

А.А. Никольский

**ВЕЛИКИЕ ИДЕИ
ВЕЛИКИХ ЭКОЛОГОВ:
ИСТОРИЯ КЛЮЧЕВЫХ КОНЦЕПЦИЙ
В ЭКОЛОГИИ**

Москва
ГЕОС
2014

УДК 574
ББК 26.323

Великие идеи великих экологов: история ключевых концепций в экологии – М.: ГЕОС, 2014. – 190 с.; ил.
ISBN 978-5-89118-671-2

Книга представляет собой очерк развития основных идей и концепций современной экологии. Используются первоисточники, редко цитируемые на русском языке под одной обложкой. Подробно обсуждаются ранние этапы формирования фундаментальных понятий экологии. Показан вклад в развитие экологии отечественных и зарубежных учёных. Все главы содержат малоизвестные эпизоды из жизни и творчества выдающихся экологов. Показано, что фундаментом экологии является представление о космической роли зелёных растений, преобразующих кинетическую энергию солнечного света в потенциальную энергию живого вещества.

Книга иллюстрирована портретами отечественных и зарубежных учёных и рисунками из оригинальных работ экологов.

Для экологов, биологов, специалистов по охране окружающей среды, историков науки. Может служить учебным пособием к курсу “Экология”.

The great ideas of the great ecologists: history of key concepts in ecology. – М.: GEOS, 2014. – 190 p.; ill.

The book is an essay on the development of the basic ideas and concepts of modern ecology. Primary sources are used, rarely cited in Russian under one book cover. The early stages fundamental concepts of ecology are discussed in details. It is shown the contribution in the development of ecology Russian and foreign scientists. All chapters contain little-known episodes of life and work of prominent ecologists. It is shown that the foundation of ecology is the understanding of the cosmic role of green plants that convert the kinetic energy of sunlight into the potential energy of living matter.

The book is illustrated with portraits of Russian and foreign scientists and drawings from the original writings of ecologists.

The book is recommended for ecologists, biologists, experts in environmental protection, science historians. It can serve as a textbook for the course "Ecology".

Книга издана благодаря личной финансовой поддержке выпускника кафедры системной экологии экологического факультета Российского университета дружбы народов Беловежца Константина Игоревича. Я приношу Константину Игоревичу мою глубочайшую благодарность.

© А.А. Никольский, 2014
© ООО «Издательство ГЕОС», 2014

*Основоположнику российской экологии,
Карлу Францевичу Рулье, посвящается*

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
1. Эрнст Геккель – основоположник современной экологии ..	10
2. Эколог-эволюционист Чарльз Дарвин	21
3. Александр фон Гумбольдт – основоположник глобальной экологии	30
4. Карл Францевич Рулье – основоположник экологии в России	39
5. Факториальная экология: развитие концепции экологи- ческой толерантности	55
6. От экологической толерантности к экологической нише ...	72
7. Среда и сообщество – основная идея синэкологии (биоценологии)	91
8. В цепях питания еда поедает еду ..	114
9. Жизнь неразрывно связана с превращением энергии .	130
10. Космическая роль зелёных растений ..	144
11. Живое вещество биосферы ..	154
12. Экологическое наследование в биологическом сиг- нальном поле ..	162
Заключение ..	168
Литература ..	170
Авторский указатель на русском языке	180
Указатель иностранных авторов на языке оригинала	183
Предметный указатель	184
Источники изображений портретов ученых, использован- ных в книге	189

Введение

Предлагаемая вниманию читателей работа посвящена развитию основных идей и концепций экологии в её *классическом* понимании. Несмотря на глубокую деформацию науки за последние десятилетия, *превращение экологии в безопасность жизнедеятельности*, экология сохраняет преемственность свойственного ей понятийного аппарата и развивает фундаментальные концепции на основе определения экологии как науки, данного Эрнстом Геккелем в 1866 г. Дело не в том, что Геккель был выдающимся экологом. Его великий предшественник и соотечественник Александр фон Гумбольдт, скончавшийся в 1859 г., так и не услышав слова *экология*, внёс не меньший вклад в экологию, чем Геккель. Вышедший в том же, 1859 г., знаменитый труд Ч. Дарвина “Происхождение видов путём естественного отбора” по своей сути является эволюционной экологией. К.Ф. Рулье за 15–20 лет до Геккеля начал развивать основные принципы экологии, причём более глубоко, чем Геккель. Но именно Геккель первым произнёс слово *экология* и дал этому понятию чёткое толкование, принятое мировым научным сообществом и не отменённое до настоящего времени, несмотря на стремление неозкологов дать этой замечательной науке “современное” толкование, типа “междисциплинарная”, “комплексная”, “эндоэкология” и т.п.

Можно дискутировать по поводу того, с кого начинается экология. С Аристотеля, с которого, как известно, начинаются все науки, или с кроманьонцев, которые были великолепными охотниками, а без знания экологии зверей успешная охота невозможна. Но если рассматривать экологию как систему взаимосвязанных идей и концепций, то придётся признать, что её основоположником является всё-таки Геккель. Только после Геккеля экология стала усваивать концепции, создаваемые в областях знания, казалось бы, не имеющих к ней прямого отношения, например, “Закон минимума” Ю. Либиха (Liebig, 1840), и осознанно развивать новые концепции, например “Закон толерантности” В. Шелфорда (Shelford, 1913a).

Вся история экологии связана с исследованием организации некоторой субстанции в верхней оболочке земли, которую В.Н. Вернадский (1926) назвал “живым веществом биосферы”. Живое вещество обладает специфическими свойствами, делающими Землю уникаль-

ной планетой в Солнечной системе. Сам Вернадский, как будет показано в 11-й главе, в анализе свойств и функций живого вещества использовал экологические знания, накопленные к первой четверти прошлого столетия, но в его знаменитой “Биосфере” (Вернадский, 1926) мы не встретим слово “экология”. Вернадский стоял над экологией, создав учение, которое я бы назвал “надглобальная экология”.

После Геккеля экологическая мысль развивалась по трём главным взаимосвязанным направлениям.

1. Сформирована концепция космической роли зелёных растений, согласно которой растения преобразуют кинетическую энергию солнечного света в потенциальную энергию живого вещества, или в энергию химических связей, и осуществляют контроль над газовым составом атмосферы.

2. Разработаны основные представления об экосистемах как о структурах, организующих поток вещества и энергии в живой оболочке Земли.

3. Создана концепция экологической ниши, согласно которой популяция каждого вида занимает своё определённое место в сообществе (экосистеме).

1. Космическая роль зелёных растений

Зелёные растения выполняют две глобальные функции: 1) создают первичную биологическую продукцию – превращают кинетическую энергию солнечного света (энергию движения) в потенциальную (накопленную) энергию живого вещества, энергию химических связей, 2) осуществляют контроль над газовым составом атмосферы Земли. Выполнение этих функций возможно благодаря фотосинтезу – процессу, позволяющему всем живым организмам, включая человека, использовать энергию солнечного света, по сути – энергию ядерных реакций, протекающих на Солнце, и поддерживать высокую концентрацию кислорода в атмосфере нашей планеты.

2. Экологические системы как структура, организующая поток вещества и энергии на планете Земля

Аккумулированная зелёными растениями энергия Солнца передаётся по цепям и сетям питания, переходя с одного трофического уровня на другой. Этот процесс осуществляют три главных компонента экологических систем – автотрофы (продуценты), гетеротрофы (консументы) и редуценты.

Всё разнообразие жизни, организованное в экосистемы, подчинено оптимизации вещественно-энергетических процессов при перехо-

де с одного трофического уровня на другой. Прохождение вещества и энергии по цепям и сетям питания облегчают (оптимизируют) *коадаптации*, взаимные адаптации, формируемые в экологических системах в процессе коэволюции, взаимной эволюции, прежде всего коэволюции авто- и гетеротрофов.

“Стратегия” процесса развития экосистем, *сукцессионного процесса*, состоит в том, чтобы привести экологическую систему в относительно устойчивое состояние, что происходит на заключительной стадии сукцессии, стадии климакса. Достигнув относительно устойчивого состояния, экологические системы воспроизводят сами себя. Пока поток энергии, приходящий от Солнца, остаётся относительно постоянным, они неограниченно долго поддерживают относительно высокую биомассу, стабильно высокое и максимально возможное в конкретных условиях видовое разнообразие.

Для описания структуры, организующей поток вещества и энергии, потребовалось создать учение об *экосистемах*.

Локальные экосистемы, в отличие от биосферы и зональных экосистем, это тот уровень, на котором происходит непосредственное, основанное на коадаптациях взаимодействие между авто- и гетеротрофами. Локальные экосистемы обычно обозначают термином “биоценоз”, или более ёмким понятием “экосистема”.

3. Популяция каждого вида занимает свою экологическую нишу

Любая экосистема включает популяции взаимодействующих видов, каждый из которых, занимая определённое место в её структуре, выполняет определённую функцию по организации потока вещества и энергии, т.е. популяция каждого вида занимает (реализует) свою *экологическую нишу*. Пределы экологической ниши ограничены реакцией популяции на комплекс лимитирующих факторов, откуда следует, что понятие *экологическая ниша* непосредственно вытекает из понятия *толерантность*.

Понятие *экологическая ниша* тесно связано с принципом *конкурентного исключения*, согласно которому, два вида с одинаковыми потребностями не могут существовать неограниченно долго в ограниченном пространстве, т.е. два вида не могут занимать одну экологическую нишу.

Этим кратким введением я хотел бы обозначить основные приоритеты в экологии. Накопленные в современной экологии знания являются развитием идей и концепций, которые окончательно были сформированы к середине прошлого, XX столетия. В последующем

изложении я постараюсь более детально описать историю развития ключевых концепций в экологии и показать вклад в становление современной экологии не только “цеховых” экологов, но и тех, кто к экологии, казалось бы, не имеет прямого отношения (Либих, Майёр, Гельмгольц, Тимирязев и др.).

В дальнейшем я использую две сюжетные линии изложения материала: либо отдельная глава посвящена вкладу того или иного учёного в экологию (Геккель, Дарвин, Гумбольдт, Рулье), либо в главе обсуждается развитие определённой концепции, в формировании которой принимали участие многие экологи (экосистемы, экологическая ниша, космическая роль растений и т.п.). В некоторых случаях это могут быть конкурирующие концепции, например биогеоценоз Сукачёва или экосистема Тэнсли.

Я не придерживаюсь строгой хронологии, так как в истории экологии отсутствует абсолютно жёсткая хронологическая последовательность развития основных идей. Классическим примером изложения истории экологии в хронологическом порядке является “Календарь экологических событий” Г.С. Розенберга (1992, 2007; Розенберг, Рянский, Шустов, 2002). По мнению Геннадия Самуиловича у истоков экологии стояли мыслители Древней Греции (Эмпедокл, Гиппократ, Демокрит, Платон, Аристотель, Теофраст) и Древнего Рима (Варрон, Сенека, Плиний Старший). Я согласен с Розенбергом, что десятки выдающихся мыслителей древности и средних веков внесли определённый вклад в экологию, но моя задача состоит прежде всего в том, чтобы продемонстрировать преемственность идей и концепций, лежащих в основе современной экологии. Поэтому мой “календарь” начинается с Эрнста Геккеля, который первым произнёс слово экология.

Много интересных фактов из истории экологии можно найти, например, в изданиях: Кашкаров, 1933, 1938; Наумов, 1955; Hutchinson, 1978; Новиков, 1970, 1980; Фёдоров, Гильманов, 1980; Worster, 1994; Шилов, 1997; Афанасьева, Березина, 2011.

Настоящая книга представляет собой в определённом смысле хрестоматию по истории экологии. Обсуждая ту или иную концепцию, я цитировал авторов соответствующих концепций, приводя из первоисточников обширные абзацы или даже несколько страниц. Работы на иностранных языках я цитировал либо на языке оригинала с последующим собственным переводом, либо давал только перевод. Выбор способа цитирования определялся двумя причинами: 1) до-

словное цитирование имеет принципиальное значение для понимания мысли автора оригинала, 2) либо я не был уверен, что в своём переводе смогу сохранить необходимую для понимания специфику оригинального текста.

Текст сопровождается портретами многих замечательных экологов, как российских, так и зарубежных. Представлены портреты, во-первых, наиболее значительных фигур, внесших особенно заметный (с моей точки зрения) вклад в развитие экологии, и во-вторых, тех экологов, имена которых менее известны современному читателю.

Имена части экологов я сопровождаю кратким описанием эпизодов из их личной или творческой биографии, которые мне представляются интересными или существенными для понимания личности или времени, в котором жили эти замечательные люди.

Я ни в коей мере не претендую на полноту изложения истории экологии. Эта трудно выполнимая задача под силу только коллективу авторов. Но я надеюсь, что все главные идеи и все основные персонажи в истории экологии мной названы и получили достойную оценку. Я старался избегать компиляций, предпринимая все возможные усилия, чтобы познакомиться с оригинальными текстами.

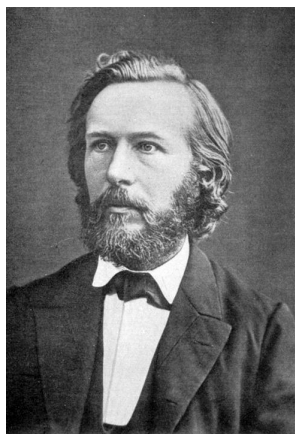
В основу книги положен семестровый курс лекций “История экологии”, который в разные годы я имел удовольствие читать на экологическом факультете Российского университета дружбы народов (г. Москва, Россия).

Благодарности. За всестороннюю помощь и поддержку в процессе написания книги я благодарю моих друзей и коллег: профессора Г.С. Розенберга, М.Е. Гольцмана, С.С. Горбунова, А.В. Есипова, Е.А. Карпухину, Р.Д. Кашкарова, Т.Ю. Лисицыну, Е.А. Ванисову, Ан.А. Никольского, П.А. Никольского, Д.А. Степанова, Л.Б. Сумм. Моя отдельная благодарность декану экологического факультета РУДН профессору Наталье Анатольевне Черных, в своё время поддержавшей мою инициативу чтения курса лекций “История экологии” на экологическом факультете РУДН, и профессору Юрию Павловичу Козлову, первому декану экологического факультета и заведующему кафедрой системной экологии РУДН. В непростое время после ликвидации Советского Союза Юрий Павлович пригласил меня на созданный им экологический факультет РУДН.

Я благодарю коллектив Российской государственной библиотеки за уникальную возможность прикоснуться ко многим раритетам экологической мысли, дошедшим до наших дней.

1. Эрнст Геккель – основоположник современной экологии

Данная глава представляет собой частично изменённый и дополненный вариант статьи А.А. Никольского и Д.А. Степанова (2011), ранее опубликованной в “Вестнике РУДН”. Перевод текста Э. Геккеля с немецкого языка на русский выполнен Д.А. Степановым.



Эрнст Геккель,
1834–1919

История вполне осознанного развития экологической мысли начинается с определения Эрнстом Геккелем (Ernst Heinrich Philipp August Haeckel) экологии как науки. В 1866 г. вышла известная книга Геккеля “Общая морфология организмов” (*Generelle Morphologie der Organismen*. Haeckel, 1866), где в 19-й главе, “Теория происхождения видов и теория отбора”, в 11-м разделе “Экология и хорология” он ввёл понятие “экология” и раскрыл его содержание. На рис. 1 мы можем видеть титульный лист этой книги, а на рис. 2 – начало раздела “Экология и хорология”. В качестве эпитафии Геккель выбрал крылатое выражение на итальянском языке, приписываемое Галилео Галилею: “E pur si muove!” (И всё-таки она вертится!).

