 1971).

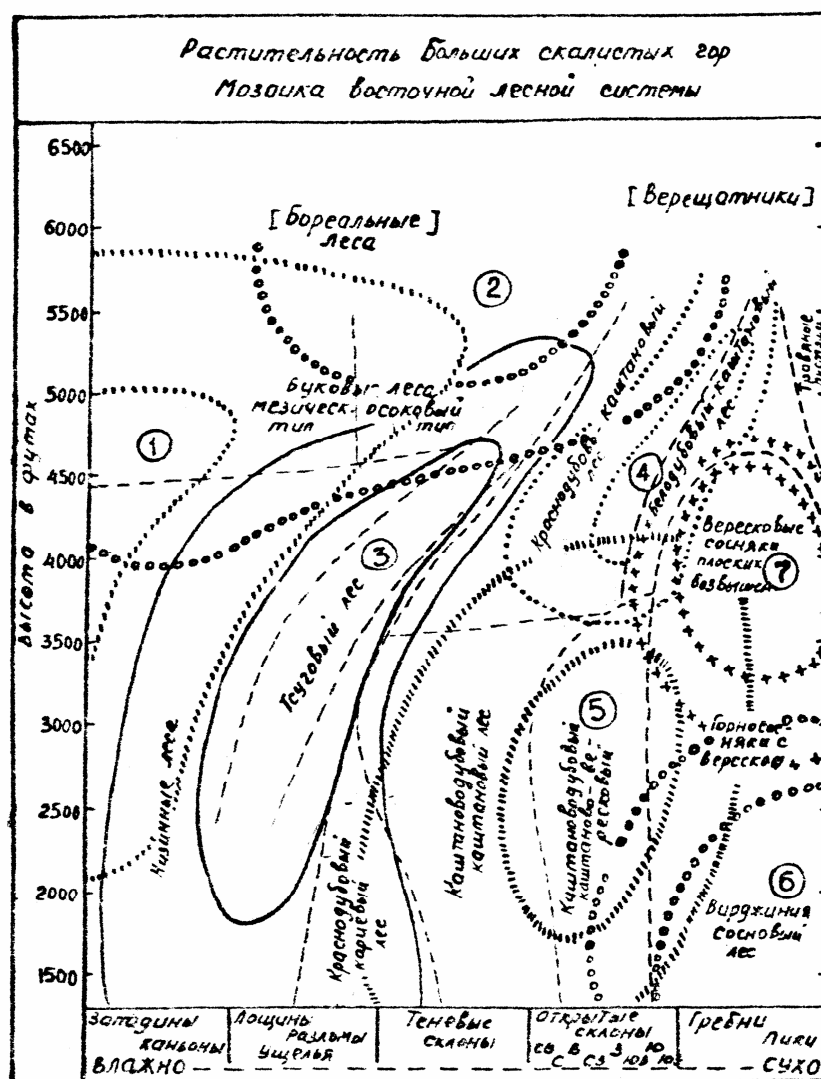


Рис. 5. Мозаика сообществ с распределением главных древесных видов по типу наложения

Пример растительности Больших Скалистых гор, которая нанесена на карту с учетом высоты над уровнем моря и топографического положения. На этой основе проведены границы основных типов (Whittaker, 1956). Положение границ этих типов является более или менее произвольным. Ограничены популяции семи основных древесных видов: 1. *Aescubus jctandra*, 2. *Fagus grandifolia*, 3. *Tsuga canadensis*, 4. *Quercus alba*, 5. *Q. prinus*, 6. *Pinus virginiana*, 7. *P. punges*. Каждая популяция формирует бинаминальную фигуру или «холм» с максимальной плотностью в центре, окруженные сферами с более низкой плотностью (15% и 5% стволов в древостое), которые показаны двумя пунктирными линиями. Трансекта, на которой подсчитано распределение видовых популяций вдоль градиента условий среды, произведенного вертикально или горизонтально через мозаику сообществ, дает ценоклин распределений видов, приближающихся по типу к гауссовому, подобно тому, что показано на рис. 4 (Whittaker, 1956).

Представляет интерес использование двух мер для выражения отношений распределений видов по местообитаниям: показателя широты амплитуды и степени перекрытия амплитуд. Ширина амплитуды может быть измерена как дисперсия дат учетов среды, которым адекватны описания растительности вдоль обычного градиента (McNaughton, Wolf, 1970); однако легче широту местообитания выразить аналогом меры уравновешенности Шеннона-Уинера:

$$B' = -\sum_{j=1}^M P_j \log P_j$$

и обратной величиной индекса Симпсона:

$$B = 1 / \sum_{j=1}^M P_j^2,$$

где P_j – относительная важность видов в данном описании, j – десятичная фракция от его общей важности M в описаниях, $\sum P_j = 1$ (Levins, 1968; Price, 1971; Colwell, Futuyma, 1971). Простейшая мера ассоциированности видов (включающая только их присутствие и отсутствие в участках) – это некий аналог индексов Жаккара и Сьеренсена, приведенный ниже и называемый «процентом совместной встречаемости»:

$$SA = 2Mc / (M_h + M_i)$$

(Agrell, 1945; Iversen, 1954; Whittaker, Fairbanks, 1958) и межвидовая корреляция (учитывающая важность видов в описаниях), как аналог процентного сходства:

$$SC = \sum_{j=1}^M \min(P_{hj}, P_{ij}) = 1 - 0,5 \sum_{j=1}^M [P_{hj}, P_{ij}]$$

(Whittaker, Fairbanks, 1958; Schoener, 1970; Price, 1971; Colwell, Futuyma, 1971), где Mc – число описаний, в которых встречаются оба вида; P_{hj} и P_{ij} – важность видов h и i в описании, причем, важность переведена в относительные значения, как для мер B и B'). В литературе получили хождение различные варианты корреляционных коэффициентов и множество других мер (Goodall, 1963; см. также Levins, 1970; Fienberg, 1970; Colwell, Futuyma, 1971)^B, но большинство из них требуют более сложных методов учета, дающих данные, которые редко используются при описании растительных сообществ. Меры, которыми измеряются ширина диапазонов распределения и степень их перекрытия, хотя они нередко именуются измерениями «ниш», должны четко отличаться от измерений ниш в узком смысле, т.е. внутрифитоценотических отношений. Шонер (Schoener, 1970) и Прайс (Price, 1971) применяли измерения в комплексной форме, дающей одновременно информацию о факторах дифференциации ниш и местообитаний; они применяли термин «экотопные отношения» в том же смысле, как это будет сделано ниже.

В случаях, когда на ценоклине происходит упаковка новых видов, конкуренция между видами ведет к сближению их распределений вдоль градиента. По мере того как распределения видов сближаются, изменение флористической композиции вдоль градиентов становится все более интенсивным (рис. 4). Эта скорость изменения биоты вдоль пространственных градиентов и носит название бета-разнообразия. Гиперпространство местообитаний, объединенное с мозаикой сообществ, имеет осями градиенты композиции сообществ или ценоклины (Whittaker, 1956, 1967). Одним из результатов непрямой ординации описаний растительных сообществ является именно представление о композиционном или фитоценотическом гиперпространстве. Ординация видов в большей степени, чем ординация сообществ, показывает рассеивание их позиций в сообществе или гиперсфере фитоценозов (Whittaker, 1967). Эволюционное время позволило видам, которые дополнительно включались в биоту ландшафта, найти свои собственные позиции среди местообитаний, и при наложении гиперобъемов местообитаний у разных видов их центры всегда оказываются специфичными, отличными для каждого вида от прочих. Таким образом, бета-разнообразие может возрастать с увеличением эволюционного времени за счет дополнения по главным осям гиперпространства местообитаний. Гиперпространство сообществ может возрастать как за счет дополнительных видов, так и за счет удлинения осей фитоценотической композиции. Подобно альфа-разнообразию, мозаика сообществ ландшафта является продуктом эволюции и показывает тенденцию обогащения за счет новых видов и их комбинаций.

Богатство видами местообитания определенного типа (ландшафта, географического района) носит название гамма-разнообразия и складывается из альфа-разнообразия отдельных сообществ и бета-разнообразия, т.е. разнообразия между сообществами. Мы здесь вновь можем воспользоваться понятием гиперпространства, если объединим оси гиперпространства ниш и гиперпространства местообитаний (а также оси, отражающие сукцессии и нарушенность, которые можем в дальнейшем использовать или не использовать), то получим сложное гиперпространство. Его оси (ниши + местообитания + сукцессии) теперь отражают все экологическое варьирование, которое достигнуто видами в ходе эволюции. Пока нет установленного термина для этого гиперпространства и мы предлагаем называть его «экотопным гиперпространством». Любой вид имеет свое положение в этом гиперпространстве, ограниченное его толерантностью, границами и взаимодействиями с другими видами. Эта позиция носит название «экотопного гиперобъема», как абстрактного выражения его положения в сообществе и ландшафте (Whittaker, Levin, 1972). Местообитание + ниша, как положение вида в ландшафте и сообществе, мы можем называть «экотопом». Абстрактный объем в экотопном гиперпространстве в основном

сходен с «фундаментальной нишей» Хатчинсона (Hutchinson, 1957, 1965; Whittaker, Levin, 1972).²

Концепция ниш должна быть очень четко ограничена от «фундаментальной ниши» и «экотопного гиперобъема». Ниша и местообитание, подобно разнообразию и уравниваемости, – дополняющая пара терминов, представляющая дополняющие концепции. В обоих случаях возможны ошибки, если применять термины, несвойственные данной концепции. Концепция ниши имеет свое фундаментальное место в теории сообществ, свою роль в интерпретациях эволюции видов в сообществе. Ошибки связаны, в основном, с неверным использованием терминов. Во-первых, термин «фундаментальная ниша», предложенный Хатчинсоном для некоторой абстракции, применяется для обозначения актуальных экотопов видов. Во-вторых, в понятии теряется определение «фундаментальная», и сумма ниши и местообитания от этого попадает под термин «ниша». В-третьих, межфитоценотические факторы часто игнорируются, и тогда понятия «ниша» и «широта ниши» начинают использоваться для оценки широты местообитания.³

Я не возражаю, впрочем, против формулировок Хатчинсона, однако, учитывая опыт градиентного анализа, считаю нужным придерживаться формулировок, приводимых в этой работе. Как показал Кларк (Clarke, 1954), есть необходимость пользоваться отдельными терминами для обозначения функциональных ниш Элтона (Elton, 1927) и Гаузе (Gause, 1934) и ниш положений или ниш местообитаний, позднее описанных Гриннеллом (Grinnell, 1928)^c и также сформулированных Хатчинсоном. Для четкости понимания объема «ниши» его следует обозначать только как позицию вида в сообществе. Местообитания видов + ниши должны получить формулировку экотопного гиперпространства; ниша + экотоп в приложении к реальному отношению популяции вида к фитоценозам и условиям среды обозначаются термином «экотоп» (Whittaker, Levin, 1972). Эта формулировка наиболее полно соответствует терминологии экотопного гиперпространства. Гиперпространство может быть понято как арена, на которой

² **Примечание переводчика.** Экотоп в понимании Уиттекера принципиально несхож со значением этого термина у отечественных геоботаников и экологов, которые вслед за Сукачевым (приоритетное использование термина) называют экотопом совокупность абиогенных факторов среды фитоценоза. Если руководствоваться правилами приоритетности, предпочтительнее использовать не термин «экотоп» («занят» Сукачевым), а термин «функциональная ниша» Хатчинсона.

³ **Примечание переводчика.** Ошибки последнего рода широко распространены и во многих статьях последних лет: понятием «ниша» обозначается именно «функциональная ниша», в качестве осей рассматриваются оси максимального варьирования факторного пространства.

совместно эволюционируют виды одного географического района. Под влиянием отбора видов происходят изменения в гиперпространстве; эти изменения – маневры в направлении достижения гиперпространства, которые дифференцируют разные виды одновременно и в нишах и в факторах местообитаний (Whittaker, 1969). Если мы сможем, исходя из принятой концепции гиперпространств, определить константы осей ниш и выяснить отношения видов и сообществ к осям местообитания, то сможем увидеть индивидуалистическую картину распределения видов по осям местообитания. Широту вариации их по этим осям и степень перекрытия амплитуд, формирующую континуум, т.е. степень бета-дифференциации, вдоль осей и мозаику сообществ в отношении к градиентам факторов среды. Если мы получим константы осей местообитаний, то сможем наблюдать дифференциацию ниш и отношения важностей видов, альфа-разнообразие и уравновешенность сообщества как системы взаимодействующих видов. Я хотел бы таким абстрактным экскурсом утвердить представления не только о гиперпространстве. Эта концепция одновременно лежит на стыке с общими представлениями об отборе видов в направлении дивергенции потребления ресурсов и уменьшения конкуренции видов внутри сообщества, исследования результатов градиентного анализа и изучения разнообразия.

ИЗМЕРЕНИЕ БЕТА- И ГАММА-РАЗНООБРАЗИЯ

Гамма-учеты – это обычные альфа-учеты, скомбинированные из нескольких сообществ: или список видов географических единиц или бесплощадочные учеты (например, из световой ловушки для насекомых), фиксирующие виды из многих сообществ. В целом, гамма-учеты имеют ту же направленность характеристик, что и альфа-учеты (число видов и их важность), те же измерения разнообразия и кривые могут быть результатом обработки. Наиболее экстенсивным способом получения данных о гамма-разнообразии может быть выявление как меры разнообразия отношений гамма-разнообразия и числа видов в зависимости от площади (например, острова); для бесплощадочных учетов наиболее удобно измерение с получением кривой подобно H' или E_c .