Геккель родился 16 февраля 1834 г. в Потсдаме в семье советника Карла Геккеля. Скончался Геккель 9 августа 1919 г. в Йене. Его основные труды посвящены разнообразию живой природы. В историю науки он вошёл как последовательный эволюционист и один из наиболее активных исследователей разнообразия жизни на нашей планете. Его книга “Красота форм в природе” (*Kunstformen der Natur*, 1904) с гравюрами, изготовленными самим автором, представляет собой то, что на языке современной науки называется биологическим разнообразием.

Геккель, сторонник и последователь Ч.Дарвина, разработал теорию происхождения многоклеточных организмов (теорию гастрюлы),

сформулировал биогенетический закон, согласно которому в индивидуальном развитии организмов воспроизводятся основные этапы их эволюции, построил первое генеалогическое древо всех форм жизни.

Обширные знания живой природы, огромный личный опыт естествоиспытателя и глубочайшая интуиция позволили Геккелю в небольшом по объёму разделе раскрыть понятие *экология* настолько точно и ёмко, что оно и сегодня без особых изменений переходит из учебника в учебник на многих языках мира. Но сегодня даже многие профессиональные экологи, увлекшись новейшими определениями экологии как “комплексной междисциплинарной науки”, уже не помнят, кто первым произнёс слово *экология*.

Небезынтересно узнать, что наш знаменитый соотечественник Николай Николаевич Миклухо-Маклай, будучи студентом Йенского университета, в качестве ассистента Геккеля в 1866 г., в год выхода в свет “Общей морфологии организмов”, совершил с Геккелем большое научное путешествие по маршруту: Мадейра – Тенерифе – Гран Канария – остров Лансерот – Марокко – Гибралтар – Испания – Париж. Вероятно не без влияния Миклухо-Маклая, в 1887 г. Геккель совершил путешествие в Россию, проехав по маршруту: Санкт-Петербург – Москва – Ростов – Владикавказ – Тифлис – Кутаис – Батум – Ялта – Севастополь – Одесса – Киев.

Своим гением выдающийся естествоиспытатель предвосхитил большинство из того, что сегодня мы вкладываем в понятие экология. Современный Геккелю язык науки не должен вводить нас в заблуждение. Например, Геккель называет физиологией то, что в современной науке принято называть биологией. “Органические и неорганические условия существования” по Геккелю не что иное, как биотические и абиотические экологические факторы в современной экологии. “Организмы, которые служат источником органической пищи для других...” – не что иное, как современное представление о цепях питания. “Каждая особь занимает определенное место в природном балансе, совместно с другими организмами формируя экологию природного целого...” – в современной экологии мы бы оперировали такими понятиями, как *экологическая ниша*, *экосистема* и т.п.

Ниже приводится перевод с немецкого на русский язык 11-го раздела “Экология и хорология” из книги Э. Геккеля “Общая морфология организмов” (Haeckel, 1866).

GENERELLE MORPHOLOGIE DER ORGANISMEN.

ALLGEMEINE GRUNDZÜGE
DER ORGANISCHEN FORMEN-WISSENSCHAFT,

MECHANISCH BEGRÜNDET DURCH DIE VON

CHARLES DARWIN

REFORMIRTE DESCENDENZ-THEORIE,

VON

ERNST HAECKEL.

ZWEITER BAND:
ALLGEMEINE ENTWICKELUNGSGESCHICHTE
DER ORGANISMEN.

„E PUR SI MUOVE!“

MIT ACHT GENEALOGISCHEN TAFELN.

BERLIN.
VERLAG VON GEORG REIMER.
1866.

Рис. 1. Титульный лист книги Э. Геккеля “Общая морфология организмов” (Haeckel, 1866)

“В предыдущих разделах мы неоднократно обращали внимание на то, что все общие ряды признаков в органической природе за рамками теории происхождения видов остаются совершенно непонятными и необъяснимыми загадками, хотя они сами имеют простое гармоническое объяснение. Это в высшей степени относится к двум комплексам биологических явлений, которым нам хотелось бы уделить еще несколько слов и которые являются объектами двух до сих пор не имевших широкого распространения физиологических дисциплин, а именно экологии и хорологии организмов.

Под *экологией* мы понимаем отдельную науку о взаимоотношении организмов с окружающей их внешней средой, где в более широком смысле мы учитываем все условия существования. Они имеют частично органическую, частично неорганическую природу; как те, так и другие имеют важнейшее значение при формообразовании организма, так как он должен к ним приспособляться. К неорганическим условиям существования, к каждому из которых организм вынужден адаптироваться, относятся прежде всего физические и химические свойства его местообитания, климат (свет, тепло, соотношение влажности и электрических свойств атмосферы), неорганические источники питания, условия водной среды, почв и т. д.

К органическим условиям существования следует относить совокупность взаимоотношений организма с другими организмами, с которыми он вступает в контакт и которые могут быть для него как полезными, так и вредными. Каждый организм имеет определенное количество “друзей” и “врагов”, одни способствуют улучшению условий его существования, другие наносят ему вред. Организмы, которые служат источником органической пищи для других, а также те, кто паразитируют на других организмах, также попадают под категорию органических условий существования.

При рассмотрении теории естественного отбора была показана как огромная важность всех перечисленных выше факторов адаптации, так и то, что органические условия существования вызывают несравненно более глубокие изменения в организме, чем неорганические. Однако степень изученности этих механизмов не соответствует их исключительному значению. Физиология, которая накапливает знания по этому вопросу, до настоящего момента исследовала крайне односторонне исключительно механизмы выживания организмов (сохранение отдельных особей и видов, питание, размноже-

XI. Oecologie und Chorologie.

In den vorhergehenden Abschnitten haben wir wiederholt darauf hingewiesen, dass alle grossen und allgemeinen Erscheinungsreihen der organischen Natur ohne die Descendenz-Theorie vollkommen unverständliche und unerklärliche Räthsel bleiben, während sie durch dieselbe eine eben so einfache als harmonische Erklärung erhalten¹⁾. Dies gilt in ganz vorzüglichem Maasse von zwei biologischen Phaenomen-Complexen, welche wir schliesslich noch mit einigen Worten besonders hervorheben wollen, und welche das Object von zwei besonderen, bisher meist in hohem Grade vernachlässigten physiologischen Disciplinen bilden, von der Oecologie und Chorologie der Organismen²⁾.

Unter Oecologie verstehen wir die gesammte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle „Existenz-Bedingungen“ rechnen können. Diese sind theils organischer, theils anorganischer Natur; sowohl diese als jene sind, wie wir vorher gezeigt haben, von der grössten Bedeutung für die Form der Organismen, weil sie dieselbe zwingen, sich ihnen anzupassen. Zu den anorganischen Existenz-Bedingungen, welchen sich jeder Organismus anpassen muss, gehören zunächst die physikalischen und chemischen Eigenschaften seines Wohnortes, das Klima (Licht, Wärme, Feuchtigkeits- und Electricitäts-Verhältnisse der Atmosphäre), die anorganischen Nahrungsmittel, Beschaffenheit des Wassers und des Bodens etc.

Als organische Existenz-Bedingungen betrachten wir die sämtlichen Verhältnisse des Organismus zu allen übrigen Organismen, mit denen er in Berührung kommt, und von denen die meisten entweder zu seinem Nutzen oder zu seinem Schaden beitragen. Jeder Organismus hat unter den übrigen Freunde und Feinde, solche, welche seine Existenz begünstigen und solche, welche sie beeinträchtigen. Die Organismen, welche als organische Nahrungsmittel für Andere dienen, oder welche als Parasiten auf ihnen leben, gehören ebenfalls in diese Kategorie der organischen Existenz-Bedingungen. Von welcher ungeheuren Wichtigkeit alle diese Anpassungs-Verhältnisse für die gesammte Formbildung der Organismen sind, wie insbesondere die or-

1) Diese ungeheure mechanisch-causale Bedeutung der Descendenz-Theorie für die gesammte Biologie, und insbesondere für die Morphologie der Organismen, können wir nicht oft genug und nicht dringend genug den gedankenlosen oder dualistisch verblendeten Gegnern derselben entgegen halten, deren teleologische Dogmatik nur darin ihre Stärke besitzt, dass sie alle diese grossen und allgemeinen Erscheinungsreihen der organischen Natur gar nicht zu erklären vermögen.

2) οἶκος, ὅς, der Haushalt, die Lebensbeziehungen; χώρα, ἡ, der Wohnort, der Verbreitungsbezirk.

Рис. 2. Первая страница раздела “Экология и хорология” из книги Э. Геккеля “Общая морфология организмов” (Нааскел, 1866)

ние), а из всех механизмов взаимоотношений лишь те, которые рассматривали взаимосвязи отдельных частей организма между собой и ко всему организму в целом. Напротив, она в высшей степени пренебрегала взаимоотношением организма с внешним миром, положением, по которому каждая особь занимает определенное место в природном балансе, совместно с другими организмами формируя экономику природного целого. Она не подвергала критике все накопленное собрание фактов «Естественной истории», не делала попыток дать им механическое объяснение.

Столь значительный пробел физиологии может быть полностью заполнен только теорией естественного отбора и непосредственно вытекающей из нее теорией происхождения видов. Последняя показывает, что все бесконечно сложные отношения, в которых находится каждый организм с внешней средой, постоянное взаимодействие со всеми органическими и неорганическими условиями существования, являются не предусмотренным творением планомерно меняющего природу Создателя, а неизбежным влиянием естественной материи с присущими ей свойствами, постоянно меняющимися во времени и в пространстве. Теория происхождения видов рассматривает место организма в природе как неизбежное следствие действующих явлений и этим самым выстраивает монистический фундамент экологии. То же справедливо и для хорологии организмов.

Под *хорологией* следует понимать отдельную науку о пространственном распространении организмов, их географическом и топографическом распределении по поверхности земли. Эта дисциплина изучает не только местонахождение и границы районов распространения организмов в горизонтальной проекции, но также их распределение под поверхностью моря вертикально вниз в глубины океана и над его поверхностью вверх к горным вершинам. В более широком смысле сюда входит вся «География и топография животных и растений», а также статистика особей, которая дает математическое описание механизмов их распространения. В последнее время этому разделу биологии уделяется повышенное внимание. Новую жизнь в него вдохнули вызвавшие повышенный интерес естественнонаучные труды Александра Гумбольдта и Фредерика Скоуа по «Географии растений». «География животных» стараниями Бергхауза, Шмарда и других была также выделена в отдельную дисциплину. Однако практически все предыдущие исследования в этой области в той или иной степени были направлены лишь на то, чтобы провести

собрание и описание хронологических фактов, не придавая особого значения причинам их проявления. Многократно наблюдаемые сходства организмов в определенных условиях среды преподносились как единственные причины их географического и топографического распространения, хотя отчасти это и является правдой. До тех пор, пока господствовала концепция постоянства видов и отрицался разумный, монистический взгляд на органическую природу, более глубокое изучение причин и взаимосвязей в хронологических проявлениях было невозможным. Только с помощью теории происхождения видов, которая опровергла эту концепцию, стал возможным новый взгляд и стало понятно, какие потрясающие объяснения получают хронологические явления. В одиннадцатой и двенадцатой главах своего труда Чарльз Дарвин отметил, что все бесконечно сложные и разнообразные отношения в географическом и топографическом распространении животных и растений удовлетворительным образом описываются основными положениями теории происхождения видов, в то время как без нее вообще не поддаются объяснению. Здесь мы предлагаем остановиться на этом емком положении, так как на данном этапе у нас нет причин для более пристального рассмотрения предмета.

Все признаки, которые были приняты чисто эмпирической хронологией как факты, а именно вертикальное и горизонтальное распределение различных видов организмов по Земле; гетерогенность и изменчивость границ районов их распространения; повышенная изменчивость особей на границах ареалов; более близкое родство видов внутри наиболее узких районов; характерные пропорции обитателей пресных вод по отношению к морским обитателям, обитателей островов по отношению к обитателям соседнего материка; отличия обитателей северного и южного, а также восточного и западного полушарий – все эти основные признаки объясняются теорией происхождения как неизбежное действие естественного отбора в борьбе за существование, как механическое следствие действующих причин. Если бы мы захотели нарисовать общую картину последствий естественного отбора с точки зрения географического и топографического распространения организмов, то контуры этой картины полностью совпали бы с контурами хронологической картины, которую дает эмпирическое наблюдение.

Таким образом, мы обнаружили, что фактически существующие взаимоотношения организмов и окружающей среды, которые прояв-

ляются через совокупность экологического и хорологического распространения организмов, объясняются теорией происхождения видов как неизбежные следствия естественных причин, в то время как без нее они абсолютно необъяснимы, в чём мы усматриваем серьезную доказательную опору для самой теории происхождения”.

В примечании Геккель даёт толкование греческого корня *oikos*, *der Haushalt* (домоводство, хозяйство), *die Lebensbeziehungen* (жизненные связи, жизненные взаимоотношения).

Три года спустя, в большой речи при вступлении на должность профессора Йенского университета, Геккель посвятил экологии один абзац (Haeckel, 1870, с. 365). Он определил задачи этой науки как изучение “отношений животного к окружающей органической и неорганической среде, в частности его дружественные или враждебные отношения к тем животным или растениям, с которыми оно входит в прямой контакт” (цит.: Кашкаров, 1933, с. 5). В определении экологии Геккель, используя греческое написание (*oecologie*), сближает экологию с экономикой в смысле ведения хозяйства животными, что поясняет немецким словом *Haushalt* (домашнее хозяйство): “*Unter Oecologie verstehen wir die Lehre von der Oeconomie, von dem Haushalt der thierischen Organismen*”. “Под экологией мы понимаем учение об экономике, домашнем хозяйстве животных организмов”.

Для Геккеля ключевым понятием в экологии было понятие “взаимоотношения”, что отражено в многократно употребляемом им слове *Beziehung* (связи, отношения к кому-либо, чему-либо). Уже в первом томе “Общей морфологии организмов” Геккель (Haeckel, 1866, с. 237–238), выделяя самостоятельный раздел зоологии, назвал его “Экология и география животных, или физиология *отношений* организмов к внешней среде... (*Oecologie und Geographie des Organismus oder Physiologie der Beziehungen des Organismus zur Aussenwelt*) (курсив мой – А.Н.).

Вчитываясь в написанное Геккелем 150 лет назад, нетрудно обнаружить, что на нескольких страницах выдающийся естествоиспытатель заложил фундамент основных разделов современной нам экологии.

В частности, Геккель выделяет абиотические факторы (*неорганические условия существования*), к которым он относит физические и химические свойства местообитания организма, и биотические факторы (*органические условия существования*) – “совокупность взаимоотношений организма с другими организмами”. Он специально подчёркивает, что современная ему наука “... в высшей степени пренебрегала взаимоотношением организма с внешним миром, положе-

нием, по которому *каждая особь занимает определенное место в природном балансе*, совместно с другими организмами формируя экономику природного целого”. “*Каждая особь занимает определенное место в природном балансе*”. Это замечание Геккеля представляет собой вполне современное определение понятия *экологическая ниша*. Геккель имел ясное представление о том, что население растений и животных образуют сообщества взаимозависимых организмов. Он писал, например: “Каждый организм имеет определенное количество “друзей” и “врагов”, одни способствуют улучшению условий его существования, другие наносят ему вред”. Геккель вплотную подошёл к понятию *экологические системы*. Он обратил внимание на то, что современная ему наука “в высшей степени пренебрегала взаимоотношением организма с внешним миром”.