Бета-разнообразие, наоборот, имеет совсем другой характер направленности; оно имеет в основе изменение или дифференциацию. В исследовании с различными задачами такое изменение или дифференциация может быть выявлено либо вдоль обычного ценоклина либо для площадок, имеющих положение на нескольких осях местообитаний или фитоценотического гиперпространства. Возможно несколько подходов к решению таких задач (Whittaker, 1960).

Основное отношение в наиболее простом варианте имеет вид $\beta = \gamma / \alpha$. Основной, наиболее приемлемой величиной является $BD = Sc / \bar{S}$, в которой Sc – число видов в сложном учете (комбинирующем несколько

альфа-учетов) и \bar{S} – среднее число видов в альфа-учетах. Аналогичная мера может базироваться и на H' , и на сравнении $H'e$ для сложного образца со средним \bar{H}' для альфа-измерений альфа-образцов. Hc'/\bar{H}' ведет к ослаблению эффекта отношения логарифмов. Для неплощадочных учетов отношение уравновешенностей определяется, как антилогарифмы:

$$BD = \exp Hc' / \exp H', \text{ или } BDc = Ece / Ec,$$

где Ece , как указывалось, оценивается для сложного учета. Можно также использовать в качестве меры отношение ранговых оценок выборки площадок из местобитания к средней амплитуде по факторам местообитаний для видов из описаний,

$$BD = Mn / M\bar{s},$$

в котором число площадок в выборке и $M\bar{s}$ – число описаний, где учтены наиболее распространенные виды, общие для всех площадок. Оценка показывает, что $BD = Sc / \bar{S}$ дает тот же самый результат. На эти меры влияет размер пробной площади, но они все же представляются вполне пригодными, если их сравнивать с критериями, описанными выше. Единицы, бета-дифференциацию которых они отражают, оказываются полностью несовпадающими по своим видовым наборам. Идентичные площадки (если такие попали в выборку) будут давать значение $BD = 1$; два образца, полностью различающиеся по флористической композиции, оцениваются как 2 и т.д. Таким образом, простые учеты могут считаться обладателями нулевого различия бета-разнообразия, если использовать модификацию BD и BDc отношение минус 1,0.

Второй способ возможного выражения гамма-разнообразия основывается на исполнении показателей сходства сообществ. Три принципиально различных подхода могут применяться для этих целей.

1. Коэффициенты общности:

$$Cc = S_s / (S_j + S_k - S_s) \quad Cc = 2S_s / (S_j + S_k)$$

(Jaccard, 1902), (Sørensen, 1948),

где S_s – это число видов, общее для двух площадок, а S_j и S_k – число видов, встреченных порознь на площадках j и k .

2. Процентное сходство:

$$PS = \sum_{i=1}^S \min(P_{ij}, P_{ik}) = 1 - 0,5 \sum_{i=1}^S |P_{ij} - P_{ik}| \quad (\text{Renkonen, 1938; Whittaker, 1952}),$$

$$PS = 2 \sum_{i=1}^S \min(n_{ij}, n_{ik}) / (N_j + N_k) \quad (\text{Bray, Curtis, 1957}),$$

где P_{ij} и P_{ik} – это относительная и абсолютная важность видов на площадках j и k с общей абсолютной важностью видов.

3. Евклидова дистанция:

$$ED = \sqrt{\sum (n_{ij} + n_{ik})^2} \quad (\text{Orloci, 1966}).$$

Евклидова дистанция, хотя и является основой многих ординационных техник, по своим особенностям не может быть рекомендована для изучения разнообразия (Gauch, Whittaker, 1972). Было предложено также несколько более сложных мер (Dagnelie, 1960; Whittaker, 1967; Goodall, 1972). Мак-Артур (MacArthur, 1965; MacArthur et al., 1966; MacArthur, Wilson, 1967) использовал для измерения разнообразия птиц меры, связанные с H' , –

$$BSD = Hc' - (Hj' + Hk')/2,$$

где Hc' рассчитывается для обобщенного образца из двух учетов, $\bar{H}j'$ и Hk' – для учетов, рассмотренных порознь. Этот показатель неплохо зарекомендовал себя как одна из мер, приложимых к сообществам птиц, но он более сложен в расчетах, чем Cc и PS , и испытывает влияние логарифмичности шкал. Cc выражает степень подобия состава видов, которые присутствуют в образце, PS – степень подобия количественного соотношения видов. Cc (Сьеренсова форма) может быть более пригодной для измерения разнообразия образцов из выборки и для сравнения площадок друг с другом во всех возможных парах, как выражение их относительного несходства или бета-дифференциации (сравни: Koch, 1957). В такого рода измерениях имеются свои сложности. Cc не является средним – это полное выражение относительного несходства. Cc не может, однако, вычитаться из единицы, а должна минусоваться от наименьшей величины, которая отражает Cc от сравнения наиболее близких сообществ одной выборки. Эта «внутренняя ассоциация» или пороговое несходство Cc_0 лежит чаще между 70% и 90% и для данной группы площадок не известно до тех пор, пока оно не рассчитано. Величина убывает с возрастанием альфа-разнообразия и при убывании размера площадки (Whittaker, 1952). Различие между Cc_0 - Cc отражает криволинейные отношения с дистанцией вдоль комплексного градиента или ценоклина (Gauch, 1972). Более того, среднее Cc испытывает эффект плотности размещения учетов в мозаике сообществ – число площадок, взятых из каждого класса изменения растительности в связи с условиями внешней среды.

Все это делает сложным использование сходства площадок для выражения бета-разнообразия в выборках, отражающих многомерное варьирование площадок по отношению друг к другу. Сходство площадок тем не менее удобно для отражения бета-разнообразия как степени изменения видовой композиции в простом ценоклине. Среднее сходство площадок рассчитывается для различных единиц, расположенных вдоль градиента (например, для различных площадок, расположенных в интервале 100 м высоты над уровнем моря). Полулогарифмическая часть этих значений сходства между площадками в пределах градиента позволяет экстраполировать первую часть результирующей кривой к нулевой дистанции (и тем самым оценивать Cc_0) и к полной длине изучаемого градиента (приводя к оценке Cc_n [потому, что криволинейные отношения Cc к отобраным площад-

кам ограничивают значения очень низких видовых важностей (Gauch, 1972), что вызывает завышение значений для экстремальных площадок (бета-разнообразие тогда сводится к «полусмене» видового состава)]).

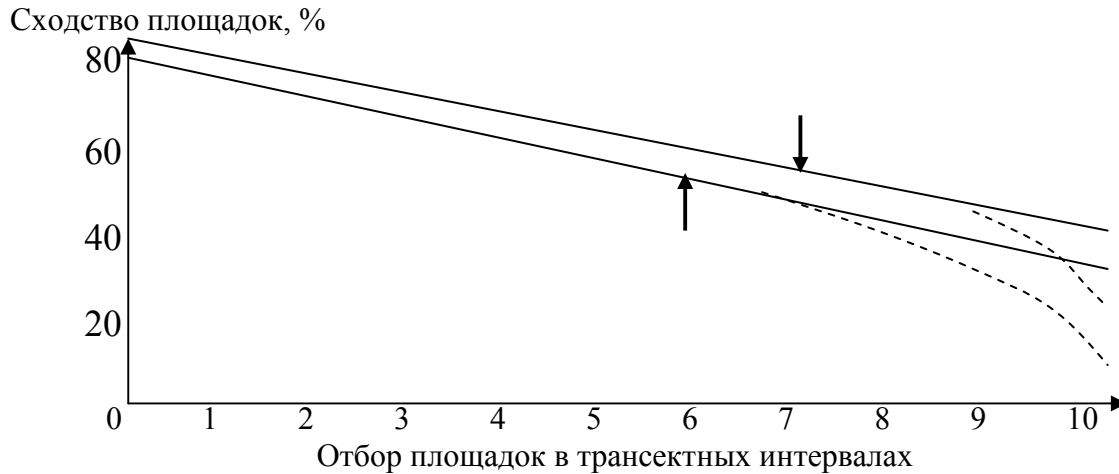


Рис. 6. Измерение полусмены бета-разнообразия на ценоклине

Среднее сходство площадок, представляющих сообщества, убывает с возрастанием расстояния на топографическом градиенте увлажнения. Верхняя кривая (прямая) — для коэффициентов сообществ, нижняя (закругленная) — для процентного сходства на трансекте градиента топографической влажности для пояса 600-900 м гор Сискью, Орегон (Whittaker, 1960). Прерывистые линии отражают оценку степени изменения популяций видов вдоль градиента в единицах полусмены. Стрелкой показаны точки, на которых сходство площадок убывает на 50% по отношению к контролю (при сравнении учетов одного ряда). Полусмена оценивается для ценоклина как 1,59 при использовании процентного сходства и как 1,47 при применении коэффициентов общности.

Используемая техника опирается на *PS* (Whittaker, 1960; Whittaker, Niering, 1965, 1968); в тех случаях, когда используется *Cc* Сьеренсена, результаты выражают бета-разнообразие вдоль градиента условий среды по отношению к единицам, различающимся половиной видового состава. Эта мера по выбранным критериям оказывается вполне пригодной для решения поставленной задачи; при ее использовании не очень сильно сказывается размер площадок, и если характеризовать трансекту через контур растительности, то повторные измерения при изменяющихся объемах выборок не дадут средних значений сходства, которые будут сильно расходиться по величине. Различные значения смены половины видового состава будут получены для различных ярусов одних и тех же сообществ. Этим отражается относительная независимость отношения разнообразий ярусов и таксонов (рис. 7), а не ограничения техники.

Примерно такие же меры могут быть использованы для изучения изменения бета-разнообразия по другим осям вариации растительных сообществ – по отношению к топографии, высоте, почвам определенного ландшафта или целого географического района. Мак-Артур (MacArthur, 1969) показал, что отношение числа видов в тропической температурной фауне⁴ при сходной площади возрастает, если увеличивается площадь за счет географических, порожденных топографией, условий, вызывающих большую дифференциацию тропических сообществ. Коди (Cody, 1970) использовал *BSD* для сопоставления чилийских птиц и показал, что топографическое бета-разнообразие в Чили ниже, чем в Соединенных Штатах, но географическая дифференциация фаун оказывается примерно такой же. Измерение разнообразия может быть сведено также к измерению межфитоценотической мозаики. Пилу (Pielou, 1966a) считает, что мерой разнообразия является $D = \bar{H}(n) / E[H(n)]$, где $\bar{H}(n)$ – это средняя мера Бриллюна для выборки локальных субквадратов и $E[H(n)]$ – ожидаемая величина для сообщества как целого. Пилу рассматривает в качестве низкого разнообразия мозаики наблюдаемую сегрегацию видов и дифференциацию субплощадок, т.е. обратную закономерность, которую, казалось бы, можно использовать для [описания] межфитоценотической мозаики как аспекта дифференциации ниш разных видов. Наиболее приемлемой мерой разнообразия мозаики может быть предложена следующая:

$$DP = (S_c / S) - I, \quad DP' = (\exp H'c / \exp H') - I, \quad DP_c = (E_{cc} / E_c) - I,$$

которая применима для малых субквадратов, закладываемых внутри сообществ. Эти индексы (подобно другим мерам межфитоценотической мозаики) показывают сильную зависимость от размеров субквадратов.

РАЗНООБРАЗИЕ И УСЛОВИЯ СРЕДЫ

Последний вопрос: что мы знаем о факторах, определяющих разнообразие сообществ? Я ограничусь собственными знаниями наземных сообществ и их сравнением, так как другие сведения содержатся в литературе и изложены другими участниками симпозиума. В качестве основной установки сформулирую: альфа-разнообразие наземных растительных сообществ является совместным результатом комбинированного влияния неэкстремальных условий, стабильности условий, эволюционного и сукцессионного времени, типа сообществ, сформировавшегося за это время.

⁴ *Примечание переводчика.* Температный – значит принадлежащий к умеренной зоне.

Благоприятность факторов среды

Вполне естественно, первым предположением об определяющей роли альфа-разнообразия и первичной продукции следует считать благоприятность условий внешней среды. Однако в различных работах по-разному оценивается прямая (Connell, Orias, 1964; MacArthur, 1969) и обратная (Grice, Hart, 1962; Margalef, 1969; Whiteside, 1970) корреляция разнообразия и продуктивности. При широкой постановке вопроса можно сказать, что в наземных сообществах продуктивность и разнообразие не имеют коррелятивной зависимости.

В отличие от продуктивности, видовое разнообразие не имеет столь простой связи с благоприятностью условий среды. В некоторых районах максимум разнообразия проявляется в наиболее мезотических сообществах (Livessalo, 1922; Ogawa et al., 1961, 1965; Daunbermire R., Daunbermire J., 1968; Carbiener, 1970). В Больших Скалистых горах максимум разнообразия цветковых растений (и максимум разнообразия листовых насекомых) был приурочен к средним значениям градиента топографического увлажнения (Whittaker, 1956, 1962; Curtis, 1959; Monk, 1965, 1967; Auclair, Goff, 1971). В штате Вашингтон разнообразие возрастает с увеличением влажности и высоты над уровнем моря в направлении от травяных сообществ к низкогорным лесам (Daunbermire, 1970), в то время как в горах Санта Каталани в Аризоне разнообразие растений возрастает с убыванием высоты над уровнем моря и возрастанием сухости от лесов через лесостепь и степи к наименее экстремальным вариантам пустынь (Whittaker, Niering, 1965). Во многих случаях разнообразие возросло с улучшением почвенных условий питания (кроме засоленных почв), pH (Dahl, 1957; Loucks, 1962; Monk, 1965, 1967; Frydman, Whittaker, 1968; Prusinkiewicz, 1970). Ма-арель и Лиртоувер (Maarel, Leertouwer, 1967), однако, наблюдали максимальное число видов в растительности дюн при средних значениях pH (см. также: Thalen, 1971). Разнообразие часто оказывается выше на серпентинитовых почвах с бедными химическими характеристиками, а не на несерпентинитовых почвах (Whittaker, 1965, 1960; McNaughton, 1968). Разнообразие обычно уменьшается при наличии характерного стресса в условиях среды сообществ [перевыпасе] (Itow, 1963), атмосферных влияниях (Gordon, Gorham, 1963; Skye, 1968; Gilbert, 1968; Hadjuk, 1970) или гамма-радиации (Woodwell, 1967, 1970; Woodwell, Whittaker, 1968), но, как было показано выше, умеренный легкий выпас может поощрять разнообразие (Harper, 1969).