Геккель был великолепным художником. Природа с её бесконечным разнообразием форм и цветов на протяжении всей жизни вдохновляла его на творчество. Об этом Геккель пишет во Введении к книге “Красота форм в природе” (Haeskel, 1904, цит. по изданию на русском языке: Геккель, 1907): “Природа вскармливает на своём лоне неисчерпаемое количество удивительных созданий, которые по красоте и разнообразию далеко превосходят все созданные искусством человека формы... С ранней юности я поражаюсь красотой форм в живых существах и уже в течение полстолетия усердно занимаюсь их морфологией; при этом я старался не только познать законы строения и развития этих творений, но и проникнуть в тайну их красоты, воспроизводя их изображения карандашом и красками”. На рис. 3 воспроизведена одна из таблиц из этой книги, а на рис. 4 – пейзаж, написанный Геккелем во время путешествия по России.

Геккель, как один из наиболее последовательных сторонников Дарвина, которому принадлежат выдающиеся заслуги в эволюционной экологии, уже на титульном листе “Общей морфологии организмов” напишет (см. рис. 1): “Allgemeine...” – “Основы науки об органических формах естественно вытекают из новаторской теории происхождения видов Чарльза Дарвина”. Весь раздел “Общей морфологии организмов”, в котором впервые прозвучало слово *экология*, основан на теории эволюции Дарвина. Этот раздел Геккель завершает словами: “...взаимоотношения организмов и окружающей среды... объясняются теорией происхождения видов”. Более того, его книга включает специальный раздел, названный именем Дарвина – “Die Selectionstheorie (der Darwinismus)” – “Теория отбора (Дарвинизм)”.

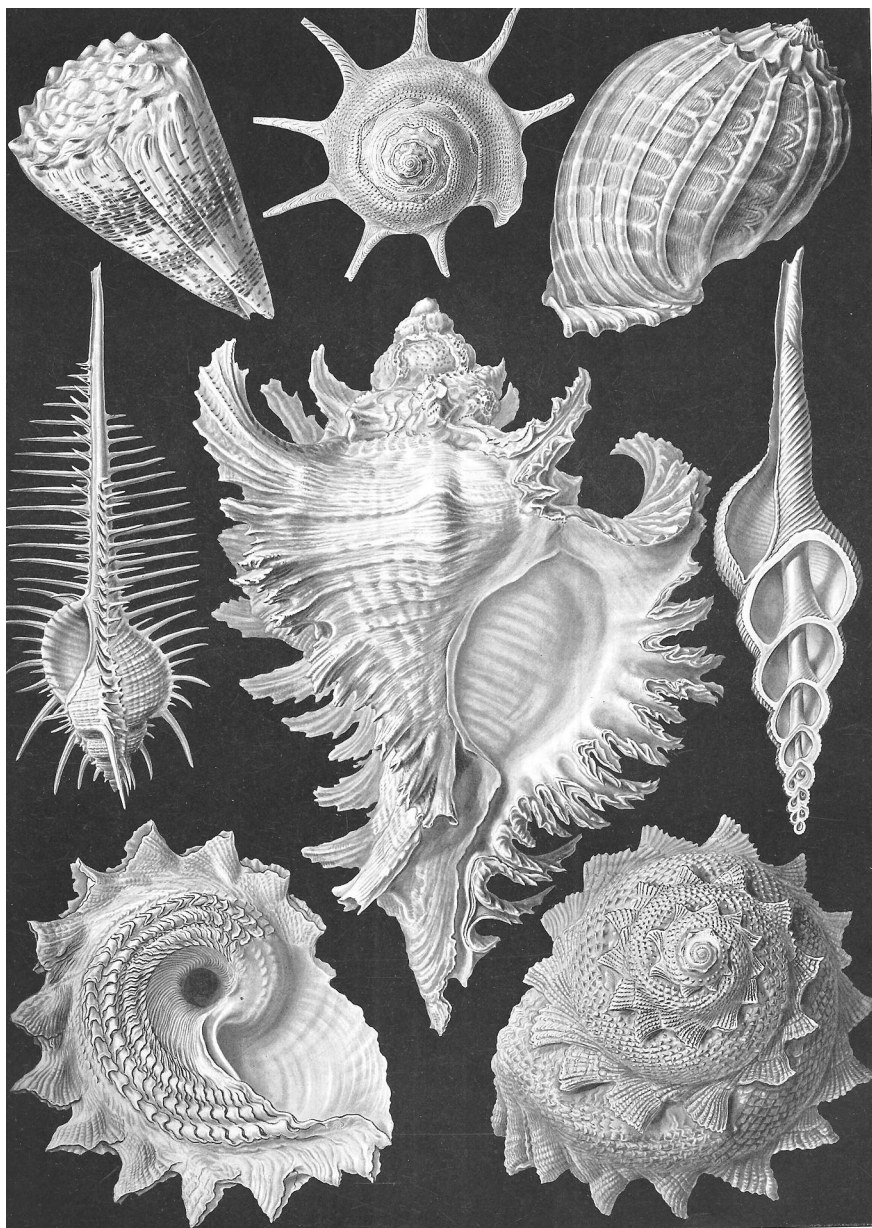


Рис. 3. Рисунок Э. Геккеля (Haeckel, 1904)
из книги “Красота форм в природе”. Переднежаберные – Prosobranchia

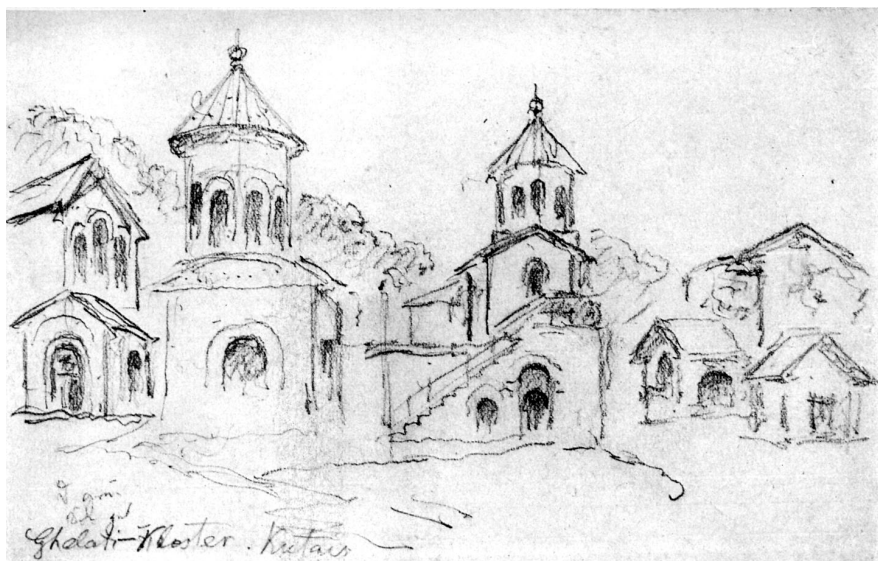
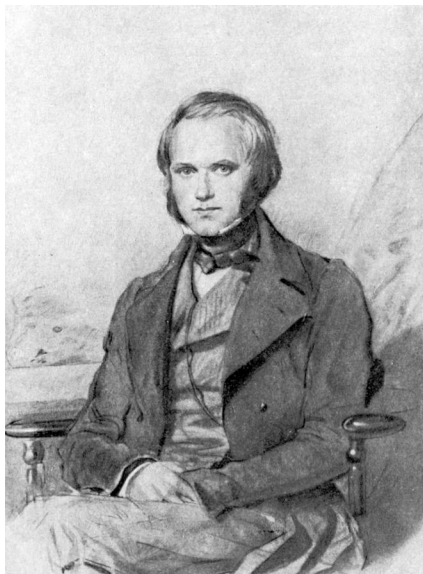


Рис. 4. Рисунок Э. Геккеля “Монастырь Гелати в Кутаиси”.
17 сентября 1897 г. (по Uschmann G., Wedekind K., 1972)

2. Эколог-эволюционист Чарльз Дарвин

В истории науки Чарльз Роберт Дарвин (Charles Robert Darwin; 12 февраля 1809 – 19 апреля 1882) был первым наиболее последовательным экологом-эволюционистом, внесшим выдающийся вклад в эволюционную экологию. По мнению Уорстера (Worster, 1994, с. 114), “Единственной наиболее выдающейся фигурой в истории экологии за последние два – три столетия является Чарльз Дарвин”. Вклад Дарвина в экологию недооценен лишь потому, что в его время понятийный аппарат экологии ещё не был развит. В 1859 г. вышла в свет знаменитая книга Дарвина “Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь” (On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life; цит.: Дарвин, 1937). Только семь лет спустя Геккель сформулировал основные положения новой для того времени науки – экологии (Haeckel, 1866; Никольский, Степанов, 2011).

В 1881 г., за год до смерти Дарвина, вышла его работа “Образование почвенного слоя дождевыми червями и наблюдения над образом их жизни” (The formation of vegetable mould, through the action of worms, 1881; цит.: Дарвин, 1912). Эту работу, безусловно, можно отнести к классике экологических исследований, притом, что понятий-



Чарльз Дарвин, 1809–1882.
Рисунок Дж. Ричмонда, 1839

ный аппарат экологии приобрёл законченные очертания только в 30-х годах 20-го столетия.

Отсутствие свойственной экологии лексики в трудах Дарвина мешало (и мешает) видеть в Дарвине выдающегося эколога-эволюциониста, а не только автора теории эволюции, в основе которой лежит предложенная им концепция естественного отбора и борьбы за существование.

“Происхождение видов” без всяких оговорок является исследованием эволюционной экологии, точно так же, как и множество других трудов Дарвина, хотя слово *экология* в них отсутствует: “Опыление орхидей насекомыми” (On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects, 1862); “Движения и повадки лазящих растений” (On the movements and habits of climbing plants, 1865); “Насекомоядные растения” (Insectivorous plants, 1875); “Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире” (The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom, 1876); “Различные формы цветов у растений одного и того же вида” (The different forms of flowers on plants of the same species, 1877); “Способность к движению у растений” (The power of movement in plants, 1880). Содержание большинства из перечисленных выше работ Дарвина я не обсуждаю, поэтому не привожу их в списке литературы. Все они издавались на русском языке.

В большинстве своих трудов Дарвин прямо или косвенно исследует адаптации и коадаптации (взаимные адаптации) организмов. Те и другие способствуют реализации видами экологической ниши, коадаптации, кроме того, ответственны за организацию структуры и устойчивость экосистем. В работах Дарвина мы не встретим таких терминов как “экология, экосистема, биоценоз, экологическая ниша и т.п.”, но понятия, обозначаемые этими терминами, присутствуют в каждой из них.

В “Происхождении видов...” нашли отражение идеи, которые спустя десятилетия после Дарвина, стали фундаментом современной экологии. Если бы Дарвин назвал свой труд иначе и не так жёстко, не так эмоционально использовал словосочетание “борьба за жизнь” (the struggle for life), что смущает многих исследователей наследия Дарвина, то эту глубочайшую по проницательности работу можно было бы считать введением в эволюционную экологию.

Современных Дарвину критиков особенно смущал термин “естественный отбор”. Отвечая им, Дарвин (1937, с. 129) остроумно заметил: “В буквальном смысле слова “естественный отбор”, без сомне-

ния, неправильный термин; но кто же когда-нибудь возражал против употребления химиками выражения “избирательное сродство” различных элементов? И, тем не менее, нельзя же, строго говоря, допустить, что кислота выбирает основание, с которым предварительно соединяется”.

Наиболее глубоко и детально аспекты эволюционной экологии Дарвин обсуждает в Главе 3 “Происхождения видов”. В этой главе он неоднократно описывает цепи и сети питания – обязательный раздел во всех современных учебниках экологии. Вот один из примеров (Дарвин, 1937, с. 107): “...птицы... по большей части питаются насекомыми и семенами и таким образом постепенно истребляют жизнь: мы забываем, как эти певцы или их яйца и птенцы в свою очередь пожираются хищными птицами и зверями...”

Методология “Происхождения видов” основана на принципе конкурентного исключения Гаузе, или Вольтерры–Гаузе, который формально вошёл в науку в первой половине 20-го столетия благодаря трудам итальянского математика В. Вольтерры (Volterra, 1926, 1928) и нашего соотечественника микробиолога Г.Ф. Гаузе (Gauze, 1934; Гаузе, 2002). Не вдаваясь в детали, суть принципа конкурентного исключения состоит в том, что два вида с одинаковыми потребностями, занимая одно и то же пространство, не могут существовать неограниченно долго. Один вид будет вытеснен другим. Или два вида не могут неограниченно долго занимать одну экологическую нишу.

Георгий Францевич Гаузе (Gauze, 1934, с. 40) свою работу, посвящённую принципу конкурентного исключения, опубликованную в США на английском языке, назвал просто: “The struggle for existence” – “Борьба за существование” и прямо указал на связь принципа конкурентного исключения с концепцией Дарвина: “We must now analyze a very important principle which was clearly understood by Darwin, but which is still waiting for its rational quantitative expression. I mean the intensity of the struggle for existence between individuals of a given group”. – “Теперь мы должны проанализировать очень важный принцип, который ранее был понят Дарвином, но который ожидает своего рационального количественного выражения. Я имею в виду интенсивность борьбы за существование между особями данной группы”.

Когда Дарвин говорит о борьбе за существование, он имеет в виду именно *невозможность сосуществования* двух видов (или иных форм) с *одинаковыми* потребностями. Дарвин многократно, практи-

чески во всех главах “Происхождения видов” подчёркивает, что наиболее жёстко борются близкие формы, т.е. формы с близкими или даже одними и теми же потребностями. Так, в резюме к Главе 3, он пишет (Дарвин, 1937, с. 104): “Борьба за жизнь наиболее упорна между особями и разновидностями одного и того же вида, нередко – и между видами того же рода”. И дальше (с. 122): “Но борьба почти неизменно будет наиболее ожесточённой между представителями одного и того же вида, так как они обитают в одной местности, нуждаются в одинаковой пище и подвергаются одинаковым опасностям”.

Для многих эта точка зрения Дарвина выглядит парадоксальной, но нельзя не признать – чем ближе родство, тем более совпадают потребности, тем в большей степени перекрываются экологические ниши. Другое дело, что на внутривидовом уровне и на уровне сообществ существуют компромиссные механизмы, чтобы избежать самоуничтожения видов. Дарвин интуитивно понимал это, но в его время недоставало фактов (Дарвин, 1937, с. 119): “Битвы следуют за битвами с постоянно колеблющимся успехом, и, тем не менее, в длинном итоге силы так тонко уравновешены, что облик природы в течение долгих периодов остаётся неизменным...”

В контексте нашего обсуждения, главное состоит в том, что одно из несомненных достижений современной экологии – принцип конкурентного исключения и борьба за существование по Дарвину, имеют общую методологическую основу. Да и принцип конкурентного исключения – это скорее теоретическая модель, которую в естественных популяциях проверить практически невозможно.