Экстремальные условия являются фильтром, требующим такой адаптации, которую могут обеспечить далеко не все генетические линии, и, таким образом, ограничивающим число видов, способных мириться с тяжелыми для произрастания условиями среды. Мы можем априори ожи-

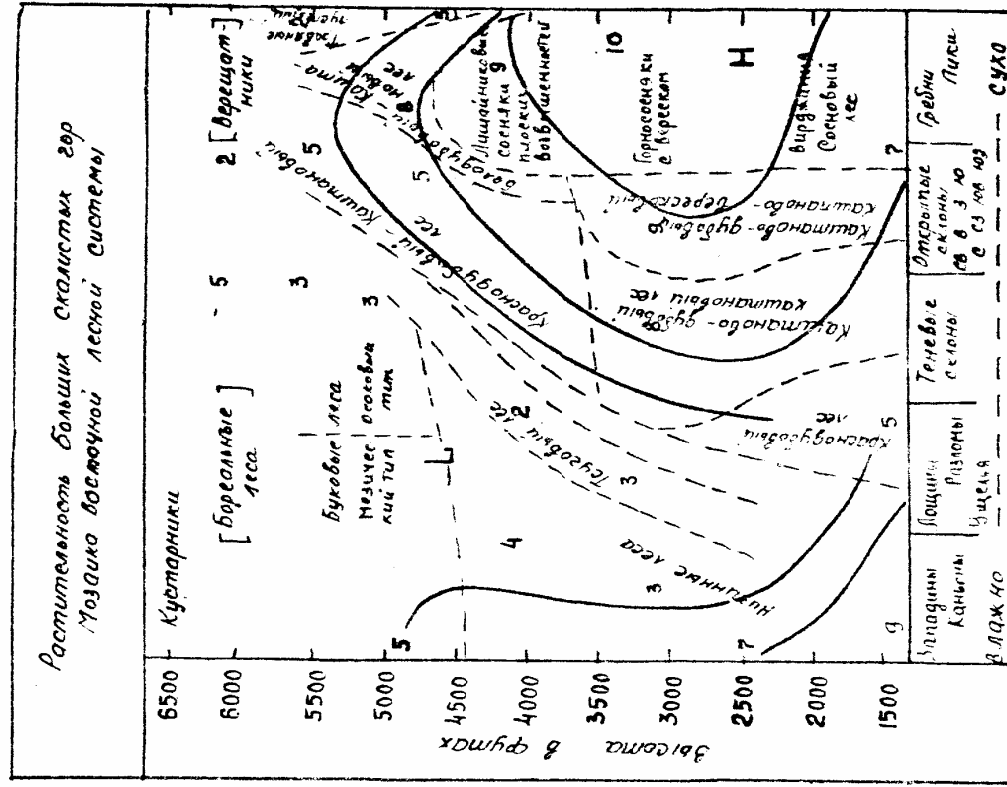
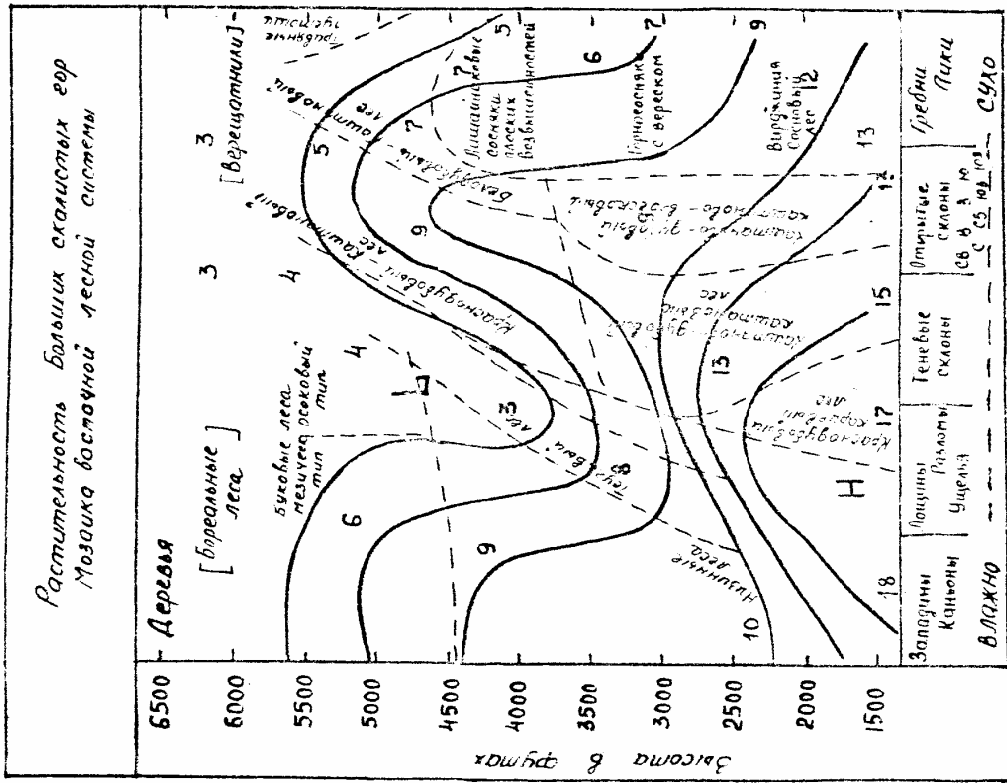
дать, что видовое разнообразие цветковых не будет высоким в экстремальных условиях пустынь высоких широт Арктики, в альпийских высокогорьях, на сильно засоленных почвах маршей, мангровых болотах. Если исключить экстремальные пустыни, то можно считать, что сухость в меньшей степени ограничивает разнообразие по сравнению с холодом. Многие и влажные и сухие местообитания являются богатыми по видовому составу. Холод через физиологический стресс, осуществляющийся несколькими путями – промерзание тканей и достаточно полное выключение энзиматических и других функций, сказывается на положении главного ограничителя разнообразия цветковых растений сильнее, чем реакция растения на сухой теплый сезон. Природа холодного периода в разных случаях бывает разнообразной – в Арктике и высокогорьях умеренной зоны холод постоянный, в горах тропиков – ночной, но корреляция видового разнообразия с температурой оказывается достаточно высокой. Тем не менее, как в отношении температуры, так и других факторов можно выделить три аспекта их влияния на разнообразие:

- (a) средние условия и хроническая жесткость условий среды;
- (b) амплитуда периодических колебаний условий среды;
- (c) нерегулярные флуктуации, непредсказуемость условий среды.

Нестабильность

Многие данные показывают сильные эффекты нестабильности, объединяющей вместе и вариант (b) и вариант (c). Господствующим градиентом разнообразия от низких тропиков к высоким широтам и по высоте над уровнем моря является длительность периода экстремальных температур, а не среднегодовые температуры. Реакцией разнообразия на стабильность в наиболее четком проявлении является возрастание плотности бентоса с увеличением глубины океана (Sanders, 1968, 1969; Hessler, Sanders, 1967; Slobodkin, Sanders, 1969).

Стабильность действует на разнообразие в большинстве случаев, хотя ее эффект, как правило, независим от ресурсов. Если флуктуации уровня ресурса накладываются на его градиент, иллюстрированный рис. 1, то можно ожидать проявления двух эффектов. Во-первых, виды, занявшие экстремальные концы градиента ресурсов, углы гиперпространства ниш, не могут выжить долгий отрезок времени. Флуктуации, таким образом, вызывают уменьшение «размера» гиперпространства ниши (рис. 8). Во-вторых, виды, занимающие позиции вдоль градиента между другими популяциями, могут стать предметами периодического конкурентного сдавливания со стороны соседей, против которых не могут устоять даже наиболее жизнеспособные представители. Флуктуации, таким образом, оказываются условием, лимитирующим «упаковку» видов, способных дифференцировать между собой использование градиента. Этот вопрос рассмот-



рен в более формализованном варианте у Мак-Артура (MacArthur, 1970; MacArthur, Levins, 1967). Флуктуации уменьшают одновременно и длину осей гиперпространства ниш, которые могут быть использованы, и распределение отрезков этих осей между видами растений.

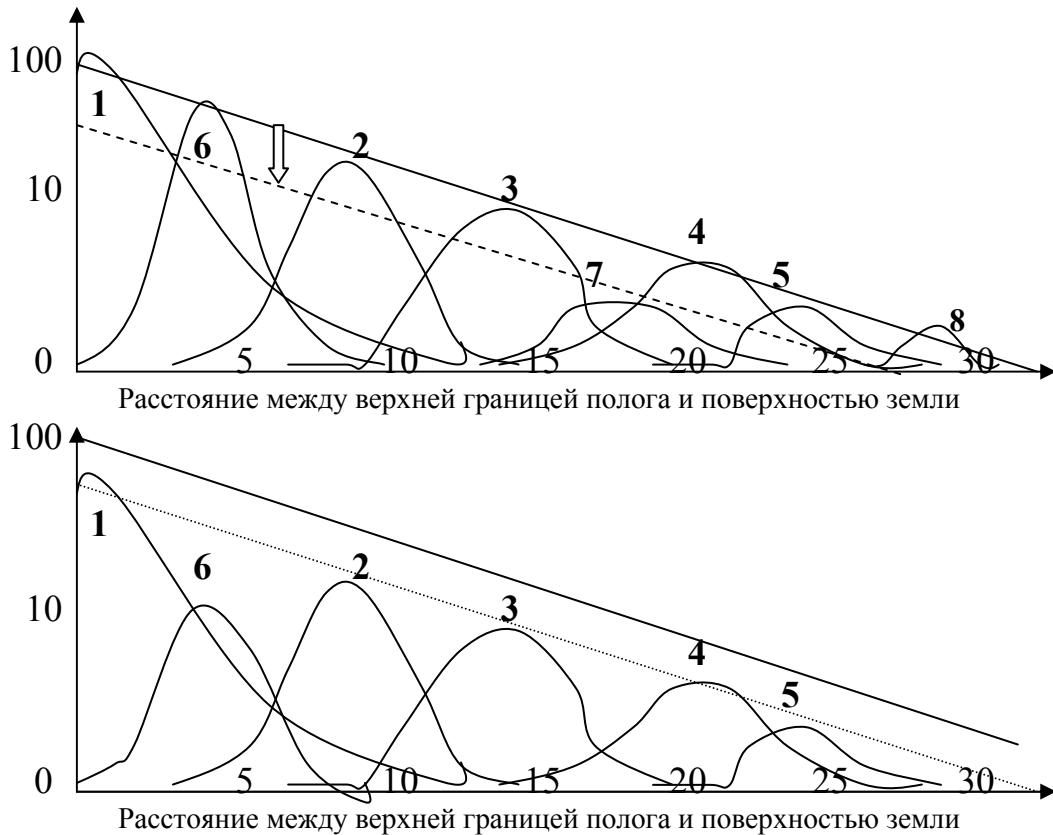


Рис. 8. Эффект нестабильности условий среды по градиенту ресурсов
Взаимодействие благоприятствования ресурсов и флуктуаций условий среды показано стрелкой и пунктирной линией в верхней части рисунка. В нестабильных условиях виды 7 и 8 не способны развиваться вследствие нехватки ресурсов и конкуренции с видами 3 и 4 в неблагоприятный период.

Периодическое сокращение ресурсов в дальнейшем вызывает эффект взаимодействия между трофическими уровнями. Надежность добывания пищи в течение года способствует возрастанию разнообразия и устойчивости видов хищников и, как показано выше, возрастание интенсивности и варьирования хищников усиливает контроль за развитием потребляемых видов и способствует возрастанию их разнообразия. Чем более флуктуирующими оказываются условия, тем более существенны пищевые взаимодействия между трофическими уровнями, которые могут быть лимитированы периодической нехваткой ресурсов пищи для хищников. Эта же формулировка может передать и характер взаимодействия в другой группе: растений и их консументов, к растениям и животным в отношении паразитов и болезней, между растениями и опылителями или грибными симбионтами. Если, к примеру, выровненные условия тропического дождевого леса

могут способствовать развитию большого числа видов грибов-микоризообразователей, то тем самым создаются условия для сотрудничества с ними большого числа цветковых растений и их проростков, а также для возрастания мозаики древесного яруса в отношении к грибным компонентам. Одновременно с возрастанием разнообразия цветковых компонентов и их химических выделений через корни и гниющие остатки листьев повышается возможность увеличения разнообразия грибов. Таким образом, мы заключаем, что нестабильность условий среды, если это отражается в пригодности краевых ниш, конкурентных эффектах упаковки ниш и ведет к изменениям дифференциации ниш, является главным фактором, ограничивающим видовое разнообразие. Нестабильность действует, как показано в этой статье, на эволюционные процессы возрастания альфа-разнообразия, вызывая обратные эффекты, обеспечивая лишь наполовину возрастание ранга, сложности и плотности распределения видов в гиперпространстве ниш.

Мы можем продолжить обсуждение этих отношений в двух сообществах, которые представляют тропические дождевые леса и пустыню Соноран. В тропических дождевых лесах их влажный, теплый и устойчивый климат позволяет встречать там сообщества с самым высоким разнообразием, которое известно на Земле (Dobzhansky, 1950; Cain, Castro, 1959; Richards, 1952; Fisher, 1960; Pianka, 1966; Achton, 1969; Baker, 1970). Разнообразие среди растений в таких сообществах проявляется не только за счет богатства деревьев, но и за счет захвата специальных ниш (в сообществах много цветковых эпифитов и микрофитов листьев), представленности группы неустойчивых растений при менее благоприятных условиях (лианы, розеточные деревья, цветковые эпифиты), очень плавного изменения от одного года к другому и дифференциации моды зацветания и плодоношения главных видов в течение всего сезона (Janzen, 1967b; Smythe, 1970), достижения узкой специализации биотических отношений. Применимость концепции ниш к тропическим дождевым лесам вызывает сомнение (Poore, 1964; Fedorov, 1966; Richards, 1969) из-за сложности дифференциации первичных биотических направлений осей пространства ниш, таких как вертикальная высота, сезонный ритм, глубина почв и распределение элементов питания, так как число видов в тропических дождевых лесах несравнимо превышает этот показатель температурных (умеренных) лесов. Направление осей дифференциации ниш, наоборот, должно быть биотическим, отражающим отношение растений и других организмов (Achton, 1969). Виды оказываются мало отличимыми морфологически (Achton, 1969) и по толерантности к факторам среды (Janzen, 1967a; Achton, 1969), включая, возможно, чувствительность сложного внутреннего строения ниши к зародышам растений (Whittaker, 1969). Янзен (Janzen, 1970) указывал на один из аспектов этого распределения – влияние видов-консументов определенных деревьев как препятствующих росту всходов под вида-

ми тех же деревьев. Важность этого влияния может быть оценена в контексте всей сложной системы взаимовлияния деревьев и других видов, включая и влияние через подстилку, почвенный химизм, микоризные виды – как среду взаимодействия видов. Для того, чтобы разгадать загадку разнообразия тропических лесов, не может быть найден простой ключ, и загадки будут сохраняться до тех пор, пока мы не выявим полностью всю сложность биотических дифференциаций и взаимодействий, сложность гиперпространства ниш, которая благоприятна для жизни деревьев и может эволюционировать.

В отношении к тому, что было сказано выше, пустыня Соноран является парадоксом в той же степени, как и планктон (Hutchinson, 1961).

- (a) Условия среды являются постоянно аридными или полуаридными, что выражается в низком среднегодовом количестве осадков.
- (b) Имеют широкую амплитуду флуктуаций с зимним и летним сезонами дождей и чередующимися 2-4-месячными периодами, когда дождей либо нет совсем, либо они крайне незначительны.
- (c) Нестабильным от года к году режимом осадков, что ведет к значительно большему коэффициенту вариации по сравнению с восточными лесами (McDonald, 1956; Whittaker, Niering, 1965).

И все же разнообразие многолетних цветковых видов пустыни Соноран по склонам гор выше, чем во всех или хотя бы нескольких типах восточных лесов, и на это разнообразие многолетников накладывается сверхвозможное число однолетников, развивающихся в разные периоды года и также более богатых по своему составу, чем в восточных лесах (Whittaker, 1965; Whittaker, Niering, 1965). Некоторые отмечают два типа адаптивных реакций в отношении к нестабильному климату. Многолетники включают широкий спектр различных жизненных форм, приспособленных к разным периодам года и соответствующим им характером листообразования, дополнительным или замещающим по отношению к листьям характером фотосинтеза стебля, средней водоудерживающей способностью и степенью редуцированности надземных частей, так называемым разнообразием форм приспособительных реакций по отношению к недостаточным ресурсам влаги. В то же время однолетники, наоборот, развиваются нерегулярно. На квадрате в 0,1 га одну весну можно регистрировать 30-40 видов однолетников, но на следующий год, также весной, число их упадет до 20, причем в составе их будет много видов, которых ранее не было отмечено. Прорастание однолетников в пустыне строго запрограммировано применительно к различным вариантам среды (Went, 1949; Juhren et al., 1956; Cohen, 1966, 1967). Этой специфичностью прорастания возможности появления растений оказываются сниженными, но виды тем не менее нерегулярно появляются в составе, который варьирует от года к году и от места к месту. Пустыня Соноран в своей флоре имеет несколько сотен однолетников с различным отношением к зимним или летним периодам дождей.

Можно сформулировать компромиссное положение о том, что нестабильность среды определяет эволюцию разнообразия. При теплых температурах и аридности климата (но аридности, не достигающей экстремума), а также достаточном времени эволюции возможно появление многих видов с разным отношением к климатическим факторам. При постоянно варьирующем от года к году климате с чередованием более благоприятных и менее благоприятных условий специализация в отношении к этим колебаниям становится главным фактором дифференциации экологических ниш. Богатство видами пустыни Соноран определяется, в отличие от лесов, удлинённостью осей пространства ниш, которые являются главными факторами эволюции видов при их дифференциации внутри сообщества.

Время

Разнообразие возрастает при протекании многих сукцессий (Odum, 1960, 1969; Richards, 1952; Tagawa, 1964; Margalef, 1963; Monk, 1967; Reiners et al., 1970). При некоторых сукцессиях тем не менее разнообразие убывает при переходе от последних стадий к климаксу (Cajander, 1925; Margalef, 1963; Loucks, 1962; Auclair, Goff, 1971). Такое убывание характерно для наиболее благоприятных условий существования температурных лесов, у которых развивается сомкнутый древесный ярус, вследствие сильного доминирования подавляющий многие виды, которые были характерны для сукцессии. Рейнерс и другие (Reiners et al., 1970) показали, как протекают изменения разнообразия и важности видов в крайне северных лесах на моренах с известным возрастом каждой сукцессионной стадии. Разнообразие интенсивно нарастает в первом столетии, а затем скорость процесса замедляется по мере его приближения к стабильной стадии моховых лесов. Разнообразие возрастает волнообразно путем инвазии новых видов во все яруса сообщества, причем изменение видового состава идет в основном по пути увеличения их высоты. Разнообразие резко убывает, и усиливается доминирование в основном ярусе после ранних стадий этой волны, когда ярус захватывает доминирование в сообществе⁵. Разнообразие убывает и нарастает различными путями на ранних стадиях сукцессии; убывает от субклимакса к климаксу во многих лесах с сомкнутыми древесными ярусами, что противоположно возрастанию разнообразия при сукцессии в более открытых сообществах с неполным покрытием почвы в менее благоприятных условиях среды (Auclair, Goff, 1971). Ауклейр и Гофф счита-

⁵ *Примечание переводчика.* Уиттекер не различает доминирования обилия и эдификаторного эффекта, потому здесь, соглашаясь с русской терминологией, правильнее говорить не о доминантах, а об эдификаторах.

ют это моделью, способной описать отношения наземных сообществ, рассматривая не только отношение разнообразия на разных стадиях, но и комбинируя его с отношением разнообразия к градиентам факторов внешней среды.

Довольно трудно, поскольку растительные сообщества включают многие виды, история которых началась еще в других сообществах, определить эволюционное время как фактор, от которого зависит разнообразие. Даже наступление континентальных ледников (имевшее место несколько тысяч лет назад) и их отступление формировали сообщества из видов, которые мигрировали на новые местообитания из других сообществ, где эти виды ранее эволюционировали, но в новых сообществах вновь дифференцировались по нишам гиперпространства. Те сообщества, которые связались с северной границей оледенения, беднее видами, чем сообщества южной границы, но это соотношение не является постоянным. Эффект времени в наиболее ясном варианте можно пронаблюдать, если сравнить между собой сообщества каких-то специфических почв (например, серпентинитов) в условиях районов, подвергавшихся и не подвергавшихся оледенению. С серпентинитами связаны многие островки растений, причем виды серпентинитов трудно переходят на другие почвы, а виды, неприспособленные к произрастанию на серпентинитах, могут встречаться там лишь спорадически, постепенно эволюционируя в серпентинитовые экотипы. Не подвергавшиеся оледенению серпентинитовые горы в районе Кламат Северной Калифорнии и Южного Орегона являются носителями высокого видового разнообразия сообществ, включающих много эндемичных видов, накопленных за время в несколько миллионов лет (Whittaker, 1954, 1960, 1961b). Подвергавшиеся оледенению серпентинитовые горы севернее района Кламат в штате Вашингтон, напротив, имеют флору много более бедную, чем флора окружающих сообществ, там ощущается недостаток эндемиков с узкой специализацией и низко разнообразие видов (Kruskeberg, 1969a,b). Флоры в одном и другом случае находятся в равновесии с флорами окружающих территорий (за счет кратковременных инвазий видов в ходе сукцессии), но время эволюции в горах, не подвергавшихся оледенению, делает это равновесие более богатым.

Разнообразие одновременно отражает и время, и эффект благоприятствования среды, и эффект нестабильности скоростью добавления новых видов в сообщества. Когда новые виды проникают в сообщество и находят там соответствующие ниши, часть из уже существующих ранее в сообществе видов начинает угасать. Все это объединяется в скоростях, с которыми идет процесс поступления новых видов в сообщество и процесс их выпадения, причем оба процесса идут под контролем пригодности для жизни внешней среды, что в конечном итоге отражается тем разнообразием, которое наблюдается в настоящий момент. Если, однако, скорость угасания видов возрастает, как возрастает разнообразие, а процесс добавления

видов не возрастает или возрастает медленнее, чем угасание, может установиться некоторый баланс и разнообразие будет поддерживаться на постоянном уровне. Этот эффект был показан на примере биотических сообществ островов (MacArthur, Wilson, 1963, 1967; Simberloff, Wilson, 1970; Diamond, 1969), где альфа-разнообразие поддерживается на уровне насыщения и максимально коррелирует с ярусной структурой (MacArthur, 1965; Cody, 1966, 1968; Recher, 1969). Уровень насыщения относителен и для альфа-разнообразия сообществ птиц: он много выше в тропических лесах, по сравнению с температурными, поскольку тропические леса включают много редких видов и пищевых ниш, которые отсутствуют в температурных лесах (Orians, 1969; Karr, 1971). Наблюдения, однако, позволяют ставить вопрос: имеет ли место процесс насыщения в наземных сообществах или возрастание их разнообразия является недетерминированным?

Шкала времени при такой постановке вопроса становится иной, по сравнению со шкалой времени при определении постоянной стадии фауны островов (MacArthur, Wilson, 1967; Wilson, 1969). Для таких стадий относительно континентальных источников видов обычно понимается как константа. Явление насыщения важностей видов у птиц возможно лишь в особых случаях. Имеются пределы, до которых воробьиные птицы могут расширять свои ниши в гиперпространстве, главные оси которых – вертикальная позиция, тип ниши и размер, обеспечивая ресурсы для существования.

Таких ограничений не существует для цветковых растений, эволюция которых несет черты химической адаптации (Ehrlich, Raven, 1965; Janzen, 1968; Whittaker, 1969; Whittaker, Feeny, 1971) и выработку ниш при участии более тонких взаимоотношений с консументами, симбионтами и опылителями. Широкие контрасты в разнообразии растительных сообществ и сходные условия среды на одном и том же или на нескольких континентах позволяют говорить о том, что эти сообщества не насыщены. Вполне вероятно, что возрастание разнообразия цветковых растений, животных и грибов, с которыми они связаны взаимодействиями, недетерминировано; это явления, лимиты которых не могут быть установлены в существующих сегодня сообществах (Whittaker, 1969; сравни: Simpson, 1969; Stehli et al., 1969).

Структура доминирования

Многие различия между современными сообществами связаны с эффектом доминирования, который влияет на разнообразие. Разнообразие различных ярусов различных сообществ в какой-то мере независимо один до другого (рис. 7; Whittaker, 1969; Daunbermire R., Daunbermire J., 1968; Auclair, Goff, 1971), в ряде случаев для этих явлений отмечается искаженная корреляция. Эффект взаимодействия ярусов различен для сомкнутых лесов и для открытых лесостепных пространств сухих условий или специ-

фических почв в том же районе (Whittaker, 1960; Whittaker, Niering, 1965). Открытые сообщества лесостепного характера оказываются более изменчивыми по мозаике напочвенного покрова в силу чередования условий освещенности и затенения, по сравнению с сомкнутыми лесами, где и почвы и режим освещения находятся под строгим контролем деревьев-доминантов. По своему числу ниши для надземного яруса будут всегда более многочисленными в несомкнутых сообществах, хотя разнообразие древесных видов может быть выше в сомкнутом лесу. В среднем в temperatных лесах число видов напочвенного покрова оказывается выше, чем число деревьев, и поэтому общее разнообразие цветковых обычно оказывается выше в открытых лесах.

Для выяснения отношения доминирования и разнообразия в первую очередь нужно учитывать степень ярусного покрытия, эффект наиболее распространенных доминантных видов. Леса с вечнозелеными доминантами обычно беднее по разнообразию, по сравнению с лесами листопадного типа, которые летом имеют ту же сомкнутость яруса, что и вечнозеленые леса. Среднее число цветковых растений в выборке из 5 площадок по 0,1 га оказалось 15 в вечнозеленых и 41 в листопадных лесах в районе Больших Скалистых гор (Whittaker, 1969). Во многих сообществах с явно выраженным доминированием сильным лимитирующим фактором являются аллелопатические выделения, которые ограничивают разнообразие надземного слоя и всего сообщества в целом (Muller, 1966; Whittaker, 1970в). Вполне допустимо считать, что разнообразие в растительных сообществах отражает коррелятивные зависимости со временем и тремя аспектами благоприятности условий среды. Такие корреляции очень интересны, но слабо предсказуемы, для разнообразия есть много факторов, в особенности структура доминирования наиболее распространенных сообществ, которые эволюционируют определенное время в условиях определенной внешней среды.