Структура и устойчивость экосистем основана на взаимных адаптациях – коадаптациях. В Главе 3 “Происхождения видов” Дарвин на примере растений и насекомых-опылителей с множеством деталей описывает структуру многовидового сообщества, которое сегодня мы бы назвали экосистемой. Так, один из примеров он завершает выводом (Дарвин, 1937, с. 120): “Отсюда мы вправе с большой вероятностью заключить, что если бы здесь род шмелей вымер или стал бы очень редок в Англии, то и анютины глазки, и красный клевер стали бы также очень редки или совсем исчезли”.

В Главе 4 “Происхождения видов” Дарвин приводит пространное описание наиболее вероятной эволюции устойчивого сообщества, образуемого разными видами клевера, имеющими различное строение цветка, и насекомыми опылителями – шмелями и пчёлами, которые обладают морфологическими и поведенческими адаптациями,

помогающими им, как сказали бы сегодня, реализовать экологическую нишу. Этот захватывающий очерк эволюционной экологии Дарвин (1937, с. 149) завершает недвусмысленным заключением: “Таким образом, я могу понять, как цветок и пчёлы будут одновременно или последовательно медленно изменяться и приспособляться друг к другу самым совершенным образом, путём непрерывного сохранения всех особей, представляющих в своём строении незначительные *взаимно* (курсив мой – *А.Н.*) полезные отклонения”.

Интересно отметить, что в самых современных исследованиях, посвященных проблемам коэволюции энтомофильных растений и насекомых-опылителей, подтверждается концепция дарвиновского естественного отбора (Длусский, 2013, с. 447).

Как было сказано выше, главным содержанием дарвиновской борьбы за существование как и принципа конкурентного исключения, является вывод о том, что два вида (две формы) с одинаковыми потребностями не могут неограниченно долго занимать одну и ту же экологическую нишу. И лишь отсутствие понятийного аппарата помешало Дарвину высказаться более определённо (Дарвин, 1937, с. 123–124): “Мы смутно понимаем, почему состязание должно быть наиболее жестоко между близкими формами, занимающими почти *то же место* (курсив мой – *А.Н.*) в экономии природы”. Понятие “место в экономии природы” – синоним современного термина экологическая ниша – для Дарвина было ключевым. В 1875 г., спустя много лет после выхода в свет “Происхождения видов”, Дарвин писал Эрнсту Геккелю (Schmidt, 1916): “...В течение нескольких лет я не мог понять, как каждая форма (среди близких форм – *А.Н.*) могла измениться настолько, что стала значительно адаптирована к *своему месту в природе* (to its place in nature)” (курсив мой – *А.Н.*). Конечно, “свое место в природе” не что иное, как экологическая ниша!

В большинстве глав “Происхождения видов” Дарвин вплотную подходит к понятию *экологическая ниша*. Например, в главе 4 (Дарвин, 1937, с. 156): “...В пределах одного ареала две разновидности того же животного могут жить, не смешиваясь, потому ли, что они водятся в различных стадиях, потому ли, что размножаются в несколько разное время года, или потому, что особи каждой разновидности предпочитают спариваться друг с другом”. И там же на с. 170: “...Размножение может осуществляться... только в том случае, если сменившиеся потомки захватят места, занятые теперь другими животными: некоторые из них, начав питаться новым родом добычи,

живой или мёртвой, другие, заселяя новые станции, живя на деревьях или в воде, или, наконец, становясь менее плотоядными”. То есть, говоря языком современной экологии, если бы они заняли иную *экологическую нишу*. Но во времена Дарвина понятие “экологическая ниша” ещё не вошло в науку. Для Дарвина экологическая ниша было “местом в природе” – “Чем разнообразнее будет строение потомков какого-нибудь вида, тем значительнее будет число мест в природе” (Дарвин, 1937, с. 176). “Место в природе” Дарвина близко понятию “ниша” в представлениях Дж. Гринелла, Ч. Элтона, Дж. Вандермира (Элтон, 1934; Vandermeer, 1972).

Дарвин многократно обращал внимание на влияние на живые организмы абиотических и биотических факторов. Называя их, как позднее их называл Геккель (Haeckel, 1866), “неорганическими и органическими условиями”, он подчёркивал специфику влияния каждого из них (Дарвин, 1937, с. 192): “Что касается одних только неорганических условий, то кажется вероятным, что достаточное количество видов оказалось бы скоро приспособленным ко всем значительно различающимся между собой условиям тепла, влажности и т.д., но я вполне допускаю, что взаимные отношения между организмами играют более важную роль; а так как число видов в любой стране со временем увеличивается, то и органические условия жизни становятся более и более сложными” (Дарвин, 1937, с. 192). Последнее замечание Дарвина созвучно современной концепции экологической сукцессии, согласно которой, на заключительной стадии сукцессии стадии климакса, продуктивность и видовое разнообразие достигают своего максимально возможного значения, а связи между видами усложняются и становятся более разнообразными (Одум, 1975).

Проблеме взаимного влияния организмов Дарвин уделял особое внимание. Даже в тех его работах, которые по своему содержанию, казалось бы, не имеют прямого отношения к экологии, мы обнаруживаем глубокое проникновение дарвиновской мысли в эволюционную экологию. Например, книга Дарвина “Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире”, 1876 (цит.: Дарвин, 1939) представляет собой детальное исследование репродуктивных преимуществ, которые получают растения в результате перекрёстного опыления. Многочисленные примеры участия насекомых в процессе опыления, которые приводит Дарвин, показывают, насколько глубоки коадаптации между растениями и насекомыми, убеждая нас в том, что для формирования этих изощёрнённых механизмов потребо-

вался длительный путь коэволюции, и что явление перекрёстного опыления с участием насекомых приводит к формированию устойчивых сообществ (= экосистем) с относительно стабильной структурой и относительно устойчивым видовым разнообразием, включая видовой состав сообщества.

Не употребляя термин “коадаптации”, Дарвин (1939, с. 261) описывает взаимные приспособления с полной определённой: “Накопление запаса нектара в защищённом месте явно связано с посещением насекомыми. Так же обстоит дело и с положением, которое принимают тычинки и пестики постоянно или в соответствующее время благодаря своим собственным движениям, так как, когда они находятся в зрелом состоянии, они неизменно стоят на пути, ведущем к нектарнику. Форма нектарника и соседних частей также находится в соответствии с особыми видами насекомых, обычно посещающих цветки... Цветы могут быть также приспособлены к определённым родам насекомых путём выделения нектара, который является особенно привлекательным для них и непривлекательным для других родов...”

Две главы этого выдающегося исследования можно уверенно отнести к сравнительной экологии: Глава 10 “Способы опыления” и Глава 11 “Привычки насекомых в отношении опыления цветов”. Каждая из этих глав могла бы стать предметом специального обсуждения с привлечением самой современной литературы по сравнительной и эволюционной экологии.

Выдающимся экологическим исследованием на биогеоценотическом уровне является книга Дарвина “Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни”, 1881 (цит.: Дарвин, 1912), вышедшая в свет за год до кончины Дарвина. Этот один из последних трудов великого естествоиспытателя не потерял своей актуальности и сегодня.

Уже полное название книги (см. выше) и перечень глав и разделов убеждает в том, что “Дождевые черви” это вполне современное экологическое исследование: “Образ жизни червей. Пища и пищеварение. Способы, при помощи которых черви выкапывают свои норки. Глубина, на которую черви проникают в землю и устройство их норок. Географическое распространение червей. Общее количество выбрасываемой на поверхность мелкой земли. О числе червей, живущих на данном пространстве. Вес земли, выброшенной из одной норки и из всех норок на данном участке. Вес экскрементов, собран-

ных у устья одной норки. Толщина растительного слоя, который мог образоваться из экскрементов, выброшенных червями в течение года... Сводка измерений толщины растительного слоя, собранного над предметами, оставленными на поверхности... Участие, принимаемое червями в зарывании старинных построек. Участие червей в разрушении поверхностных слоёв земной коры. Стеkanie старых экскрементов и скатывание сухих развалившихся кучек экскрементов вниз по наклонным поверхностям. Образование и общее количество растительной земли на меловой формации”.

Основная задача, которую ставил перед собой Дарвин, это, как сказали бы современные экологи, оценить роль дождевых червей в биогеоценозе и показать, какими средствами, морфологическими и поведенческими, владеют черви, чтобы успешно справляться с этой ролью. Дарвин (1912, с. 412) приводит, например, такие цифры, говорящие о масштабах биогеоценотической деятельности дождевых червей: “Во многих частях Англии через их (червей) тело проходит и выбрасывается на поверхность в 1 акр около 10 тонн сухой земли ежегодно”. В заключении Дарвин (1912, с. 415) пишет: “Плуг – один из самых древних и самых ценных изобретений человека; но задолго до его появления земля подвергалась правильной обработке червями, и обработка эта продолжается и поныне”.

В этой книге приводится множество наблюдений над поведенческой экологией дождевых червей. Поведенческая экология как самостоятельный раздел общей экологии в последние годы в нашей стране и за рубежом приобрела исключительную популярность. В России, например, регулярно проводятся конференции по поведенческой экологии, в которых принимают участие сотни специалистов. Многочисленные полевые наблюдения Дарвина и специально поставленные им эксперименты над тем, как дождевые черви роют и закрывают свои норки, являются классическим примером исследований поведенческой экологии. Вот лишь одна из множества задач, решённых Дарвином (1912, с. 302) в этом исследовании: “Если черви не могут найти листьев, черешков, веточек и т.д., которыми они могли бы заткнуть выходные отверстия своих норок, то они часто защищают их при помощи небольших кучек камней...”

Вклад Дарвина в сравнительную и эволюционную экологию трудно переоценить. Можно детально обсуждать практически каждую из его книг и с лёгкостью обнаруживать, что по сути все они яв-

ляются глубокими экологическими исследованиями, не потерявшими актуальности и сегодня.

На сайте Университета Кембриджа “Darwin correspondence project” (директор проекта профессор Jim Secord) недавно появился блог “Was Darwin an ecologist?” (Был ли Дарвин экологом?) Авторы сайта справедливо замечают, что “Происхождение видов” Дарвина, прежде всего, вдохновило Геккеля на создание области знаний, которую он назвал “Экология”.

3. Александр фон Гумбольдт – основоположник глобальной экологии



Александр фон
Гумбольдт, 1769–1859

Барон Фридрих Вильгельм Генрих Александр фон Гумбольдт (Friedrich Wilhelm Heinrich Alexander Freiherr von Humboldt) родился 14 сентября 1769 г. в Берлине, скончался 6 мая 1859 также в Берлине.

В иерархии экологических систем традиционно выделяют три основных взаимосвязанных уровня: 1) локальные экосистемы – биоценозы и биогеоценозы; 2) зональные экосистемы – природные зоны, или климатозависимые экологические системы; 3) глобальная экосистема – биосфера. Гумбольдт был первым, кто в масштабах планеты исследовал особенности распространения

организмов, растений прежде всего, и связал характер их распространения с влиянием факторов среды, в основном температуры. Многочисленные исследования Гумбольдта в этой области знаний дают основание считать его основоположником *глобальной экологии*. Работы Гумбольдта стимулировали активное развитие исследований природной зональности и высотной поясности, исследований на самом высоком в иерархии экосистем, глобальном уровне. Глобальная экология является пограничным направлением между экологией и географией (биогеографией), и не случайно всё чаще эти два направления познания окружающего мира объединяют, находя в них общие, трудноразделимые проблемы (Воронов и др., 1999).

Гумбольдт скончался в 1859 г., в год выхода “Происхождения видов” Чарльза Дарвина и за семь лет до того, как Эрнст Геккель дал определение новой для своего времени науки – экологии. Путь в науке, да и жизненный путь Гумбольдта сильно отличался от пути, пройденного Дарвином. После пятилетнего кругосветного плавания

на барке “Бигль” в молодом возрасте Дарвин не покидал своё имение в Дауне (графство Кент, Англия). Гумбольдт, напротив, исследовал природу многих стран Европы, совершил длительную экспедицию в Южную Америку, путешествовал по России, побывав во многих её губерниях (Гумбольдт, 1969; Вульф, 1936). Он многократно поднимался на вершины гор и вулканов, проходил огромные пространства лесов вблизи экватора, равнинные степи и саванны. Если Дарвин, говоря языком современной науки, проводил свои наблюдения и эксперименты на локальном уровне, уделяя основное внимание взаимоотношению организмов, отсюда “борьба за существование”, то Гумбольдта мы можем назвать полевым экологом. Его интересовали природные процессы и явления в масштабах планеты: “Моё главное побуждение всегда обозначалось стремлением обнять явления внешнего мира в их общей связи, природу как целое, движимое и оживляемое внутренними силами” (Гумбольдт, 1848, с. XII).

Условия, в которых приходилось работать Гумбольдту, и высокое состояние духа, с которым он во имя науки преодолевал многочисленные, казалось бы непреодолимые трудности, очень точно передают письма из Южной Америки в Европу (Гумбольдт, 1969, с. 211, 382): “Из-за этого кораблекрушения мы потеряли часть дубликатов нашего гербария, и что было более чувствительной утратой для науки, всех насекомых, собранных Бонпланом в самых тяжёлых условиях во время нашего путешествия по Ориноко и Риу-Негру... Мы уже не сожалели более о том, что прошли по таким местам, где зачастую не побывал до нас ни один натуралист. Мы поняли, что человеку не на что рассчитывать, кроме своей энергии”.

“Без сомнения, природа в каждом уголке земли есть отблеск целого”. Эти слова Гумбольдта (1862а, с. 79), сказанные им уже в зрелые годы во второй части его знаменитого “Космоса”, являются научным кредо великого естествоиспытателя. Представление о том, что “природа в каждом уголке земли есть отблеск целого”, проходит через всё творчество Гумбольдта.

Основными объектами изучения Гумбольдта были растения. Близкое знакомство с экологией и распространением растений он начал совместно с ботаником А. Бонпланом (Bonpland), путешествуя по Южной Америке. Гумбольдта справедливо считают основоположником *экологической* географии растений (Вульф, 1936) и биогеографии. Но биогеография, как известно, в большей своей части – не что иное, как *глобальная экология*.

Конечно, на распространение растений и животных влияют не только климатические, но и исторические причины. Гумбольдт, прекрасно понимая сложный характер распространения жизни на нашей планете, неоднократно обращал на это внимание (Гумбольдт, 1936, с. 180): "Распространение организованных существ по земному шару зависит не только от очень сложных климатических условий, но также от геологических причин, которые нам совершенно неизвестны, потому что они относятся к разным моментам существования нашей планеты." Современной науке многие из этих геологических причин стали известны, что подтверждает проницательность Гумбольдта.

И всё-таки главным экологическим фактором, первопричиной распространения организмов на планете Земля, является климат. Большинство из основополагающих трудов Гумбольдта прямо или косвенно посвящено глобальной климатологии. Знание глобального климата Гумбольдт использовал для объяснения закономерностей распространения организмов по поверхности нашей планеты на всех её континентах. Говоря языком современной науки, Гумбольдт рассматривал климат как основной экологический фактор, региональная специфика которого, в свою очередь, зависит от разнообразных причин, не только общепланетарного, но и космического масштаба. Гумбольдт был первым, кто с наибольшей полнотой и убедительностью показал зависимость разнообразия органической жизни от климата и, что не менее существенно, зависимость климата в различных районах Земли от множества факторов, таких, как рельеф, соотношения материков и океанов и т.п. Значительное число этих сложнейших взаимосвязей, впервые раскрытых Гумбольдтом, наиболее последовательно изложено им в многотомном "Космосе", в книге, которая была задумана автором задолго до выхода в свет её первой части в 1845 году (русск. пер., Гумбольдт, 1848).

Основные идеи, связанные с глобальной экологией, высказаны Гумбольдтом в таких его работах, как: "Мысли о физиогномике растений" (*Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse*, 1806); "Идеи о географии растений..." (*Ideen zu einer Geographie der Pflanzen nebst einem Naturgemälde der Tropenländer, auf Beobachtungen und Messungen gegründet welche nom 10 ten Grade nördlicher bis zum 10 ten Grade südlicher Breite, in den Jahren 1799, 1800–1803 angestellt worden sind, von Al. von Humboldt und A. Bonpland*", 1807); "Пролегомены к географическому распределению растений (согласно температуре воз-

духа и высоте гор)” (De distributione geographica plantarum: secundum coeli temperiem et altitudinem montium, prolegomena, 1817); “О закономерностях, наблюдаемых в распространении растений)” (Sur les lois que l’on observe dans la distribution des formes végétales, 1820) и, конечно, в многотомном сочинении, ставшем вершиной его творчества, “Космос. Опыт физического мироописания” (Kosmos – Entwurf einer physischen Welbeschreibung, 1845, 1847, 1850, 1851, 1858, 1862).

Сочинения Гумбольдта неоднократно издавались на русском языке и на многих других европейских языках. Обсуждая вклад Гумбольдта в экологию, мы ссылаемся в том числе на превосходное издание, вышедшее в 1936 г. (Гумбольдт, 1936) под общей редакцией Н.И. Вавилова, где в русском переводе, озаглавленном “География растений”, собраны основные труды Гумбольдта, формально посвящённые географии растений, но по сути это очерки глобальной экологии. Издание включает также подробное библиографическое описание работ Гумбольдта, посвящённых географии растений (Хармац, 1936), и описание основных этапов его жизни и творчества (Вульф, 1936).

В список литературы я включил только те издания, на которые ссылаюсь. Ниже мы сможем почувствовать, что возвышенный тон ощущений, уважительное отношение к коллегам и вера в высокое предназначение человека придают трудам Гумбольдта особую привлекательность.

Многое из того, что стало фундаментом современной экологии, было заложено в этот фундамент Александром фон Гумбольдтом. Так, более чем за 100 лет до того как вышла знаменитая книга Ф. Клементса “Plant succession: Analysis of the development of vegetation”, 1916 (Растительные сукцессии: анализ развития растительности, цит.: Clements, 1963), Гумбольдт описал стадии и условия формирования первичной сукцессии на субстрате, лишённом почвенного покрова. Описание стадий первичной сукцессии в современных учебниках экологии принципиально не отличается от сказанного Гумбольдтом (1862б) в “Картинах природы”, но ни в одном из этих учебников я не обнаружил ссылок на Гумбольдта.

Не прибегая к термину сукцессия, который в то время ещё не вошёл в науку, Гумбольдт (1862б, с. 5–6), тем не менее, очень точно описывает суть самого процесса смены растительных сообществ на первичном субстрате: “...По соприкосновении с воздухом голые камни покрываются тотчас в северных странах тканью бархатных ни-

тей... Некоторые из этих пятен окружены одною, иногда двумя выпуклыми полосками; другие же перерезаны рубцами и разделены на участки; их цвет, сначала светлый, темнеет с годами; ...пределы стареющих слоев переходят друг в друга; и на этом темном поле появляются новые круглые пятна ослепительной белизны. Таким образом, органические ткани накладываются пластами одна на другую. Где теперь высокие лесные деревья возносят к небу свои верхушки, там некогда нежные лишайники покрывали скалу, лишенную земли. Во время этого долгого, и до сих пор еще неопределенного промежуточного периода времени, расселины покрываются мхом, злаками, травянистыми растениями и кустарниками”.

Гумбольдт на уровне интуиции предвосхитил деление организмов на авто- и гетеротрофы и соответственно определил место тех и других (продуцентов и консументов) в цепях питания: “Источники, из которых поступает в воздушный круг углекислота, вообще весьма разнообразны. Назовём из этих источников сначала дыхание животных, получающих выдыхаемую ими угольную материю из своей растительной пищи, тогда как растения в свою очередь получают опять эту кислоту из воздуха” (Гумбольдт, 1848, с. 219). Понятия авто- и гетеротрофы были введены в науку немецким физиологом растений В. Пфедфером только в конце 19-го столетия (Pfeffer, 1897, с. 349; англ. переизд., Pfeffer, 1900), а в 1913 г. В. Шелфорд (Shelford, 1913a) на примере гидробионтов впервые отобразил цепи и сети питания. Позднее концепцию перехода вещества с одного трофического уровня на другой развил Элтон в начале прошлого века (Elton, 1927).

В “Идеях о физиогномике растений” Гумбольдт (цит.: Гумбольдт, 1936, с. 79) прямо указывает на приоритет растительного мира перед миром животных: “Мы здесь остановимся на растениях, так как *их жизнь обуславливает существование животных* (курсив мой – А.Н.). Растения работают непрестанно над превращением грубых веществ земли в органические соединения, которые, обработанные жизненной силой, после тысячи видоизменений облагораживаются в сократимое нервное волокно. Тот же взгляд, который мы остановим на распространении растительного покрова, раскроет питаемую и поддерживаемую им полноту животной жизни”. В этом небольшом замечании Гумбольдт совершенно отчётливо говорит о первичности растений в процессе превращения вещества и о следовании животных в своём распространении за растительным покровом.

Более того, интуитивно понимая, что кроме тепловой энергии, излучаемой Солнцем, энергия солнечного света также влияет на распространение растений, Гумбольдт (1936, с. 159) писал: “Растения требуют не только стимула от тепла, но и света, который более интенсивен на местах высоких, чем на равнинах, и двояким образом действует на растения: и своей собственной силой и теплом, возбужденным на их поверхности”.

Уместно обратить внимание и на то, что представления Гумбольдта в принципе совпадают с представлениями о биогеохимических циклах, развитых в трудах В.И. Вернадского (1967). Гумбольдт (1848, с. 241) писал: “...В неорганической земной коре находятся те же основные материи, которые составляют и состав животных и растений... в животных и растениях, как и в земной коре, господствуют те же силы”.

Основное место в многочисленных и разнообразных трудах Гумбольдта, посвящённых органической жизни, занимали рассуждения о природной зональности и вертикальной поясности. В этих рассуждениях Гумбольдт активно использует введённое им в 1817 г. (цит.: Гумбольдт, 1936, с. 123) понятие “изотермы” (линии равных температур), что оказалось весьма продуктивным: “Линии равной среднегодовой температуры или, пользуясь новым словом *изотермы*, идут не по параллелям, но как магнитные круги то тут, то там пересекают географические линии под разными углами”... “Ошибается тот, кто станет доказывать, что *под одной и той же параллелью* (выделил Гумбольдт) средняя годовая температура обоих полушарий соответствует одному и тому же градусу тепла и что такой же климат, какой находится в Новом Свете под определенной северной широтой, должен соответственно находиться и в Европе под теми же градусами”.

Эти работы Гумбольдта показывают, насколько важен в науке понятийный аппарат, адекватный решению тех или иных конкретных задач.

Гумбольдт (1862б, с. 209) был одним из первых, кто обратил внимание на убывание видового разнообразия растений от низких широт к высоким: “В умеренном поясе, преимущественно в Европе и Северной Азии, можно называть леса по родам деревьев, которые... растут вместе и образуют каждый из себя отдельные леса. На севере в дубовых, сосновых и березовых лесах, а на востоке в липовых господствует обыкновенно *один только вид* (курсив мой – А.Н.) из семейства Серещчатых, Хвойных или Липовых... Тропические леса не

представляют такого однообразия в сочетании лесных пород. Бесконечное разнообразие лесных растений, усеянных цветками, не допускают вопроса, из чего состоят первоначальные леса. *Бесчисленное множество семейств* (курсив мой – А.Н.) растут здесь вместе; даже на весьма малом пространстве редко встречаются два одинаковых дерева”.

Гумбольдт также одним из первых обосновал зависимость конкретных проявлений высотной поясности не только от абсолютной высоты местности, но и от географической широты, на которой расположены горы, что, например, убедительно показывает выразительная “Схема географии растений” (Гумбольдт, 1848, с. 240, табл. 19), ставшая классическим образцом самого понятия “высотная поясность”: “Географическое распределение растений в вертикальном направлении соответствует их горизонтальному распространению от экватора к полюсам”.

В этом месте удобно обратить внимание на то, что Гумбольдт, блестяще зная литературу на нескольких языках, всегда отдавал должное своим коллегам, при этом, не просто упоминая их причастность к тем или иным открытиям, а ярко подчёркивая заслуги каждого из них (Гумбольдт, 1848, с. 247–248): “Наблюдатели, проходившие быстро большие полосы земли, поднимавшиеся на горные вершины, на которых климаты лежат слоями один над другим, первые должны были получить понятие о закономерном распределении растительных форм. Они собирали грубые материалы для науки, которой имя еще не было произносимо. Те же самые растительные пояса (страны), которые в 16-м веке кардинал Бембо, еще будучи юношей, различал на склоне Этны, Турнефор нашел опять на Арарате. Этот последний естествоиспытатель остроумно сравнил потом альпийскую флору с флорой равнины под различными широтами; он первый заметил, что возвышение почвы над поверхностью моря действует на распределение растений в той же степени, в какой действует на них и расстояние от полюса на плоской земле. Менцель в неизданной флоре Японии случайно употребил название *география растений* (выделено Гумбольдтом). Это же название встречается опять в фантастических, но привлекательных “Изучениях природы” (Etudes de la nature) Бернардена-де-Сан-Пиерра... Географическое распределение животных форм, о котором Бюффон первый изложил общие и большей частью весьма верные понятия, в новейшее время могло быть полнее изучаемо благодаря успехам географии растений”.

Гумбольдту принадлежит заслуга в установлении связи между сложно устроенной земной поверхностью, рельефом Земли, соотношением материков и океанов и неоднородным распределением жизни по поверхности планеты: “Если бы земная поверхность состояла из одной и той же однородной текучей массы или каменных слоёв, имеющих одинаковый цвет, одинаковую плотность, одинаковую гладкость, одинаковую способность поглощать солнечные лучи, тот же способ распространения в атмосферу лучистой теплоты; то тогда изотермические и изохимические (линии равных зимних температур) линии все вместе шли бы параллельно экватору. В этом гипотетическом состоянии земной поверхности под разными широтами способность поглощать и распространять свет и теплоту была бы всюду одинакова” (Гумбольдт, 1848, с. 223).

Гумбольдт многократно подчёркивал глобальные масштабы влияния человека на окружающую природную среду, что в полной мере осознано только в последние десятилетия. Так, в настоящее время международное сообщество обеспокоено тем, что одним из неизбежных и катастрофических воздействий человека на окружающую природную среду является расширение на огромных площадях агроценозов. Происходит уничтожение богатых видами экосистем, замещение естественного видового разнообразия видовым “однообразием”, что вызвано сужением спектра потребляемых человеком продуктов сельского хозяйства. Вот как этот процесс описывает Гумбольдт (1848, с. 246) в первой части “Космоса”: “Земледельческие народы искусственно умножают господство, обществами прозябающих растений, а с этими вместе на многих пунктах умеренного и северного пояса они умножают и *однообразный* (курсив мой – А.Н.) вид природы: своей работой истребляя дикие растения, они неумышленно переселяют другие растения, следующие за человеком в его далёких странствиях. Роскошный пояс тропического мира сильнее сопротивляется таким насильственным превращениям окружающего мира”.

Гумбольдта всегда живо интересовала не только природа, но и человек как неотъемлемая часть окружающего мира. Вот одно из многочисленных замечаний Гумбольдта в “Мыслях о физиогномике растений” (цит.: Гумбольдт, 1936, с. 83): “Отличительный характер, присущий поэтическим произведениям греков и угрюмым песням примитивных северных народов, в большинстве случаев связан с обликом растений и животных, горными долинами, которые окружали поэта, и воздухом, который его обвевал”.

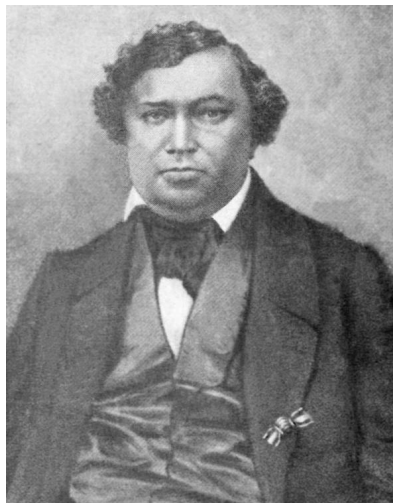
Популярность Гумбольдта среди его современников была огромна. В заключение я привожу отрывок из романа А.И. Герцена “Былое и думы”, где он в ироническом тоне описывает посещение Гумбольдтом заседания Московского общества испытателей природы, устроенного в его честь. Ирония Герцена направлена против чиновничьих нравов Москвы того времени (кстати, мало изменившихся), но одновременно показывает значительность Гумбольдта как личности, ибо кому попало чиновники такой приём не устроят (Герцен, 1956, с. 124): “Приём Гумбольдта в Москве и в университете было дело нешуточное. Генерал-губернатор, разные вое- и градоначальники, сенат – всё явилось: лента через плечо, в полном мундире, профессора воинственно при шпагах и с трехугольными шляпами. Гумбольдт, ничего не подозревая, приехал в синем фраке с золотыми пуговицами и, разумеется, был сконфужен. От сеней до залы общества естествоиспытателей – везде были приготовлены засады: тут ректор, там декан, тут начинающий профессор, там ветеран, оканчивающий свое поприще и потому говорящий очень медленно, – каждый приветствовал его по-латыни, по-немецки, по-французски, и всё это в этих страшных каменных трубах, в которых нельзя остановиться ни на минуту, чтоб не простудиться на месяц”.

В 1799 году тридцатилетний Гумбольдт, отправляясь на корвете “Пизарро” из Испании в Южную Америку писал своим друзьям (цит.: Вульф, 1936): “Какое открылось мне счастье. У меня кружится голова от радости... Какой клад наблюдений смогу я собрать для своего труда о построении земного шара”.

4. Карл Францевич Рулье – основоположник экологии в России

Георгий Петрович Дементьев [1898–1969], один из создателей российской орнитологической школы, в очерке, посвящённом Н.А. Северцову, ученику Рулье, справедливо отметил, что “если термин «экология» был введён в своё время Э. Геккелем, то содержание и основные принципы этой науки были *впервые* (курсив мой – А.Н.) и притом задолго до Геккеля, сформулированы и развиты К.Ф. Рулье и Н.А. Северцовым” (Дементьев, 1963, с. 126).

Рулье интересовала связь между образом жизни каждого конкретного вида и теми факторами среды, “наружными условиями”, “наружным миром” или “деятелями”, как он их называл, которые прямо или косвенно влияют на животных и к которым животные приспособлены всей своей организацией. Над влиянием “наружных условий” Рулье впервые начал задумываться “по долгу службы”. В 1840 г., в возрасте 26 лет, он был приглашён в Московский университет, где возглавил кафедру зоологии (Микулинский, 1963). И уже в 1841 г. вышла его работа “Сомнения в зоологии как науке” (цит.: Рулье, 1954а), где он настаивал на том, что зоология из чисто описательной науки должна стать наукой, которая исследует организмы во всех их разнообразных и сложных взаимодействиях. Рулье (1954а, с. 25–26) пишет: “...Чтоб утвердить существование вида на достаточном основании, я должен обозреть всю массу отдельных явлений, знаменующих животное, полную историю его. Животное существует: А) в пространстве и В) во времени... только тогда, когда мы изучили животное со всех возможных сторон, имеем мы право говорить с уверенностью



Карл Францевич
Рулье, 1814–1858

об отношении полной его сферы к ближайшим или смежным сферам других животных... Нет, мы поступаем обыкновенно гораздо легче: определяем вид по одной шкурке, по одному экземпляру, даже не всегда живому, а набитому, не зная ничего о его органических изменениях и условиях, его переходных формах, его жизни и проч. И прибавляем только под конец описания: «чучело видел я в таком то кабинете»».