Бета-разнообразие

Измерения позволяют давать несколько интерпретаций взаимоотношениям бета-разнообразия и разных факторов. В умеренной полосе и альфа-разнообразия и бета-разнообразия одновременно нарастают при движении из районов приморского климата в глубь материка с континентальным климатом (Whittaker, 1960; Whittaker, Niering, 1965; см. также данные о бореальных лесах у Kujala, 1945; Le Roi, 1967). Континентальный климат обладает широкими амплитудами годовых флуктуаций температуры, но ежегодное выпадение осадков в период вегетационного сезона оказывается минимальным. Летняя засуха может быть источником стресса, который отражается низким разнообразием растений в приморском климате. В этом отношении показателен контраст между двумя центрами максимального

разнообразия видов деревьев в Соединенных Штатах – Южных Аппалачах (Whittaker, 1956, 1960, 1961). Южные Аппалачи, расположенные в условиях более континентального климата, отличаются более высоким альфа- и бета-разнообразием, что отражается и в общем высоком гамма-разнообразии. Район Кламат, расположенный в приморском климате, характеризуется лесами из секвойи, альфа- и бета-разнообразие которых меняется от низкого до среднего. Богатство общей флоры района объясняется не богатством индивидуальных сообществ, а дифференциацией сообществ по градиенту высоты над уровнем моря, экспозиции и вполне заметной мозаикой разных материнских пород (Whittaker, 1960).

Бета-разнообразие, подобно альфа-разнообразию, в ряде случаев может давать независимые закономерности варьирования для разных ярусов (Whittaker, 1956, 1960). Низко расположенные леса Больших Скалистых гор имеют сравнительно высокое разнообразие и в нижнем, и в верхнем ярусах, но с подъемом вверх низкое разнообразие древесного яруса (за счет двух видов, которые оказываются сильными доминантами в широких пределах градиента топографического увлажнения) контрастирует с высоким разнотравьем травяного яруса. Более высокое разнотравье нижнего яруса, по сравнению с верхним, отражено финской лесной типологией, где выделение типов местообитания ведется по растениям из напочвенного покрова (Cajander, 1949; Livessalo, 1922; Kujala, 1945). Общеизвестно, что имеет место тенденция связи низкого разнообразия древесного яруса и высокого разнотравья травяного яруса в лесах бореального типа к лесам со средним и высоким разнообразием одновременно и в древесном и в травяном ярусе, отражаемым высоким альфа- и бета-разнообразием. В тропических лесах наблюдается обратная бореальным лесам картина: высокому разнообразию древесного яруса соответствует крайне низкое разнообразие живого напочвенного покрова.

Обобщение картины изменения разнообразия позволяет считать, что бета-разнообразие для многих групп выше в низких тропиках, по сравнению с умеренной зоной. Вот некоторые утверждения, показывающие, что это именно так. Мак-Артур (MacArthur, 1965, 1969) показал, что локальное альфа-разнообразие и бета-разнообразие выше в тропических лесах, чем в лесах умеренных широт. В тропических сообществах разнообразие насекомых выше, как и растений, которыми они питаются (Janzen, Schoener, 1968). Джанзен (Janzen, 1967) наблюдал, что виды при эволюции в условиях стабильного тропического климата оказываются лучше приспособленными к условиям местообитания и сложнее преодолевают географические барьеры по сравнению с видами умеренных широт. Яркой иллюстрацией этого положения является ограничение распространения многих видов древесных растений Борнео речными долинами (Achton, 1969). У птиц соотношение насыщения альфа-, бета- и гамма-разнообразия оказывается неодинаковым для разных географических районов (MacArthur, 1965, 1969;

Cody, 1970). Обзор показывает, что все известное не противоречит утверждению, будто обусловленность альфа-, бета- и гамма-разнообразия биот многих групп, как и географической дифференциации биот, являясь эволюционными процессами, оказывается во многом параллельной дифференциации климата и истории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие теории разнообразия за прошедшие 15 лет может быть поводом для разочарования, если попытаться представить экологические конструкции для каждого района как основу для точного предсказания на базе выявленных взаимоотношений. Ее основание – учение о биогеографии островов (MacArthur, Wilson, 1963, 1967) – является частным случаем. Проблемы становятся более простыми, если решать их применительно к островам как ограниченным единицам, и предложенный математический аппарат Мак-Артура и Вильсона (MacArthur, Wilson, 1967) оказывается вполне применим для этого крайне упрощенного случая. Некоторые континентальные биоты, как-то: сообщества водоемов (Cairns et al., 1969), выходов особых типов материнских пород (Whittaker, 1966), ущелий (Culver, 1970), горные вершины (Vuilleumier, 1970; Brown, 1971) в какой-то степени подобны островам. Для них, как и для настоящих островов (Hamilton et al., 1968; Johnson et al., 1968), изучение разнообразия с использованием корреляции может привести к успеху. Для континентальных биот в целом сочетание эффектов времени, аспектов благоприятности условий среды и эффектов структуры сообществ позволяет понять разнообразие через корреляции лишь отчасти. Корреляционный анализ становится одним из помощников для интерпретации концепции, но не основой для формализованных положений и дедуктивных прогнозов.

Для увеличения возможностей интерпретации разнообразия изучение биологии и эволюции важно в той же степени, что и использование формальных математических подходов. Формальные положения могут дать много для полевых исследований, как и концепции Хатчинсона и Мак-Артура, которые полезны для ответа на многие экологические и биологические вопросы. Биологические моменты особенно важны при обосновании мер измерения [разнообразия]. В этом случае, если мы применяем сложные математические приемы обработки данных о разнообразии, всегда имеется риск не прояснить, а запутать картину взаимоотношений. Простые и более прямые измерения оказываются предпочтительнее. Если биологическая значимость и математическая элегантность методов не совпадают, то «биологичность» метода должна оцениваться выше, чем его «математичность». При оценке разнообразия как продукта эволюции не следует удивляться, если и простые методы также окажутся применимыми далеко не во всех случаях. В проблеме измерения результатов эволюции важны

такие качества мер, которые позволяют оценивать их лучше, органически — целостно, филогенетически и при учете уровня организации.

Изучение разнообразия будет успешным, если в равной мере удастся реализовать все три части исследования: полевые работы, биологическая интерпретация и формальные установки; при этом главными условиями являются концепция и мера измерения. Никто не достиг в этой триаде бóльших успехов, чем Роберт Мак-Артур, который путем сочетания всех сторон исследования смог значительно продвинуть теорию. Я хочу сказать об этом в заключении статьи перед приведением списка работ, которые были процитированы самым обычным образом; сказать тому, кто первым много сделал для изучения разнообразия и много достиг в этом направлении.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

В списке цитированной литературы 212 работ, бóльшую часть из которых можно найти в списках к переведенным на русский язык монографиям Ю. Одума (1975, 1986).

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

^А *Необходимо указать на то, что в 1957 г. Дж. Хатчинсон обобщил представления Гриннела (пространственная ниша) и Элтона (трофическая ниша) и предложил многомерную экологическую нишу, которую следует рассматривать как некоторое гиперпространство, в пределах которого условия среды допускают длительное существование особи или популяции. Кроме того, он же предложил различать фундаментальную и реализованную ниши (последняя меньше фундаментальной по объему, так как при ее определении учитывается конкуренция со стороны других видов). Обзор исторического и современного состояния данной концепции можно найти в переведенных у нас монографиях Э. Пианки (1981), Ю. Одума (1986), П. Джиллера (1988); особенности концепции экологической ниши для растений рассмотрены в монографиях Б.М. Миркина (1985; Миркин, Наумова, 1998).*

^B Укажем и на ряд отечественных обзоров (Василевич, 1969, 1972; Миркин, Розенберг, 1978, 1979; Миркин и др., 1989; Песенко, 1982; Розенберг, 1998).

^C В принципе (повторимся, см. комментарий А), Дж. Гриннел описал ниши местообитания еще в 1917 г. (Grinnell, 1917).

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.

Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1972. – Т. 1. – С. 7-83.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1979. – Т. 3. – С. 71-137.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.

Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.

Одум Ю. Экология: В 2 т. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 399 с.

Розенберг Г.С. Количественные методы фитоиндикации // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть III: Учебное пособие. – Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 1998. – С. 5-27.

Grinnell J. Field test of theories concerning distributional control // Amer. Naturalist. – 1917. – V. 51. – № 918. – P. 115-128.

В.И. Вернадский¹

НЕСКОЛЬКО СЛОВ О НООСФЕРЕ^А

¹ Вернадский В.И. Несколько слов о ноосфере // Успехи совр. биол. – 1944. – Т. 18. – Вып. 2. – С. 113-120.

Вернадский В.И. Ноосфера // Биосфера. Мысли и наброски. Сборник научных работ В.И. Вернадского. – М.: Издательский Дом "Ноосфера", 2001. – С. 168-177.



Владимир Иванович Вернадский (1863-1945) –
российский, советский геолог, минералог, кристаллограф,
натуралист в самом широком смысле слова,
адъюнкт (с 1906 г.) и действительный член Императорской
Санкт-Петербургской академии наук (с 1908 г.),
действительный член АН СССР.

Труды Вернадского заложили основы новых наук:
радиогеология, биогеохимия, биосферология и ноосферология,
науковедение, генетическая минералогия, учение о
естественных производительных силах. Один из самых
«не прирученных» академиков
(в одном ряду с ним И.П. Павлов, А.Д. Сахаров...).
См. "В.И. Вернадский: pro et contra" (2000).

1. Мы приближаемся к решающему моменту во второй мировой войне. Она возобновилась в Европе после 21-годового перерыва – в 1939 г. – и длится в Западной Европе пять лет, а у нас, в Восточной Европе, три года. На Дальнем Востоке она возобновилась раньше – в 1931 г. – и длится уже 13 лет.

В истории человечества и в биосфере вообще война такой мощности, длительности и силы небывалое явление.

К тому же ей предшествовала тесно с ней связанная причинно, но значительно менее мощная, первая мировая война с 1914 до 1918 г.

В нашей стране эта первая мировая война привела к новой – исторически небывалой – форме государственности не только в области экономической, но и в области национальных стремлений.

С точки зрения натуралиста (а думаю, и историка) можно и должно рассматривать исторические явления такой мощности как единый, большой земной геологический, а не только исторический процесс.

Первая мировая война 1914-1918 гг. лично в моей научной работе отразилась самым решающим образом. Она изменила в корне мое геологическое миропонимание.

В атмосфере этой войны я подошел в геологии к новому для меня и для других и тогда забытому пониманию природы – к геохимическому и к биогеохимическому, охватывающему и косную и живую природу с одной и той же точки зрения⁽²⁾.

2. Я провел годы первой мировой войны в непрерывной научно-творческой работе; неуклонно продолжаю ее в том же направлении и до сих пор.

28 лет назад, в 1915 г., в Российской Академии Наук в Петрограде была образована академическая "Комиссия по изучению производительных сил" нашей страны, так называемый КЕПС (председателем которого я был), сыгравшая заметную роль в критическое время первой мировой войны. Ибо для Академии Наук совершенно неожиданно в разгаре войны выяснилось, что в царской России не было точных данных о так называемом теперь стратегическом сырье, и нам пришлось быстро сводить воедино рассеянные данные и быстро покрывать недочеты нашего знания⁽³⁾.

Подходя геохимически и биогеохимически к изучению геологических явлений, мы охватываем всю окружающую нас природу в одном и том же атомном аспекте. Это как раз – бессознательно для меня – совпало с тем, что, как оказалось теперь, характеризует науку XX в. и отличает ее от прошлых веков. XX век есть век научного атомизма. Все эти годы, где бы я ни был, я был охвачен мыслью о геохимических и биогеохимических проявлениях в окружающей меня природе (в биосфере).

Наблюдая ее, я в то же время направил интенсивно и систематически в эту сторону и свое чтение, и свое размышление.

Получаемые мною результаты я излагал постепенно, как они складывались, в виде лекций и докладов, в тех городах, где мне пришлось в то время жить: в Ялте, в Полтаве, в Киеве, в Симферополе, в Новороссийске, в Ростове и других.

Кроме того, всюду – почти во всех городах, где мне пришлось жить, – я читал все, что можно было в этом аспекте, в широком его понимании, достать.

Стоя на эмпирической почве, я оставил в стороне, сколько был в состоянии, всякие философские искания и старался опираться только на точно установленные научные и эмпирические факты и обобщения, изредка допуская рабочие научные гипотезы. Это надо иметь в виду в дальнейшем.

В связи со всем этим в явления жизни я ввел вместо понятия «жизнь» понятие «живого вещества», сейчас, мне кажется, прочно утвердившееся в науке. «Живое вещество» есть совокупность живых организмов. Это не что иное, как научное, эмпирическое обобщение всем известных и легко и точно наблюдаемых бесчисленных, эмпирически бесспорных фактов.

Понятие «жизнь» всегда выходит за пределы понятия «живое вещество» в области философии, фольклора, религии, художественного творчества. Это все отпало в «живом веществе».

3. В гуще, в интенсивности и в сложности современной жизни человек практически забывает, что он сам и все человечество, от которого он не может быть отделен, неразрывно связаны с биосферой – с определенной частью планеты, на которой они живут. Они геологически закономерно связаны с ее материально-энергетической структурой.