16 июля 1845 г. молодой профессор Рулье выступил в торжественном собрании Московского университета с большой речью “О животных Московской губернии”. Он обратил внимание высокого собрания на влияние «окружающих условий» на животных и призвал будущих учёных к тщательному изучению процессов, протекающих в естественной среде. В опубликованном докладе Рулье (1845, с. 2, 93) писал: “...Животные находятся под постоянным влиянием действия наружного мира, что как нельзя лучше доказывается: *различным географическим размещением их*, приличным устройству каждого животного относительно окружающих условий; *перерождением*, по мере перемещения их из одних условий в другие... Сама смерть не прекращает сих обоюдных отношений, напротив она, и особенно распадение и гниение животных и растений являют только собою блестящее доказательство победившего действия наружного мира... Но наружные условия каждой местности изменяются в различные времена. А потому и совокупность животных, свойственных какой либо местности, или, выражаясь термином, принятым наукою, *Фауна* местности, должна изменяться.

Некогда достаточно было исследовать трупы животных, чтобы снискать название Зоолога; ныне наука требует от него исследования полной жизни животного. Из тесного кабинетного круга учёный должен перейти невольно в живую и разнообразную природу, должен проследить всю жизнь животного от первого его зачатия до последнего момента” (курсив Рулье).

В курсе лекций “Общая зоология” для студентов Московского университета, изданных в 1850 г., Рулье пишет (цит.: Рулье, 1954б, с. 80): “Представить себе животное, как и всё действительно существующее, взятым отдельно от внешнего мира – есть величайший, даже невозможный парадокс. Вот почему в основании деления орудий (органов животных – *А.Н.*) и отправлений животного мы положили факт общения его с внешним миром ... по той же причине, та же идея ляжет в основании обзора всех явлений полных животных, их

образа жизни и нравов, т.е. *зообиологии* и зоопсихологии” (курсив мой – А.Н.). В качестве примера Рулье приводит экологию птиц. В глубоком по содержанию очерке (Рулье, 1954б, с. 101–110) он детально показывает соответствие строения, физиологии и образа жизни птиц свойствам воздушной стихии, где они проводят в полёте значительную часть своей жизни.

Науку, которую спустя 15 лет Эрнст Геккель назовёт экологией, Рулье называл зообиологией. Зообиология, согласно Рулье (1955, с. 437), “...Имеет ближайшим предметом рассмотреть явления образа жизни...” Курс лекций по зообиологии, который Рулье читал в 1850-е годы, был впервые опубликован в 1955 г. с рукописей, хранящихся в архивах (Райков, 1955). “Зообиология” состоит из четырех “книг”, три из которых я бы назвал, говоря современным языком, “Общей экологией с основами биогеографии”. В этом капитальном труде, изложенном более чем на 100 страницах, Рулье обсуждает многое из того, что сегодня стало достоянием экологии и биогеографии. Даже архаичный язык того времени и отсутствие понятийного аппарата, свойственного современной экологии, не мешают увидеть в лекциях Рулье идеи, которые спустя полвека сформировали экологию как науку.

В “Зообиологии” Рулье (1955, с. 498–515) стремился создать новую классификацию, основанную на отношении животных к факторам среды, то, что сегодня мы бы назвали “жизненными формами”. Для этого он выделил “типы животных” – “типы водяных животных, типы животных воздушных, типы животных земляных”, подчёркивая, что и внутри типов должны быть различия в соответствии с различиями в свойствах той или иной конкретной среды. Например, “Тип водяных животных... должен необходимо изменяться на основании закона общения соответственно тем различиям, какие предоставляет водяная атмосфера...: а) вода бывает или морская, или пресная; б) текучая или стоячая; в) подверженная действию солнца или удалённая от него – внутри земли, внутри других животных”. Ключевым является замечание Рулье, что “*Параллельно этому различию среды изменяется и организация животных*” (курсив мой – А.Н.). Речь идёт об экологических параллелизмах. В современной экологии анализ параллелизмов стал важнейшим инструментом, помогающим исследовать связь между организмом и средой его обитания.

Рулье (1955, с. 498–499) пришёл к выводу о неслучайном распространении животных, к тому, что это неслучайное распространение

является причиной (или источником) структурированности жизни на нашей планете: “...животные живут привольно только посреди определённых окружающих условий, к которым они постоянно применены своей организацией... Отсюда принимают для вида размещение: физическое, или местопребывание (*statio*), и географическое, или местообитание (*habitatio*)”. *Statio, habitatio* – это синонимы таких понятий современной экологии, как биотоп, биоценоз, биогеоценоз.

Обсуждая особенности распространения животных в связи с распределением факторов среды на нашей планете, Рулье тонко препарирует свойства того или иного фактора. Рассуждая, например, об особенностях водной среды, он выделяет главнейшие физические свойства воды, влияние которых характеризует как многолетнее, так и сезонное распределение жизни на Земле, – низкую теплопроводность и, соответственно, высокую теплоёмкость (Рулье, 1955, с. 505, 521): “Вода в сравнении с воздухом нагревается труднее, но и остывает медленнее... Очевидно, что водяные животные подвержены менее резким и частым изменениям в температуре, нежели воздушные... Вода уравнивает крайности температуры суши... на этом основывается различие морского и континентального климатов. Вот одна из причин, почему внутренняя Россия в сравнении с Западом имеет характер более северной страны”.

В своих лекциях Рулье (1955, с. 583) в том числе развивает начала популяционной экологии: “Не очевидно ли, что в природе существует другая сводная единица, нежели в науке, которая знает *только вид*, эта сводная единица есть *соединение особей* данного околотка или урочища – община, которая более особи, но менее научной единицы – вида. Вот один из случаев, где наука необходимо отделяется от действительности” (курсив Рулье). Речь идёт о группировках животных, которые сегодня мы называем популяциями. Стоит отметить, что и в новейшей экологии это понятие остаётся предметом дискуссий, временами очень острых. “Община” животных – популяция, говоря современным языком, вызвала у Рулье живейший интерес. Об этом можно судить по акценту – выделение текста шрифтом, и эмоциональному построению фразы – “не очевидно ли”. За этими эмоциями чувствуется, что Рулье продолжает спор с невидимыми оппонентами, для большинства из которых зоология начиналась с линневской системы и на ней же заканчивалась.

Мы находим у Рулье удивительные по глубине и предвидению мысли о том, что животным свойственно стремление занимать опре-

делённые биотопы, даже если мы обнаруживаем популяции одного вида в различных географических координатах, и относительность этого явления: “...Нет никакого существенного различия в основании деления размещения животных на физическое и географическое. В обоих случаях деятели – животные и спецические условия, с тою только разницею, что в первом случае мы берём их непосредственно как среду, а во втором – как географические термины (широту и долготу), которые часто, но не всегда, изменяют свойства среды, так что её можно рассматривать и по различию широт и долгот. Сии два отношения друг друга не исключают, но и не совершенно восполняют” (Рулье, 1955, с. 516).

Основные идеи зообиологии (= экологии), как нового для его времени направления в науке, с наибольшей определённою Рулье изложил в двух своих публичных лекциях. Уже названия этих лекций содержат ключевые понятия экологии, полностью совпадающие с теми, которые предложил Геккель 20 лет спустя: “О влиянии наружных условий на жизнь животных” и “Жизнь животных по отношению ко внешним условиям”. Первая из этих лекций была опубликована в 1845 г. (цит.: Рулье, 1954в), вторая – в 1852 г.

Рулье (1954в, с. 30) писал: “Под наружными условиями мы разумеем всё то, что действует на животных снаружи, т.е. воздух, теплоту, воду, почву, растущие на земле растения, живущих на ней животных и самого человека, когда они действуют на какое-либо животное”. В этом коротком перечне “наружных условий” вполне определённо обозначены три группы экологических факторов. Сегодня мы назвали бы их абиотическими (воздух, теплота, вода), биотическими (растения и животные) и антропогенными (человек) факторами.

Рулье имел ясное представление о происхождении кислорода в атмосфере Земли, о первичности растений в цепях питания, о самих цепях питания и о переходе вещества с одного трофического уровня на другой (Рулье, 1852, с. 17, 28–29): “Кислорода же было, конечно, несравненно менее против нынешнего, он преимущественно был потрачен на общее горение (окисление – *A.H.*), почему животные и не могли бы жить в такой атмосфере... Хотя в пластах земли не сохранилось указаний на то, растения ли, или животные прежде появились на земле, однако ж мы едва ли затруднимся в ответе. Мы знаем, конечно, животных, которые питаются животными, но окончательно и животное, служащее пищею другому, получило свою от растений, и потому они должны предшествовать животным. Растения, как обра-

зования менее сложные, берут пищу из неорганических веществ и, превращая их в свой состав, вносят их в массу органических веществ, поглощаемых потом уже животными, которые, разлагая, возвращают их в первоначальные формы. Таким образом, совершается круговое перенесение и изменение вещества, круг, который вечно обновляет вещество, давая от себя новое и принимая в себя старое... Растения должны были явиться прежде животных уже и потому, что первоначальная атмосфера, исполненная углекислоты, не могла поддерживать дыхания животных, которые задыхаются от неё, и напротив была отлично годной для дыхания растений, которые поглощают углекислоту и выбрасывают кислород, нужный для жизни животных. Первоначально растения очистили атмосферу от углекислоты... Со временем явились животные и вступили как питанием, так и дыханием в обратное отношение к растениям: животные начали поглощать то, что выброшено растениями – кислород, и взамен выбрасывать то, что нужно для растений – углекислоту. Этот круг поддерживает и ныне бытие растений и животных”.

В “Жизни животных по отношению ко внешним условиям” Рулье (1852, с. 118) точно по Геккелю, но за 15 лет до Геккеля, пишет о взаимоотношениях организмов друг с другом и с окружающей средой, настаивая на необходимости полевых исследований, которые сегодня мы бы назвали “биоценологическими” или “экосистемными”:
“...Приляг к лужице, изучи подробно существа – растения и животных, её населяющих, в постепенном развитии и *взаимно непрестанно перекрещивающихся отношениях организации и образа жизни* (курсив мой – А.Н.), и ты для науки сделаешь несравненно более, нежели многие путешественники ... Полагаем задачей, достойной первого из первых учёных обществ, назначить следующую тему для учёного труда первейших учёных: *«Исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных, и исследовать их в постепенном взаимном развитии организации и образа жизни среди определённых условий»*” (курсив Рулье!). Осознание Рулье исключительной актуальности этого направления в науке подтверждается тем, что он счёл необходимым выделить текст курсивом. Тема, предложенная Рулье, производит впечатление глубиной её содержания. Переводя на язык современной экологии, в ней заложено предложение исследовать структуру экосистемы, экологическую сукцессию и влияние экологических факторов на компоненты сообщества.

Интересно замечание Рулье (1852, с. 4), которым он начинает “Жизнь животных по отношению ко внешним условиям”: “Ежели возьмём на себя труд остановиться на явлениях внешнего мира и вникнем в них несколько глубже, то заметим, что разнообразие их более кажущееся, нежели истинное, более внешнее, нежели внутреннее: в сущности они подлежат немногим законам, вечно повторяющимся и разнообразящимся в проявлении своём только от влияния частных условий”. Действительно, всё дальнейшее развитие экологии, за 150 лет после Рулье, показало, что гигантское разнообразие жизни подчиняется немногим закономерностям, а накопленных знаний вполне достаточно, чтобы удовлетворительно объяснить его.

В заключение Рулье (1852, с. 119) снова напоминает, что “жизнь растений и животных представляет бесконечную цепь разнообразных явлений, связанных между собою в одно стройное, органическое целое, – целое, которое как само в себе, так и в соотношениях своих со всеми внешними деятелями на нашей планете, поражая мыслящего человека и бесконечным числом, бесконечным разнообразием, и внутренним, органическим строем частных явлений, заставляет нас благоговеть перед Бесконечною Мудростию и Благостию Творца”.

Я уверен, если бы Рулье предложил соответствующий термин, аналогичный “экологии” Геккеля, его вклад в становление экологии как науки получил бы более широкое признание.

Рулье высоко ценил творческое наследие и человеческие достоинства Гумбольдта. Так, в 1856 г. 3-й том “Вестника естественных наук”, который редактировал Рулье, открывался превосходным фотографическим портретом 85-летнего Гумбольдта и редакционной статьёй “К портрету Гумбольдта”, написанной Рулье. В этой статье Рулье (1856а, с. 4), в частности, писал о Гумбольдте: “Точный, ясный язык, неимоверное обилие фактов, строгая оценка частных и взаимных их отношений в одном стройном целом – словом, обилие вовсе неожиданных данных, глубокое мирозерцание при спокойном, часто до поэтического чувства восходящем, *картинном* изложении общего строя природы – поразили всех в новом труде опытного экспериментатора, смелого неутомимого путешественника, глубокого, всестороннего кабинетного учёного, истинного поэта-живописца и литератора – Александра фон Гумбольдта” (курсив Рулье).

Будучи хорошо знаком с трудами Гумбольдта, Рулье находился под определённым влиянием его глобалистических идей. Например, книга 3-я “Зообиологии”, “Географическое размещение животных”,

написана явно под влиянием Гумбольдта, хотя Рулье прямо и не говорит об этом (Рулье, с. 517, 528): “...Ежели б наша планета тянулась от полюсов до экватора непрерывною однообразною поверхностью; причём, следовательно, размещение теплоты, света и тяготения определялись бы только географическими терминами – широтою и долготою, чего, как мы знаем, нет на деле.

Линии размещения холода и тепла не суть единственные линии, которые определяют физическое и географическое размещение животных – должно искать других, более близких к линиям изотермическим, и если географическое размещение животных совпадает вследствие распределения теплоты с каким-нибудь фактом физическим, то всего более с изотермами, которыми, тем не менее, не совершенно верно выражаются”.

Подобно Гумбольдту, обратившему внимание на высотное распределение растений, Рулье (1955, с. 525) обращает внимание на особенности высотного распределения животных: “Вообще подножие гор даёт приют животным низших широт, страны более возвышенные дают приют животным более полярным...”

Рулье родился в Нижнем Новгороде. Он происходит из скромной семьи. Его отец был сапожником, мать – повивальной бабкой. Необычная для России фамилия досталась Рулье от его отца, французского эмигранта Франсуа Рулье (Rouillier). Скончался Рулье внезапно в возрасте 44 лет от кровоизлияния в мозг, выйдя из клуба в Москве на Тверской улице (Райков, 1955).

В последние годы жизни его здоровье резко ухудшилось. Он страдал гипертонической болезнью, вызванной, как считают, сильными переживаниями из-за преследований со стороны министерства просвещения, секретного комитета и Святейшего синода, куда обратился лично митрополит московский Филарет с предостережением, чтобы “премудрые люди... не поучали даже мещан и крестьян находить в книге Бытия мифологию”, как это делает Рулье. Московскому учебному округу было дано предписание “...Непосредственно и независимо от ректора и декана обращать особое внимание на преподавание этого профессора, посещая неожиданно и выслушивая внимательно его лекции” (Микулинский, 1963, с. 103–104).