В общезнании обычно говорят о человеке как о свободно живущем и передвигающемся на нашей планете индивидууме, который свободно строит свою историю. До сих пор историки, вообще ученые гуманитарных наук, а в известной мере и биологи, сознательно не считаются с законами природы биосферы – той земной оболочкой, где может только существовать жизнь. Стихийно человек от нее не отделим. И эта неразрывность только теперь начинает перед нами точно выясняться.

В действительности, ни один живой организм в свободном состоянии на Земле не находится. Все эти организмы неразрывно и непрерывно связаны – прежде всего питанием и дыханием – с окружающей их материально-энергетической средой. Вне ее в природных условиях они существовать не могут.

Замечательный петербургский академик, всю свою жизнь отдавший России, Каспар Вольф (1733-1794) в год Великой французской революции (1789) ярко выразил это в книге, напечатанной по-немецки в Петербурге "Об особенной и действенной силе, свойственной растительной и живот-

ной субстанциям"⁽⁴⁾. Он опирался на Ньютона, а не на Декарта, как огромное большинство биологов в его время.

4. Человечество, как живое вещество, неразрывно связано с материально-энергетическими процессами определенной геологической оболочки земли – с ее биосферой⁽⁵⁾. Оно не может физически быть от нее независимым ни на одну минуту.

Понятие «биосферы», т.е. «области жизни», введено было в биологию Ламарком (1744-1829) в Париже в начале XIX в., а в геологию Э. Зюссом (1831-1914) в Вене в конце того же века.

В нашем столетии биосфера получает совершенно новое понимание. Она выявляется как планетное явление космического характера.

В биогеохимии нам приходится считаться с тем, что жизнь (живые организмы) реально существует не только на одной нашей планете, не только в земной биосфере. Это установлено сейчас, мне кажется, без сомнений пока для всех так называемых «земных планет», т.е. для Венеры, Земли и Марса⁽⁶⁾.

5. В Биогеохимической лаборатории Академии Наук в Москве, ныне переименованной в Лабораторию геохимических проблем, в сотрудничестве с академическим же Институтом микробиологии (директор – член-корр. Академии Наук Б.Л. Исаченко) мы поставили проблему о космической жизни еще в 1940 г. как текущую научную задачу⁽⁷⁾.

В связи с военными событиями эта работа была приостановлена и будет возобновлена при первой возможности.

В архивах науки, в том числе и нашей, мысль о жизни как о космическом явлении существовала уже давно. Столетия назад, в конце XVII в., голландский ученый Христиан Гюйгенс (1629-1695) в своей предсмертной работе, в книге "Космотеорос", вышедшей в свет уже после его смерти, научно выдвинул эту проблему.

Книга эта была дважды, по инициативе Петра I, издана на русском языке под заглавием "Книга мирозрения" в первой четверти XVIII в.⁽⁸⁾

Гюйгенс в ней установил научное обобщение, что «жизнь есть космическое явление, в чем-то резко отличное от косной материи». Это обобщение я назвал недавно «принципом Гюйгенса»⁽⁹⁾.

Живое вещество по весу составляет ничтожную часть планеты. По видимому, это наблюдается в течение всего геологического времени, т.е. геологически вечно⁽¹⁰⁾.

Оно сосредоточено в тонкой, более или менее сплошной, пленке на поверхности суши в тропосфере – в лесах и в полях – и проникает весь океан. Количество его исчисляется долями, не превышающими десятых долей процента биосферы по весу, порядка, близкого к 0,25%. На суше оно идет не в сплошных скоплениях на глубину в среднем, вероятно, меньше 3 км. Вне биосферы его нет.

В ходе геологического времени оно закономерно изменяется морфологически. История живого вещества в ходе времени выражается в медленном изменении форм жизни, форм живых организмов, генетически между собой непрерывно связанных, от одного поколения к другому, без перерыва.

Веками эта мысль поднималась в научных исканиях; в 1859 г. она, наконец, получила прочное обоснование в великих достижениях Ч. Дарвина (1809-1882) и А. Уоллеса (1822-1913). Она вылилась в учение об эволюции видов – растений и животных, в том числе и человека.

Эволюционный процесс присущ только живому веществу. В косном веществе нашей планеты нет его проявлений. Те же самые минералы и горные породы образовывались в криптозойской эре⁽¹¹⁾, какие образуются и теперь. Исключением являются биокосные природные тела⁽¹²⁾, всегда связанные так или иначе с живым веществом.

Изменение морфологического строения живого вещества, наблюдаемое в процессе эволюции, в ходе геологического времени, неизбежно приводит к изменению его химического состава. Этот вопрос сейчас требует экспериментальной проверки. Проблема эта поставлена нами в план работ 1944 г. совместно с Палеонтологическим институтом Академии Наук.

6. Если количество живого вещества теряется перед косной и биокосной массаами биосферы, то биогенные породы (т.е. созданные живым веществом) составляют огромную часть ее массы, идут далеко за пределы биосферы.

Учитывая явления метаморфизма, они превращаются, теряя всякие следы жизни, в гранитную оболочку, выходя из биосферы. Гранитная оболочка Земли есть область былых биосфер⁽¹³⁾. В замечательной по многим мыслям книге Ламарка "Hydrogeologie" (1802) живое вещество, как я его понимаю, являлось создателем главных горных пород нашей планеты. Ж.Б. Ламарк де Монне (1744-1829) до самой смерти не принимал открытий Лавуазье (1743-1794). Но другой крупнейший химик Ж.Б. Дюма, его младший современник (1800-1884), много занимавшийся химией живого вещества, долго держался представлений о количественном значении живого вещества в строении горных пород биосферы.

7. Младшие современники Ч. Дарвина – Д.Д. Дана (1813-1895) и Д. Ле-Конт (1823-1901), два крупнейших североамериканских геолога (а Дана к тому же минералог и биолог), выявили еще до 1859 г. эмпирическое обобщение, которое показывает, что эволюция живого вещества идет в определенном направлении.

Это явление было названо Дана «цефализацией», а Ле-Контом «психозойской эрой». Д.Д. Дана, подобно Дарвину, пришел к этой

мысли, к этому пониманию живой природы во время своего кругосветного путешествия, которое он начал через два года после возвращения в Лондон Ч. Дарвина, т.е. в 1838 г., и которое продолжалось до 1842 г.

Нельзя здесь не отметить, что экспедиция, во время которой Дана пришел к своим выводам о цефализации, о коралловых островах и т.д., фактически исторически тесно связана с исследованиями Тихого океана – океаническими путешествиями русских моряков, главным образом Крузенштерна (1770-1846). Изданные на немецком языке, они заставили американца Джона Рейнольдса (адвоката) добиваться организации такой же американской первой морской научной экспедиции. Он начал добиваться этого в 1827 г., когда появилось описание экспедиции Крузенштерна на немецком языке⁽¹⁴⁾. Только в 1838 г., через одиннадцать лет, благодаря его настойчивости, эта экспедиция состоялась. Это была экспедиция Уилькиса (Wilkes), окончательно доказавшая существование Антарктики⁽¹⁵⁾.

8. Эмпирические представления о направленности эволюционного процесса – без попыток теоретически их обосновать – идут глубже, в XVIII в. Уже Бюффон (1707-1788) говорил о царстве человека, в котором он живет, основываясь на геологическом значении человека.

Эволюционная идея была ему чужда. Она была чужда и Л. Агассицу (1807-1873), введшему в науку идею о ледниковом периоде. Агассиц жил уже в эпоху бурного расцвета геологии. Он считал, что геологически наступило царство человека, но из богословских представлений высказывался против эволюционной теории. Ле-Конт указывает, что Дана, стоявший раньше на точке зрения, близкой к Агассицу, в последние годы жизни принял идею эволюции в ее тогда обычном, дарвиновском понимании⁽¹⁶⁾. Разница между представлениями о «психозойской эре» Ле-Конта и «цефализацией» Дана исчезла.

К сожалению, в нашей стране особенно, это крупное эмпирическое обобщение до сих пор остается вне кругозора биологов.

Правильность принципа Дана (психозойская эра Ле-Конта), который оказался вне кругозора наших палеонтологов, может быть легко проверена теми, кто захочет это сделать, по любому современному курсу палеонтологии. Он охватывает не только все животное царство, но ярко проявляется и в отдельных типах животных.

Дана указал, что в ходе геологического времени, говоря современным языком, т.е. на протяжении двух миллиардов лет, по крайней мере, а наверное много больше, наблюдается (скачками) усовершенствование – рост – центральной нервной системы (мозга), начиная от ракообразных, на которых эмпирически установил свой принцип Дана, и от моллюсков (головоногих) и кончая человеком. Это явление и названо им цефализацией. Раз достигнутый уровень мозга (центральной нервной системы) в достигнутой эволюции не идет уже вспять, только вперед.

9. Исходя из геологической роли человека, А.П. Павлов (1854-1929) в последние годы своей жизни говорил об антропогенной эре, нами теперь переживаемой. Он не учитывал возможности тех разрушений духовных и материальных ценностей, которые мы сейчас переживаем вследствие варварского нашествия немцев и их союзников, через десять с небольшим лет после его смерти, но он правильно подчеркнул, что человек на наших глазах становится могучей геологической силой, все растущей.

Эта геологическая сила сложилась геологически длительно, для человека совершенно незаметно. С этим совпало изменение (материальное, прежде всего) положения человека на нашей планете.

В XX в., впервые в истории Земли, человек узнал и охватил всю биосферу, закончил географическую карту планеты Земли, расселился по всей ее поверхности. Человечество своей жизнью стало единым целым. Нет ни одного клочка Земли, где бы человек не мог прожить, если бы это было ему нужно. Наше пребывание в 1937-1938 гг. на плавучих льдах Северного полюса это ярко доказало. И одновременно с этим, благодаря мощной технике и успехам научного мышления, благодаря радио и телевидению, человек может мгновенно говорить в любой точке нашей планеты с кем угодно. Перелеты и перевозки достигли скорости нескольких сот километров в час и на этом они еще не остановились.

Все это результат цефализации Дана (1856), роста человеческого мозга и направляемого им его труда.

В ярком образе экономист Л. Брентано иллюстрировал планетную значимость этого явления. Он подсчитал, что если бы каждому человеку дать один квадратный метр и поставить всех людей рядом, они не заняли бы даже всей площади маленького Боденского озера на границе Баварии и Швейцарии. Остальная поверхность Земли осталась бы пустой от человека. Таким образом, все человечество, вместе взятое, представляет ничтожную массу вещества планеты. Мощь его связана не с его материей, но с его мозгом, с его разумом и направленным этим разумом его трудом.

В геологической истории биосферы перед человеком открывается огромное будущее, если он поймет это и не будет употреблять свой разум и свой труд на самоистребление.

10. Геологический эволюционный процесс отвечает биологическому единству и равенству всех людей – *Homo sapiens* и его геологических предков *Sinanthropus* и др., потомство которых для белых, красных, желтых и черных рас – любым образом среди них всех – развивается безостановочно в бесчисленных поколениях. Это – закон природы. Все расы между собой скрещиваются и дают плодовитое потомство⁽¹⁷⁾.

В историческом состязании, например в войне такого масштаба, как нынешняя, в конце концов побеждает тот, кто этому закону следует. Нельзя безнаказанно идти против принципа единства всех людей как закона

природы. Я употребляю здесь понятие «закон природы», как это теперь все больше входит в жизнь в области физико-химических наук, как точно установленное эмпирическое обобщение.

Исторический процесс на наших глазах коренным образом меняется. Впервые в истории человечества интересы народных масс – всех и каждого – и свободной мысли личности определяют жизнь человечества, являются мерилем его представлений о справедливости. Человечество, взятое в целом, становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом, становится вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого.

Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть «ноосфера»^B.

11. В 1922-1923 гг. на лекциях в Сорбонне в Париже я принял как основу биосферы биогеохимические явления. Часть этих лекций была напечатана в моей книге "Очерки геохимии"⁽¹⁸⁾.

Приняв установленную мною биогеохимическую основу биосферы за исходное, французский математик и философ бергсонианец Е. Ле-Руа в своих лекциях в Коллеж де Франс в Париже ввел в 1927 г. понятие «ноосферы»⁽¹⁹⁾ как современной стадии, геологически переживаемой биосферой. Он подчеркивал при этом, что он пришел к такому представлению вместе со своим другом, крупнейшим геологом и палеонтологом Тельяром де Шарден^C, работающим теперь в Китае.

12. Ноосфера есть новое геологическое явление на нашей планете. В ней впервые человек становится крупнейшей геологической силой. Он может и должен перестраивать своим трудом и мыслью область своей жизни, перестраивать коренным образом по сравнению с тем, что было раньше^D. Перед ним открываются все более и более широкие творческие возможности. И, может быть, поколение моей внучки уже приблизится к их расцвету.

Здесь перед нами встала новая загадка. Мысль не есть форма энергии. Как же может она изменять материальные процессы? Вопрос этот до сих пор научно не разрешен. Его поставил впервые, сколько я знаю, американский ученый, родившийся во Львове, математик и биофизик Альфред Лотка⁽²⁰⁾. Но решить его он не мог.

Как правильно сказал некогда Гёте (1749-1832) – не только великий поэт, но и великий ученый, – в науке мы можем знать только, как произошло что-нибудь, а не почему и для чего.

Эмпирические результаты такого «непонятного» процесса мы видим кругом нас на каждом шагу.

Минералогическая редкость – самородное железо – вырабатывается теперь в миллиардах тонн. Никогда не существовавший на нашей планете самородный алюминий производится теперь в любых количествах.

То же самое имеет место по отношению к почти бесчисленному множеству вновь создаваемых на нашей планете искусственных химических соединений (биогенных культурных минералов). Масса таких искусственных минералов непрерывно возрастает. Все стратегическое сырье относится сюда.

Лик планеты – биосфера – химически резко меняется человеком сознательно и главным образом бессознательно. Меняется человеком физически и химически воздушная оболочка суши, все ее природные воды.

В результате роста человеческой культуры в XX в. все более резко стали меняться (химически и биологически) прибрежные моря и части океана.

Человек должен теперь принимать все большие и большие меры к тому, чтобы сохранить для будущих поколений никому не принадлежащие морские богатства.

Сверх того человеком создаются новые виды и расы животных и растений.

В будущем нам рисуются как возможные сказочные мечтания: человек стремится выйти за пределы своей планеты в космическое пространство. И, вероятно, выйдет.

В настоящее время мы не можем не считаться с тем, что в переживаемой нами великой исторической трагедии мы пошли по правильному пути, который отвечает ноосфере.

Историк и государственный деятель только подходят к охвату явлений природы с этой точки зрения. Очень интересен в этом отношении подход к этой проблеме, как историка и государственного деятеля, Уинстона С. Черчилля (1932)⁽²¹⁾.

13. Ноосфера – последнее из многих состояний эволюции биосферы в геологической истории – состояние наших дней. Ход этого процесса только начинает нам выясняться из изучения ее геологического прошлого в некоторых своих аспектах.

Приведу несколько примеров. Пятьсот миллионов лет тому назад, в кембрийской геологической эре, впервые в биосфере появились богатые кальцием скелетные образования животных, а растений больше двух миллиардов лет тому назад. Это – кальциевая функция живого вещества, ныне мощно развитая, – была одна из важнейших эволюционных стадий геологического изменения биосферы⁽²²⁾.

Не менее важное изменение биосферы произошло 70-110 миллионов лет тому назад, во время меловой системы и, особенно, третичной. В эту эпоху впервые создались в биосфере наши зеленые леса, всем нам родные и близкие. Это – другая большая эволюционная стадия, аналогичная ноосфере. Вероятно, в этих лесах эволюционным путем появился человек около 15-20 миллионов лет тому назад.

Сейчас мы переживаем новое геологическое эволюционное изменение биосферы. Мы входим в ноосферу.

Мы вступаем в нее – в новый стихийный геологический процесс – в грозное время, в эпоху разрушительной мировой войны.

Но важен для нас факт, что идеалы нашей демократии идут в унисон со стихийным геологическим процессом, с законами природы, отвечают ноосфере.

Можно смотреть поэтому на наше будущее уверенно. Оно в наших руках. Мы его не выпустим.

ПРИМЕЧАНИЯ

⁽¹⁾ В третьей части моей подготовляемой к печати книги "Химическое строение биосферы Земли как планеты и ее окружения" я касаюсь вопроса о ноосфере более подробно.

⁽²⁾ Любопытно, что я столкнулся при этом с забытыми мыслями оригинального баварского химика Х. Шенбейна (1799-1868) и его друга, гениального английского физика М. Фарадея (1791-1867). В начале 1840-х годов Шенбейн печатно доказывал, что в геологии должна быть создана новая область – геохимия, как он ее тогда же назвал (см.: В. Вернадский. Очерки геохимии, 4-е изд., М.-Л., 1934, с. 14, 290).

⁽³⁾ О значении КЕПС см. А. Е. Ферсман. Война и стратегическое сырье, Красноуфимск, 1941, с. 48.

⁽⁴⁾ C. Wolf, Von d. eigenthüml. Kraft d. vegetabl., sowohl auch d. animal. Substanz als Eriäuterung zwel Preßschrlf-len über d. Nulritlonskraft, Pet., 1789.

К сожалению, до сих пор оставшиеся после К. Вольфа рукописи не изучены и не изданы. В 1927 г. Комиссией по истории знаний при Академии Наук СССР эта задача была поставлена, но не могла быть доведена до конца.

⁽⁵⁾ О биосфере см.: В. Вернадский. Очерки геохимии, 4-е изд., М.-Л., указатель. Его же, Биосфера. II, 1926, франц. изд., Париж, 1929.

⁽⁶⁾ См. мою статью "Геологические оболочки Земли как планеты" // Изв. АН, сер. геогр. и геоф., 1942, 6, стр. 251. См. также: Н. Spencer Jones, Life on other Worlds, N.Y., 1940; R. Wildt, Proc. Amer. Philos. Soc., 81, 1939. p. 135. Перевод последней книги, к сожалению неполный (что не оговорено), помещен в нашем Астрономическом журнале, т. XVII, 1940, вып. 5, стр. 81 и сл. Сейчас вышла в свет новая книга Вильдта "Geochemistry and the Atmosphere of Planets", 1942. К сожалению, она еще до нас не дошла.

⁽⁷⁾ См. мою статью "Геологические оболочки и т.д." (прим. 6).

⁽⁸⁾ Следовало бы ее переиздать на современном русском языке с комментариями.

⁽⁹⁾ См. "Очерки геохимии", стр. 9, 288 и мою книжку "Проблемы геохимии", III (сдана в печать).

⁽¹⁰⁾ "Проблемы геохимии", III.

⁽¹¹⁾ Криптозойской эрой я называю, согласно современным американским геологам, например Карлу Шухерту, умершему в 1942 г. (Ch. Schuchert and

S. Dunber, A Textbook of Geology, p. II, N.Y., 1941, p. 88 f.), тот период, который назывался раньше азойской или археозойской эрой (т.е. безжизненной или древнежизненной). В криптозойской эре морфологическая сохранность остатков организмов сходит почти на нет и они отличаются от кембрия, но существование жизни здесь проявляется в виде органогенных пород, происхождение которых не вызывает ни малейших сомнений.

⁽¹²⁾ Биокосные тела – см. В. Вернадский, Проблемы биогеохимии, II, М.-Л., 1939, стр. 11. Таковы, например, почва, океан, огромное большинство земных вод, тропосфера и т.п.

⁽¹³⁾ См. основную мою работу, указанную в прим. 1.

⁽¹⁴⁾ См. D. Gilman, The Life of J.D. Dana, N.Y., 1889. Глава об экспедиции написана в этой книге Ле-Контом. Работы Ле-Конта "Evolution", 1888 г. я не имел в руках. Он считал это главным своим трудом. О "психозойской эре" он указывает в своей книге "Elements of Geology", 5th Ed., 1915, стр. 293, 629. Его автобиография издана в 1903 г.: W. Armes (Ed.), The Autobiography of Josef Leconte. Биография и список трудов – см. H. Fairchild, Bull. Geol. Soc. of America, 26, W., 1915, p. 53.

⁽¹⁵⁾ О Рейнольдсе см. указатель юбилейного издания: "Centenary Celebration the Wilkes Exploring Expedition of the Unit. Stat. Navy 1838-1938", Proc. Amer. Philos. Soc., 82, 1940, No. 5, Philadelphia.

К сожалению, наши экспедиции первой половины XIX столетия в Тихом океане надолго прекратились – почти до самой революции – после Александра I и графа Н.П. Румянцева (1754-1826), замечательного русского культурного деятеля, который на свой счет снарядил экспедицию на "Рюрике" (1815-1818). В советское время можно назвать экспедицию К.М. Дерюгина (1878-1936), драгоценные и научно важные материалы которой до сих пор только частью обработаны и совершенно не изданы. Они должны быть закончены. Такое отношение к работе недопустимо. Зоологический институт Академии Наук СССР должен исполнить этот свой научно-гражданский долг.

⁽¹⁶⁾ D. Gilman, I. c., p. 255.

⁽¹⁷⁾ Я и мои современники незаметно пережили резкое изменение в понимании окружающего нас мира. В молодости, как мне, так и другим, казалось – и мы в этом не сомневались, – что человек переживает только историческое время – в пределах немногих тысяч лет, в крайнем случае десятков тысяч лет.

Сейчас мы знаем, что человек сознательно переживал десятки миллионов лет. Он пережил сознательно ледниковый период Евразии и Северной Америки, образование Восточных Гималаев и т.д.

Деление на историческое и геологическое время для нас сейчас сглаживается.

⁽¹⁸⁾ В 1934 г. вышло последнее переработанное издание "Очерков геохимии". В 1926 г. появилось русское издание "Биосферы", в 1929 г. – ее французское издание. В 1940 г. вышли мои "Биогеохимические очерки", а с 1934 г. выходят в свет "Проблемы биогеохимии". Третий выпуск "Проблем биогеохимии" сдан в печать в этом году. "Очерки геохимии" переведены на немецкий и японский языки.

⁽¹⁹⁾ Слово «ноосфера» составлено из греческого «ноос» – разум и «сфера» – в смысле оболочки Земли. Лекции Ле-Руа вышли тогда же по-французски в виде книги: E. le Roy, L'exigence idéaliste et le fait d'évolution. P., 1927, p. 196.

⁽²⁰⁾ A. Lotka, Elements of physical Biology, Bait., 1925, p. 406, foll.

⁽²¹⁾ W.S. Churchill, Amid these storms. Thoughts and adventures, 1932, p. 274.

Я вернусь к этому вопросу в другом месте.

⁽²²⁾ Вопрос о биогеохимических функциях организма я излагаю во второй части своей книги "О химическом строении биосферы" (см. прим. 1).

КОММЕНТАРИИ СОСТАВИТЕЛЯ

A *Статья написана 22 июля – 15 декабря 1943 г. (Боровое – Москва).*

B *Фактически это и есть **первое упоминание** термина «ноосфера» на русском языке.*

C *Учение о «ноосфере» П. Тейяр де Шардена (2001) заметно отличается от материалистического (**техногенез**) видения В.И. Вернадского (1944, с. 118): «Ноосфера есть новое геологическое явление на нашей планете. В ней впервые человек становится крупнейшей геологической силой. Он может и должен перестраивать своим трудом и мыслью область своей жизни, перестраивать коренным образом по сравнению с тем, что было раньше. Перед ним открываются все более и более широкие творческие возможности». Тейяр де Шарден описывает **психогенез**, зарождение и эволюцию разума, глобальное распространение его, образование наряду с биосферой, тонкой пленки разума (собственно, ноосферы): «Признав и выделив в истории эволюции новую эру ноогенеза, мы, соответственно, вынуждены в величественном соединении земных оболочек выделить пропорциональную данному процессу опору, то есть еще одну пленку. Вокруг искры первых рефлектирующих сознаний стал разгораться огонь. Точка горения расширилась. Огонь распространился все дальше и дальше. В конечном итоге пламя охватило всю планету. Только одно истолкование, только одно название в состоянии выразить этот великий феномен – ноосфера. Столь же обширная, но, как увидим, значительно более цельная, чем все предшествующие покровы, она действительно новый покров, "мыслящий пласт", который, зародившись в конце третичного периода, разворачивается с тех пор над миром растений и животных – все биосферы и над ней» (Тейяр де Шарден, 2001, с. 123).*

^D В работах В.И. Вернадского, возможно, сознательно «...нет законченного и непротиворечивого толкования сущности материальной ноосферы как преобразованной биосферы», и далее «наша идеальная ноосфера более походит на символ веры, чем на объект научных исследований» (Баландин, 1988, с. 94, 95). В большей степени стараниями интерпретаторов учения о ноосфере Вернадского оно стало обоснованием не перехода биосферы в новое качественное состояние (по Тейяр де Шардену), а учением о замещении биосферы техносферой (см. Розенберг и др., 1998). В частности, один из его последних учеников, К.П. Флоренский (1988, с. 55) так поясняет сущность представлений Вернадского о ноосфере: «Биосфера, изменяемая коллективным трудом человечества, трудом который направляется разумом, трудом который возможен только в условиях плановых коллективных усилий всего человечества, и есть ноосфера, сфера разума по Вернадскому... Наша задача не сохранять вообще, а переделывать для удобства человека». И еще раз сравним: «Земля, дымящая заводами. Земля, трепещущая делами. Земля, вибрирующая сотнями новых радиаций. Этот великий организм в конечном счете живет лишь для новой души и благодаря ей. Под изменением эры – изменение мысли... Таким образом, так же как у низших организмов, у которых сетчатка как бы распланилась по всему телу, человеческое видение, перемешанное с промышленными и военными работами, осуществляется смутно. Биологически оно требует выделения в независимую функцию со своими отчетливыми органами. Но еще немного, и ноосфера найдет свои глаза» (Тейяр де Шарден, 2001, с. 146).

Баландин Р.К. Путь исканий (полемиические заметки) // Природа. – 1988. – № 2. – С. 94-98.

В.И. Вернадский: pro et contra. Антология литературы о В.И. Вернадском за сто лет (1898-1998) / Сост., вступ. Ст., коммент. А.В. Лапо. – СПб.: РХГИ, 2000. – 872 с.

Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Крылов Ю.М. и др. Устойчивое развитие: мифы и реальность. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. – 191 с.

Тейяр де Шарден П. Феномен человека. – М.: Устойчивый мир, 2001. – 232 с.

Флоренский К.П. Биосфера глазами натуралиста // Природа. – 1988. – № 2. – С. 52-58.