Высокие инстанции были недовольны лекциями Рулье из-за того, что он развивал в них идеи эволюции органического мира. Но Рулье был верующим человеком и никогда не выступал против церкви. Достаточно почитать его лекции и статьи, где он регулярно ссылает-

ся на Священное писание. Например, в лекциях по зообиологии, рассуждая о последовательности появления на земле животных водных и наземных, он пишет (Рулье, 1955, с. 509): “История нашей планеты показывает, что сперва явились водные животные, и только последовательным развитием – воздушные. Окончательно и *Откровение* подтверждает тот же порядок в появлении животных”. Или (Рулье, 1852, с. 29): “Книга *Бытия* говорит положительно, что растения предшествовали животным” (курсив мой – А.Н.). Конечно, в Откровении ничего не сказано “о последовательном развитии”, но Рулье не мог поступиться истиной, доводя логику рассуждений до абсурда.

Как это часто бывало (и бывает) в России, Рулье оказался жертвой чиновничьего произвола, в весьма характерной ситуации: Министерство просвещения, Императорский Московский университет – работодатели, Рулье – “исполнитель”, церковь – надзорный орган. Исполнитель обязан исполнять устав Университета. Всё как обычно. Ну а служители культа всюду и во все времена, отвлекая себя от служения, проявляли беспокойство по разным поводам, не имеющим отношения к вере. Церковь игнорирует очевидный факт – мы живём в *тварном* мире, т.е. в мире, созданном Творцом. Рулье исследовал, что происходит в этом тварном мире уже *после* Творения, не подвергая сомнению сам акт Творения и не покушаясь на веру: “...В изъяснении сотворения мира и вообще первоначальных судеб нашей планеты и её обитателей, верно только то, что предлагает Божественное Откровение. Положения науки, вообще условные, становятся здесь гипотетическими. В величественном рассказе книги *Бытия*... существенно содержится ответ на все частные вопросы, которые может предложить себе человек о начале земли. Гипотеза, предложенная наукою, в отношении к учению о первоначальном образовании и населении земли, заслуживает уважения только в той степени, в какой представляется согласною с непреложным свидетельством Слова Божия” (Рулье, 1852, с. 120–121).

Понимая, что веру нельзя поверять наукой, на то она и вера, Рулье был искренним в своих высказываниях. Свидетельством его искренности служит, например, рассказ “Удод, или пустошка”, который я цитирую ниже, где ссылки на Творца не нуждаются со стороны Рулье в оглядке. Можно только удивляться неоправданно жёстким действиям церкви и посочувствовать судьбе гения.



Николай Алексеевич
Северцов, 1827–1885

Среди непосредственных учеников Рулье особого внимания заслуживают свидетельства Николая Алексеевича Северцова. Как было сказано выше, по мнению Дементьева (1963, с. 126), Рулье и Северцов задолго до Геккеля впервые сформулировали и развили содержание и основные принципы экологии. Имя Северцова по достоинству должно стоять рядом с именем Рулье как основоположника экологии в России. Идеи Рулье Северцов развил и воплотил в жизнь. Его книга “Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии”, изданная в 1855 г. (цит.: Северцов Н., 1950), когда Северцову

было 28 лет, создавалась под впечатлением идей, заложенных профессором Московского университета Рулье, о чём Северцов вдохновенно и с благодарностью сообщает во введении к этому своему труду. Большое влияние на Северцова оказали также работы Гумбольдта.

“Периодические явления...” Северцова – первое в российской научной литературе монографическое описание влияния экологических факторов на различные проявления жизнедеятельности животных, птиц – прежде всего. Северцов подробно обсуждает влияние климата, погодных условий, специфики биотопа на размещение животных, суточную и сезонную активность, перемещения, миграции, питание, размножение, линьку и т.п. Эта работа Северцова, так же как и вышедшая в 1873 г. (цит.: Северцов Н., 1953) его книга, посвящённая животным Туркестана, на многие десятилетия заложила традиции российской экологической школы, для которой характерны масштабные экспедиционные исследования экологии животных и растений на огромных просторах Российской империи и сопредельных стран.

Предисловие к “Периодическим явлениям...” Северцова в значительной степени посвящено Рулье. Слова молодого, восторженного, благодарного учёного-ученика не нуждаются в комментариях. Они убедительно характеризуют Рулье как человека, учителя и учёного (Северцов, 1950, с. 23, 26–29): “К.Ф. Рулье принадлежит первое при-

менение истинно научного метода к исследованию и объяснению занимающих нас явлений... Это основная мысль о многопричинности явлений видна во всех научных трудах, во всём преподавании К.Ф. Рулье.

В 1843 г. я поступил в Московский университет и в 1844 г. сделался слушателем профессора К.Ф. Рулье, который незадолго перед тем (с 1844 г.) ввёл новую у нас систему в преподавании общей зоологии, прежде ограничившейся, сколько нам известно, общим изложением классификации и сведениями из сравнительной анатомии, между тем как его курс общей зоологии был изложением общих законов животной организации и животной жизни (зообиология). Логичность и увлекательное изложение этих лекций... побудили меня искать сближения с ним: из простого слушателя я сделался его учеником.

В слышанном нами курсе общей зоологии профессор обращал особенное внимание на важность и современное положение исследований о связи жизненных явлений между собой и зависимости их от внешних условий, от среды и обстановки, в которой живёт животное.

...Всякий, слышавший лекции К.Ф. Рулье, узнает в нашем исследовании труд его ученика. Его влияние сильно отразилось уже и потому, что я у него выучился научной методе анализа... многие и очень многие из моих выводов напоминают лекции К.Ф. Рулье, хотя и не заимствованы из них.

...Несмотря на недостатки этого исследования, К.Ф. Рулье может сказать, что его труды не пропали для моего научного образования”.

После смерти Рулье место на заведование кафедрой зоологии Московского университета занял его ученик Анатолий Петрович Богданов [1834–1896] – антрополог, зоолог, историк науки, выдающийся организатор науки и просвещения. В 1885 г. Богданов (1885) издал аннотированную библиографию трудов Рулье, куда вошли все наиболее значимые его работы по зоологии, палеонтологии, геологии, теории эволюции, философские произведения. Ссылка на каждую работу сопровождается подробным комментарием и пространном цитированием. Значительное место в этом уникальном издании занимает описание жизненного и творческого пути Рулье. Особое значение имеет оценка личности Рулье, которую ему даёт Богданов, сам человек выдающихся способностей, неутомимой энергии, много сделавший для развития науки и просвещения в России.

К сожалению, я не могу полностью изложить яркую и содержательную характеристику Рулье, данную Богдановым. Мне придётся

ограничиться наиболее, по моему мнению, значимыми оценками личности Рулье как незаурядного человека и выдающегося мыслителя своего времени, когда современная экология делала свои самые первые шаги (Богданов, 1885, с. 173): “Рулье захочет быть самим собою, он почувствует в себе достаточно силы, чтобы быть чем либо самостоятельным, основать новую русскую зоологическую школу, которая, относясь с справедливостью и уважением к чужим серьёзным трудам и пользуясь ими, начнёт делать своё дело, внесёт в науку свой характер и свои цели. До Рулье господствовал в Московском университете по отношению зоологии, факт и авторитет; Рулье поставил на их место – мысль и самостоятельное исследование. До Рулье в Москве рассматривали животных только со стороны организации, с точки зрения систематических данных, а он введёт в своё учение как *равноправный фактор, внешние условия* поставит вместо идеи постоянства видов, учение об изменяемости их... (курсив мой – А.Н.)

С Рулье начинается, по нашему мнению, первый период самостоятельной русской зоологии, изучаемой не как предмет показа для общеевропейских учёных, а как самостоятельный материал для общерусских научных интересов, для поднятия значения русской университетской науки.

Рулье мало цитируется в разных Handbücher, Annalen, Zeitschriften: за что же так превозносить его, скажут, вероятно, многие? Конечно на это мы могли бы ответить указанием хотя бы на то, что его труды высоко ценили Леопольд фон Бух и Гумбольдт, что его школа, в современном главном представителе её Северцове, заняла почётное место в современном ходе науки, но мы не ограничимся этим: мы скажем, что Рулье следует почитать за то, что его мирозозерцание было шире желания попасть только в какой-нибудь учебник и гордиться тем, что о нём благосклонно отзывалась какая-либо знаменитость; за то, что он счёл бы обидою для себя, если бы кто-либо назвал его русским Сент-Илером или подобием подобной знаменитости; за то наконец, что обязанный призванием и долгом работать в России и Университете, он главные силы своей души положил не на обстановку учёными украшениями своей личности, а на общее дело, дело русского преподавания, подъёма русского научного развития, на показание первого примера научной самостоятельности и выработки собственного научного характера, применяясь к свойствам склада ума русского человека... передать его мысли своими словами значит отнимать у них наиболее привлекательное и убедительное для



УДОДЪ, ИЛИ ПОТАТУЙКА. URURA EROPS, L.

Рис. 5. Рисунок удода к статье К.Ф. Рулье (18566)
в "Вестнике естественных наук"

Цена годовому изданію 6 руб. сер. въ Москвѣ и Петербургѣ, за пересылкою 2 руб. сер. Выходитъ въ 1-ю и 5-ю субботу каждаго мѣсяца. 2-мя листами вартъ.

ВѢСТНИКЪ

Подписка принимается у книгопродавца: въ Москвѣ: Хрусталева; Вазунова; Улитина, Арыля, Денблера, Рено, Урбена; въ Петербургѣ: у Вазунова и Раткова.

ЕСТЕСТВЕННЫХЪ НАУКЪ, ИЗДАВАЕМЫЙ ИМПЕРАТОРСКИМЪ МОСКОВСКИМЪ ОБЩЕСТВОМЪ ПСЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ.

1856.

Москва, 31-го Марта.

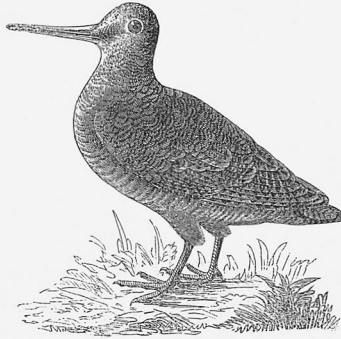
№ 7.

СОДЕРЖАНІЕ: Удодъ, или Пустошка. Статья К. Ф. Рулье. (Съ табл. и полит.). — Верблюды. С. А. Усова. (Съ полит. Прод.). — Сахарное Сорго. Статья Я. Н. Кашинскаго. (Окош.). — Сѣмьѣ. Перемѣщеніе Воли съ востока на западъ. (Статья Академика Бера.)

УДОДЪ, или ПУСТОШКА¹⁾.

Статья К. Ф. Рулье.

(Съ таблицей № 7-й).



Черт. 1. Вальдшнепъ, или саука, лѣсной куликъ.

Въ одной изъ подмосковныхъ рощей есть пролѣсокъ, или долина, мнѣ вдвойнѣ памятная. Назадъ тому лѣтъ не мало я въ ней впервые стоялъ на тягѣ вальдшнеповъ; въ ней ознакомился я и съ товарищемъ вальдшнепа по мѣстопробыванію, прилету и способу кормленія, птицею, зло надо мною подшутившею.

Было около половины Мая; весь снѣгъ изъ лѣсу пропалъ, земля отпотѣла, толпились роями толкунчики въ воздухѣ, въ лѣсную долину пустили скотъ. Однажды, подъ вечеръ, случилось мнѣ быть тутъ; вспомнилъ я о первомъ охотничьемъ урокѣ и чего-то ждалъ;

¹⁾ Урира ероръ, L.

вдругъ опушкою лѣса, по низу его, пропесса дербничекъ, а можетъ перепелятникъ (и его самъ не видалъ); зашевелился мелкій пернатый людъ, и попрятался кто какъ могъ. Гляжу и не вѣрю глазамъ: какое-то живое существо порхнуло межъкустовъ, пало на землю нестрою

тряпицею. Я подошелъ ближе—какая то пташка плотно прижалась къ землѣ, распустила вѣеромъ хвостъ и крылья такъ, что свободные концы ихъ лежали колесомъ и сходились между собою впереди груди и головы; голова, закинутая назадъ, обозначалась только приподнятымъ кверху клювомъ: какъ есть тряпка съ бурями, черными и бѣлыми пятнами. Птаха вдругъ подобралась, встала на ноги, по-

Рис. 6. Титульный лист 7-го номера "Вестника естественных наук", в котором опубликована статья К.Ф. Рулье (18566) "Удод, или пустошка"

читателя, особенно сильно действовавшего на его слушателей. Рулье нельзя пересказывать, его нужно слышать самого, хотя бы и в книге...”

Продолжая мысль Богданова, я предлагаю читателям услышать самого Рулье (1856б) в его превосходном рассказе “Удод, или пустошка”. Чтобы лучше почувствовать атмосферу того времени, я воспроизвожу рисунок удода, которым была иллюстрирована статья (в оригинале рисунок цветной) и титульный лист номера “Вестника естественных наук”, где она была опубликована.

“В одной из подмосковных рощ есть пролесок, или долина, мне вдвойне памятная. Назад тому лет немало, я в ней впервые стоял на тяге вальдшнепов; в ней ознакомился я и с товарищем вальдшнепа по местопребыванию, прилёту и способу кормления, птицею, зло надо мною подшутившею. – Было около половины мая, весь снег из лесу пропал, земля отпотела, толпились роями толкунчики в воздухе, в лесную долину пустили скот. Однажды, под вечер, случилось мне быть тут; вспомнил я о первом охотничьем уроке и чего-то ждал. Вдруг опушкою леса, по низу его, пронёсся дербничек, а может перепелятник (я его сам не видал); зашевелился мелкий пернатый люд и попрятался, кто как мог. Гляжу, и не верю глазам: какое-то живое существо порхнуло меж кустов, пало наземь пёстрою тряпицею. Я подошёл ближе: какая-то пташка плотно прижалась к земле, распустила веером хвост и крылья так, что свободные концы их лежали колесом и сходились между собою впереди груди и головы. Голова, закинутая назад, обозначалась только приподнятым кверху клювом: как есть тряпка с бурыми, чёрными и белыми пятнами. Птаха вдруг подобралась, встала на ноги и побежала лёгким шагом по земле, непрестанно ероша свой хохолок; головою то вскинет, то опустит её вниз, и длинным тонким клювом опиралась как бы посошком; всё это так вертляво, так изворотливо, так урывочно, что невольно напоминала комические движения иного балясника. Я остановился и прирос к птице глазами. Она вспорхнула, влетела на дупло – и была такова. Жаль было расстаться с забавницею, и так как дупло было не более сажени двух с половиною от земли, я полез в отверстие гнезда; но и тут птаха осталась верна себе: от гнезда несло нестерпимо тяжёлым запахом, который так меня охватил, что едва я не слетел с дерева. Что это за птица такая? От чего от гнезда её так сильно пахнет? Как и зачем она находит здесь своё довольство? Вот что представилось мне мысленно, и на что желал я иметь ответ. Я стал сле-

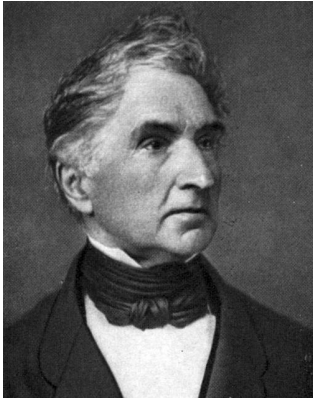
дить за птицею, выследил её, и не в первый раз благоговел перед Творцом, Который всё, что посылает – посылает на добро тварям своим. И в Удоде всё разумно, необходимо, всё стройно и цело, всё на добро ему, и даже его потешная вертлявость, и эта зловонная атмосфера... На какое же? Хоть на то, что благодаря её защите, сидит себе на гнезде покойно беззащитная потатуйка, а вылетит, то ежели и боится за себя, так не тревожится за птенцов: не заглянут в гнездо ни куница, ни хорёк, ни дикая кошка, ни ворона, ни один хищник. Разве, привлечённая атмосферою, влетит в гнездо муха или другое насекомое, чтобы сложить в нечистоты свои яйца, так и то опять на добро удоду: он, сидя на гнезде, съест непрошенную гостью или личинок её потомства. Вылетят из гнезда все птенцы, тогда насекомые завладеют им вполне, размножатся и послужат обильною пищею потатуйкам, возвращающимся иногда на свои гнёзда. Всё, что в Божьем мире – причинно, разумно, необходимо; всё, что Творец посылает своим тварям – посылает Он им на добро”.