О г л а в л е н и е

От составителя	3
Э. Геккель ВСЕОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ. ОБЩИЕ ОСНОВЫ НАУКИ ОБ ОРГАНИЧЕСКИХ ФОРМАХ, МЕХАНИЧЕСКИ ОСНОВАННОЙ НА ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ, РЕФОРМИРОВАННОЙ ЧАРЛЬЗОМ ДАРВИНЫМ	7
Е. Варминг ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ. ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ	17
Л. Г. Раменский О СРАВНИТЕЛЬНОМ МЕТОДЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ	31
ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА И ИХ ИЗУЧЕНИЕ (НА ОСНОВАНИИ ГЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ВОРОНЕЖСКОЙ ГУБ.)	34
Г. Глизон ИНДИВИДУАЛИСТИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ	51
Р. Уиттекер ПРЯМОЙ ГРАДИЕНТНЫЙ АНАЛИЗ: ТЕХНИКА	73
ПРЯМОЙ ГРАДИЕНТНЫЙ АНАЛИЗ: РЕЗУЛЬТАТЫ	98
И. К. Пачоский СМЕНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА	113
А. Тэнсли ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ЗЛОУПОТРЕБЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫМИ КОНЦЕПЦИЯМИ И ТЕРМИНАМИ	123
В. Н. Сукачев ИДЕЯ РАЗВИТИЯ В ФИТОЦЕНОЛОГИИ	155
БИОГЕОЦЕНОЛОГИЯ И ФИТОЦЕНОЛОГИЯ	175
Ю. Одум СТРАТЕГИЯ РАЗВИТИЯ ЭКОСИСТЕМ	181
Г. Ф. Гаузе О ПРОЦЕССАХ УНИЧТОЖЕНИЯ ОДНОГО ВИДА ДРУГИМ В ПОПУЛЯЦИЯХ ИНФУЗОРИЙ	209

В. В. Станчинский О ЗНАЧЕНИИ МАССЫ ВИДОВОГО ВЕЩЕСТВА В ДИНАМИЧЕСКОМ РАВНОВЕСИИ БИОЦЕНОЗОВ	225
Р. Линдеман ТРОФИКО-ДИНАМИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ЭКОЛОГИИ	231
Дж. Хатчинсон ДАНЬ САНТА РОЗАЛИИ, ИЛИ ПОЧЕМУ ТАК МНОГО ВИДОВ ЖИВОТНЫХ?	263
ПАРАДОКС ПЛАНКТОНА	282
Р. Мак-Артур МОДЕЛИ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ	297
Р. Уиттекер ЭВОЛЮЦИЯ И ИЗМЕРЕНИЕ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ	331
В. И. Вернадский НЕСКОЛЬКО СЛОВ О НООСФЕРЕ	379

Технический редактор *О.Л. Носкова*
Верстка и оригинал-макет *Г.С. Розенберг, И.В. Пантелеев*

Издательство Самарского научного центра РАН

Лицензия на издательскую деятельность ЛР № 040910 от 10.08.1998 г.

Подписано в печать с оригинал макета 01.04.2004 г.

Формат 60x90 1/16 Печать офсетная Усл. печ. л. 25,1

Тираж 200 экз. Заказ № _____

Отпечатано в типографии ИЭВБ РАН

445003, Тольятти, Комзина, 10

1. **Аболин Р.И.** Опыт эписигенологической классификации болот // Болотоведение. – 1914. – № 3-4.
2. **Абросов Н.С., Боголюбов А.Г.** Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. - Новосибирск: Наука, 1988. - 333 с.
3. **Абросов Н.С., Ковров Б.Г.** Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. – Новосибирск: Наука, 1977. – 190 с.
4. **Базыкин А.Д.** Математическая биофизика взаимодействующих популяций. – М.: Наука, 1985. – 181 с.
5. **Баландин Р.К.** Путь исканий (полемиические заметки) // Природа. – 1988. – № 2. – С. 94-98.
6. **Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология: Особи, популяции, сообщества: В 2 т. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.; Т. 2. – 477 с.
7. **Биосфера. Мысли и наброски.** Сборник научных работ В.И. Вернадского. – М.: Издательский Дом "Ноосфера", 2001. – С. 168-177.
8. **Боголюбов А.Г.** О принципе конкурентного исключения и механизмах поддержания видоого разнообразия сообществ // Биол. науки. – 1989. – № 11. – С. 5-18.
9. **В.И. Вернадский:** pro et contra. Антология литературы о В.И. Вернадском за сто лет (1898-1998) / Сост., вступ. Ст., коммент. А.В. Лапо. – СПб.: РХГИ, 2000. – 872 с.
10. **Василевич В.И.** Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1972. – Т. 1. – С. 7-83.
11. **Василевич В.И.** Статистические методы в геоботанике. – Л.: Наука, 1969. – 232 с.
12. **Выхристюк Л.А., Варламова О.Е.** Донные отложения и их роль в экосистеме Куйбышевского водохранилища. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 174 с.
13. **Гаузе Г.Ф.** Борьба за существование. – М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2002. – 160 с.
14. **Георгиевский А.Б.** Проблемы преадаптации. – Л.: Наука, 1974. – 234 с.
15. **Гиляров А.М.** Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Успехи совр. биол. – 1996. – Т. 116. – Вып. 4. – С. 493-506.
16. **Гиляров М.С., Винберг Г.Г., Чернов Ю.И.** Экология – задачи и перспективы // Природа – 1977. – № 5. – С. 3-11.
17. **Горский Д.П.** Операциональные определения и операционализм П. Бриджмена // Вопр. философии. – 1971. – № 6. – С. 101-111.
18. **Грейг-Смит П.** Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 359 с.
19. **Дегерменджи А.Г., Терсков И.А.** Новый способ классификации взаимодействий в смешанных культурах // Докл. АН СССР. – 1984. – Т. 226. – № 3. – С. 746-749.

20. **Джиллер П.** Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
21. **Домбровский Ю.А., Маркман Г.С.** Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах. – Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 1983. – 118 с.
22. **Ильинский А.П.** Опыт формирования подвижного равновесия в сообществах растений // Изв. Глав. бот. сада. – 1921. – Т. 20.
23. **Ильинский А.П.** Растительность земного шара. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – 458 с.
24. **Келлер Б.А.** Ботанико-географические исследования в Зайсанском уезде Семипалатинской области. I. Очерк растительности Кальджирской долины. II. Ботанические исследования 1908 г. // Тр. О-ва естествоисп. при Казан. ун-те. – 1912. – Т. 44.
25. **Коломыц Э.Г.** Ландшафтные исследования в переходных зонах. – М.: Наука, 1967. – 120 с.
26. **Крестин С.В., Розенберг Г.С.** Двухмерная модель "цветения воды" в водохранилище равнинного типа // Изв. СамНЦ РАН. – 2002. – Т. 4. – № 2. – С. 276-279.
27. **Крестин С.В., Розенберг Г.С.** Об одном механизме "цветения воды" в водохранилище равнинного типа // Биофизика. – 1996. – Т. 44. – Вып. 3. – С. 650-654.
28. **Кропоткин П.А.** Взаимная помощь, как фактор эволюции / Пер. с англ. В.П. Батурина под ред. автора. – СПб.: Изд. товарищества "Знание", 1907. – 352 с.
29. **Кузнецова М.А.** Методические подходы к изучению экологии популяций в работах Г.Ф. Гаузе // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть IV: Учебное пособие. – Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2000. – С. 314-341.
30. **Маргалев Р.** Облик биосферы. – М.: Наука, 1992. – 214 с.
31. **Мартынова М.В.** О некоторых механизмах поступления фосфора со дна в воду и их оценка // Докл. АН СССР. – 1988. – Т. 298. – № 3. – С. 715-717.
32. **Миркин Б.М.** Закономерности развития растительности речных пойм. – М.: Наука, 1974. – 174 с.
33. **Миркин Б.М.** Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
34. **Миркин Б.М.** Что такое растительные сообщества. – М.: Наука, 1986. – 164 с.
35. **Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Толковый словарь современной фитоценологии. – М.: Наука, 1983. – 136 с.
36. **Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Градиентный анализ растительности // Успехи совр. биол. – 1983. – Т. 95. – Вып. 2. – С. 304-318.
37. **Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.

38. **Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Ботаника. – М.: ВИНТИ, 1979. – Т. 3. – С. 71-137.
39. **Миркин Б.М., Розенберг Г.С.** Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
40. **Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.** Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
41. **Михайловский Г.Е.** Описание и оценка состояний планктонных сообществ. – М.: Наука, 1988. – 214 с.
42. **Новиков Г.А.** Очерк истории экологии животных. – М.: Наука, 1980. – 287 с.
43. **Одум Ю.** Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
44. **Одум Ю.** Экология. В 2-х т. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.
45. **Пачоский И.К.** Стадии развития флоры // Вестн. естествознания. – 1891. – Т. 8.
46. **Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
47. **Пианка Э.** Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 399 с.
48. **Пирумова Н.М.** Петр Алексеевич Кропоткин. – М.: Наука, 1972. – 223 с.
49. **Работнов Т.А.** История фитоценологии. – М.: Аргус, 1995. – 158 с.
50. **Раменский Л.Г.** Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
51. **Раменский Л.Г.** О геоботанике. Замечания на тезисы В.Н. Сукачева // Сов. ботаника. – 1934. – № 5. – С. 42-43.
52. **Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.** Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.
53. **Реймерс Н.Ф.** Природопользование: Словарь-справочник. – М.: Мысль, 1990. – 637 с.
54. **Розенберг Г.С.** Количественные методы фитоиндикации // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть III: Учебное пособие. – Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 1998. – С. 5-27.
55. **Розенберг Г.С.** Методы аналитического моделирования колебательных процессов в экосистемах // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть IV: Учебное пособие. – Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 2000. – С. 55-88.
56. **Розенберг Г.С.** Модели в фитоценологии. – М.: Наука, 1984. – 240 с.
57. **Розенберг Г.С.** Конспект построения теоретической экологии // Изв. СамНЦ РАН. – 2003. – Т. 5. – № 2. – С. 189-206.
58. **Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Крылов Ю.М. и др.** Устойчивое развитие: мифы и реальность. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. – 191 с.

59. **Розенберг Г.С., Миркин Б.М.** Эволюция и сравнение ординационных техник // Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. – Уфа: БФАН СССР, 1978. – С. 95-117.
60. **Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.** Экология (элементы теоретических конструкций современной экологии). – Самара: СамНЦ РАН, 1999. – 396 с.
61. **Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.** Устойчивость биологических систем. – М.: Наука, 1978. – 352 с.
62. **Сукачев В.Н.** О растительных сообществах. (Введение в фитосоциологию). Изд. 2-е. – Пг.; М.: Книга, 1922. – 119 с.
63. **Тейяр де Шарден П.** Феномен человека. – М.: Устойчивый мир, 2001. – 232 с.
64. **Трасс Х.Х.** Геоботаника. История и современные тенденции развития. – Л.: Наука, 1976. – 252 с.
65. **Уинер Д.** «Экология... становится точной наукой» // Природа. – 1991. – № 12. – С. 95-97.
66. **Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
67. **Федоров В.Д.** Относительное обилие симпатрических видов и модель экспоненциально разломанного стержня (ЭРС) // Человек и биосфера. Вып. 2. – М.: МГУ, 1978. – С. 17-41.
68. **Флейшман Б.С.** Основы системологии. – М.: Радио и связь, 1982. – 368 с.
69. **Флоренский К.П.** Биосфера глазами натуралиста // Природа. – 1988. – № 2. – С. 52-58.
70. **Чернов Ю.И.** Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи совр. биол. – 1991. – Т. 111. – Вып. 4. – С. 499-507.
71. **Чернова Н.М., Былова А.М.** Экология. – М.: Высш. шк., 1988. – 272 с.
72. **Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P.** Principles of Animal Ecology. – Philadelphia: W.B. Saunders Co., 1949. – 837 p.
73. **Cook R.E.** Raymond Lindeman and the trophic-dynamic concept in ecology // Science. – 1977. – V. 198. – P. 22-26.
74. **Cooper W.S.** Fundamentals of vegetational change // Ecology. – 1926. – V. 7. – P. 391-413.
75. **Grinnell J.** Field test of theories concerning distributional control // Amer. Naturalist. – 1917. – V. 51. – № 918. – P. 115-128.
76. **Haeckel E.** Anthropologie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. – Leipzig, 1874. – 732 S.
77. **Haeckel E.** Ueber Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. (Rede gehalten beim Eintritt in die philosophische Fakultät zu Jena am 12 Januar 1869) // Jenaische Z. Medizin u. Naturwiss. – 1870. – Bd. 1. – S. 353-370.
78. **Juhász-Nagy P.** Some theoretical problems of synbotany. 3. The importance of methodology // Acta Univ. Debrecen, ser. Biol. – 1968. – V. 6. – P. 65-77.

79. **Odum H.** Energy, ecology and economics // *Ambio*. – 1973. – V. 2(6). – P. 220-227.
80. **Paczoski J.** Szkice fitosocjologiczne // *Bibliot. bot.* – 1925. – T. I.
81. **Pielou E.C.** *Mathematical Ecology*. – New York etc.: John Wiley & Sons, Ltd, 1977. – 385 p.
82. **Smuts J.C.** *Holism and Evolution*. – London: MacMillan & Co., 1926. – 361 p.
83. **The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940.** A Collection of Works by Volterra, Kostitzin, Lotka and Kolmogoroff / Eds. Scudo F.M., Ziegler J.R. – Berlin; N.Y.: Springer Verlag, 1978. – 490 p.
84. **Whittaker R.H.** A consideration of the climax theory: the climax as a population and pattern // *Ecol. Monographs*. – 1953. – V. 23. – P. 41-78.
85. **Whittaker R.H.** Classification of natural communities // *Bot. Rev.* – 1962. – V. 28. – P. 1-239.
86. **Whittaker R.H.** Climax concepts and recognition // *Handbook of Vegetation Science. Part VIII. Vegetation Dynamics* / Ed. by R. Knapp. – Hague: Dr. W. Junk B.V. Publ., 1974. – P. 138-154.