5. Факториальная экология: развитие концепции экологической толерантности

“Жизнь организмов любой популяции в экосистеме проходит под воздействием множества экологических факторов, относящихся к абиотическим и биотическим компонентам экосистемы. Предметом факториальной экологии выступает изучение воздействия экологических факторов на метаболизм, питание, скорость развития, плодовитость, продолжительность жизни, смертность и другие показатели жизнедеятельности особей популяции. Под экологическими факторами подразумеваются такие свойства компонентов экосистемы и характеристики ее внешней среды, которые оказывают непосредственное влияние на особей данной популяции, а также на характер их отношений друг с другом и с особями других популяций” (Федоров, Гильманов, 1990, с. 84).

Факториальную экологию как самостоятельный раздел общей экологии обычно выделяют в аутэкологию, противопоставляя её синэкологии. Аутэкология исследует влияние экологических факторов на уровне вида, популяции или особи, по сути, – видовые адаптации, в то время как в задачу синэкологии входит анализ процессов на уровне сообществ (биоценозов). Выделение аутэкологии и синэкологии в самостоятельные направления экологической науки предложено в 1910 г. на 3-м ботаническом конгрессе в Брюсселе; термин аутэкология происходит от греческого корня “αὐτός” – “сам”, “синэкология”, соответственно, от корня “συν” – “вместе” (Кашкаров, 1938, с. 12). Несмотря на условность такого деления, во многих случаях оно удобно, так как облегчает решение конкретных задач по влиянию на жизненные процессы растений и животных бесконечного множества разнородных факторов, как каждого в отдельности, так и их сочетания.

Интригующий момент в истории развития факториальной экологии как одной из фундаментальных концепций современной науки состоит в том, что её основоположником считают химика, формально не имеющего к экологии прямого отношения, выдающегося немецкого естествоиспытателя Юстуса Либиха (Liebig J. von [1803–1873]). В 1840 г. Либих опубликовал объемистый труд на английском



Юстус Либих,
1803–1873

языке по материалам доклада, прочитанного им в 1837 г. в Британской ассоциации поощрения наук (The British association for the advancement of science) – “Organic chemistry in its applications to agriculture and physiology” (Органическая химия в приложении к сельскому хозяйству и физиологии). Начиная с 1841 г., эта книга не менее девяти раз издавалась в Германии на немецком языке и уже с немецких изданий многократно переводилась на другие языки, в том числе трижды на русский язык.

“Органическую химию...” – главный труд своей жизни – Либих посвятил Александру фон Гумбольдту, который

поддержал начинающего учёного, открыв для него возможность работать в лучших лабораториях Европы. Встреча Либиха с Гумбольдтом состоялась в Париже после доклада 20-летнего Либиха в Королевской академии. Доклад произвел на Гумбольдта впечатление, и он предложил молодому ученому поддержку. Вот как в посвящении Гумбольдту об этом ключевом эпизоде своей жизни с благодарностью пишет Либих (1936, с. 39): “...Неизвестный, без рекомендаций, в городе, где приток людей из всех стран света представляет большое препятствие к личному сближению с тамошними лучшими естествоиспытателями и учеными, я, как и многие другие, остался бы незамеченным в этой большой толпе, а, может быть, и погиб бы; эта опасность была теперь полностью устранена для меня. С того дня для меня были открыты все двери, все институты и лаборатории. Живой интерес, который Вы проявили ко мне, доставил мне любовь и искреннюю дружбу моих вечно мне дорогих учителей Гей-Люссака, Дюлонга и Тэнара... Насколько наука в этом отношении обязана Вам, осталось неизвестным для мира, но об этом можно прочесть в наших сердцах...”

Центральная идея книги состоит в том, что источником углерода для растений является атмосферный воздух и что необходимые растениям вещества, извлекаемые ими из почвы, обязательно возвращаются в нее благодаря естественному процессу круговорота веществ. В случае истощения тех или иных веществ в результате не-

правильного ведения хозяйства, они должны возвращаться в почву сельским хозяином в виде удобрений, даже, если потребность в них *минимальна*. Отсюда “Закон *минимума*” и отсюда же его современная формулировка (Одум, 1975, с. 139): “Веществом, находящимся в минимуме, управляется урожай и определяется величина и устойчивость последнего во времени.” То есть, все вещества, необходимые растению для роста и развития, должны находиться в определенной пропорции. Превышение определенного минимума не ведет ни к каким последствиям, но отсутствие или недостаток того или иного вещества не может быть компенсировано другим веществом, как бы много его ни было.

Либих рассчитал количество углекислого газа в столбе атмосферного воздуха, приходящегося на единицу площади земной поверхности, показав, что этого количества углерода более чем достаточно для питания растений.

Удивительно, что экологи усмотрели у Либиха “Закон минимума”, но не заметили, что его книга является, по сути, выдающимся трактатом, который посвящён превращению вещества в процессе жизнедеятельности растений и взаимодействию растений с окружающей средой, включая животных и человека как источник необходимых растениям веществ. За 25 лет до того, как Геккель произнёс слово *экология*, химик Либих проявил себя большим экологом, чем многие признанные экологи спустя десятилетия после него.

Вот лишь незначительная часть рассуждений Либиха (1936, с. 115) о единстве феномена жизни на планете Земля: “Итак, столь же мудрая, сколь и возвышенная цель связала удивительным и вместе с тем простым образом жизнь растений с жизнью животных. Мы можем представить себе существование роскошной и богатой растительности без участия животного мира, но существование животных находится в *безусловной зависимости* (курсив мой – А.Н.) от существования и развития растений. Растение не только доставляет собой животному средства питания, обновления и роста его тела, не только удаляет из воздуха вредные для его существования вещества, оно вместе с тем, и только оно одно обеспечивает необходимым материалом высший органический жизненный процесс – дыхание. Растение представляет собой неистощимый источник самого чистого и свежего кислорода; оно возвращает воздуху каждую минуту то, что он теряет”. Химик Юстус Либих по сути обосновал в своем труде две глобальные функции зеленого покрова нашей планеты: создание

первичной биологической продукции и контроль над газовым составом атмосферы.

Интересно гениальное замечание Либиха (1936, с. 117) о следах былых биосфер, запечатлённых в ископаемом топливе: “Залежи бурого угля, каменного угля и торфа представляют собой остатки богатейшей, погибшей за тысячелетия до нас растительности; содержащийся в них углерод происходит из воздуха; он был взят из него растениями в виде углекислоты”.

То, что с начала 20-го столетия называют “Законом минимума Либиха”, является ничем иным как рекомендацией сельским хозяйствам к правильному использованию веществ, находящихся в возделываемой почве. Ни в первом издании, ни в последующих изданиях “Органической химии...” у Либиха нет специального раздела, посвящённого “Закону минимума”. В обеих частях, из которых состоит книга, он в той или иной форме многократно повторяет основное содержание “Закона минимума” как рекомендацию к правильному ведению сельского хозяйства.

Посвятив значительную часть “Органической химии...” обоснованию естественного процесса круговорота веществ, Либих пришел к простому и изящному заключению, которое, собственно, и стало теоретической основой его практических рекомендаций, трансформированных спустя десятилетия в “Закон минимума”. В первом издании своего знаменитого труда Либих пишет (Liebig, 1840, с. 161): “It was evident that all plants must give back to the soil in which they grow different proportions of certain substances, which are capable of being used as food by a succeeding generation”. – “Очевидно, что все растения должны вернуть в почву, на которой они выросли, различные доли основных веществ, которые могут быть использованы в качестве источника питания последующими поколениями”.

Один из многочисленных вариантов рекомендаций Либиха сельскому хозяйству, обоснованный концепцией круговорота веществ и трактуемый в современной экологии как “Закон минимума Либиха”, в первом русском издании “Органической химии...” звучит так (Либих, 1864, с. 169–170): “...Для возвращения плодородия истощённому полю существенно, чтобы в удобрениях были возвращены почве те вещества, которые она содержит в *наименьшем* (подчеркнуто Либихом) количестве... Урожаи находятся в соотношении с этим наименьшим количеством питательного вещества, будет ли то известь, калий, азот, фосфорная кислота, магнезия или другое какое-

либо вещество; этим-то, находящемся в наименьшем количестве веществом определяется и управляется величина урожаев и их продолжительность”.

Либих отчётливо представлял, что такое экологическая толерантность, хотя в явной форме это понятие не было им сформулировано, а сам термин не получил ещё распространения в науке. Либих многократно использует это понятие в отношении температуры и влажности, в основном в контексте углеродного питания растений и дыхания организмов. Вот одно из типичных для Либиха рассуждений (Liebig, 1840, с. 358): “The greatest wonder in the living organism is the fact that an unfathomable wisdom has made the cause of a continual decomposition or destruction, namely, the support of the process of respiration, to be the means of renewing the organism, and of resisting all the other atmospheric influences, such as those of moisture and changes of temperature.” – “Самое удивительное в живом организме является то, что непостижимая мудрость сделала причиной постоянного разрушения, или разложения, а именно поддержка процесса дыхания как средства обновления организма и противостояния всем другим атмосферным влияниям, таким, например, как влажность и изменения температуры”.

Влияние “Закона минимума Либиха” на дальнейшее развитие понятия “лимитирующие факторы” обычно связывают с именем американского эколога Виктора Шелфорда (Victor Ernest Shelford).

Шелфорд, в свою очередь, заимствовал идею приложения “Закона минимума” к лимитирующим факторам у шотландского морского биолога и океанографа Джеймса Джонстоуна (Johnstone J. [1870 – 1932]).

Джонстоун в монографии “Условия жизни в море” (Conditions of life in the sea), вышедшей в 1908 г., выделил специальный раздел, названный им “Закон минимума” (“The Law of the Minimum”. Johnstone, 1908, с. 234), но при этом не ссылается на работу Либиха “Organic chemistry...” как на источник. Создаётся впечатление, что в Великобритании начала 20-го столетия этот закон воспринимался научным сообществом как одна из базовых универсальных концепций в экологии. Джонстоун пишет, что



Виктор Шелфорд,
1877–1968

согласно Закону минимума, растениям для жизни и роста требуются питательные вещества, которые содержатся в определенном соотношении. Если одно из них отсутствует, растение погибает, а если присутствует в минимальном количестве, рост растения замедляется.

Положения этого закона Джонстоун переносит на морские растения. В частности, обращая внимание, что углекислота и минеральные соли присутствуют в морской воде в относительно большом количестве, но содержание азотистых соединений, кремния и фосфорной кислоты очень малы. Поэтому, по мнению Джонстоуна, плотность популяции морских растений будет сильно колебаться в зависимости от содержания именно этих питательных веществ, концентрация которых в море незначительна. В ходе дальнейших рассуждений, связанных с прохождением вещества по цепям питания (автор не использует этот термин), Джонстоун обращает внимание на то, что окончательным, наименьшим по своим размерам звеном в этой цепи является фитопланктон, который использует неорганические соли морской воды, превращая их в органические соединения посредством солнечного света. Используя собственные наблюдения и ссылаясь на работы некоторых своих предшественников, Джонстоун приходит к выводу, что в минимальном количестве в морской воде присутствуют азот или кремний и именно они являются лимитирующим фактором. Но термин “лимитирующий фактор” Джонстоун не применяет.

Работа Джонстоуна, вероятно, была одной из первых, логика которой наиболее близка к современной концепции лимитирующих факторов в экологии.

Осознанно, как экологическую концепцию, концепцию лимитирующих факторов и соответственно концепцию экологической толерантности развивал Шелфорд, и именно его следует считать основоположником концепции лимитирующих факторов в ее современном понимании. В 1911 г. вышла большая статья Шелфорда (Shelford, 1911) “Физиологическая география животных” (Physiological animal geography), где он сделал попытку обосновать географическое распространение животных лимитирующим влиянием тех или иных факторов или комплексом факторов.

Работая над концепцией лимитирующих факторов, Шелфорд опирался на результаты физиологических исследований, которые сегодня назвали бы “стрессовыми”, когда животное в экспериментальных условиях подвергают действию меняющейся температуры, повышая

или понижая её до тех пор, пока оно не погибнет. Обсуждая преимущества и недостатки лабораторных физиологических экспериментов, Шелфорд (Shelford, 1911) обращает внимание на то, что для понимания пределов распространения животных под влиянием того или иного фактора лабораторных экспериментов недостаточно. Они должны быть дополнены полевыми наблюдениями.

По мнению Шелфорда (Shelford, 1911, с. 597), реакция организмов на те или иные факторы среды подчинена трём “законам”. Первый из них, наиболее определённый, как считает Шелфорд, “Законы, управляющие реакциями животных” (Laws governing the reactions of animals). Эти законы вытекают из лабораторных экспериментов. Шелфорд, в частности, ссылается на “Руководство по физиологии” Ферворна (Verworn, 1899; первое, немецкое, издание вышло в 1894 г.), в котором описаны эксперименты по влиянию стимула на активность жизненных процессов различных организмов. В этих экспериментах выделяют три диапазона стимуляции, каждый из которых характеризуется активностью экспериментального животного. В диапазоне так называемых “оптимальных условий” стимуляции, например температуры, активность животных протекает без заметных отклонений. Если температуру повышать или понижать относительно оптимума, то можно достигнуть такого предела, когда животное погибает. Понижение температуры (точка *минимума*) приводит к такому же результату, что и её повышение (точка *максимума*). То же самое, по мнению Шелфорда, справедливо для любого из факторов среды, с которыми животные соприкасаются в естественных условиях (курсив мой – А.Н.).

В “Руководстве по физиологии” Ферворна (Verworn, 1899, с. 397, рис. 184), вероятно, впервые в схематической форме опубликована кривая толерантности. Ферворн называет её “кривая возбуждения (excitation) при увеличении температуры”. Я воспроизвожу этот рисунок близко к оригиналу, так, как он изображен Ферворном (рис. 7). По вертикальной оси – активность (excitation) организма, по горизонтальной – изменение температуры, от которой активность зависит, от крайне низкой до крайне высокой. За крайними пределами температуры (низкой или высокой) наступает смерть. Для каждого организма эти пределы индивидуальны.

По мнению Ферворна (Verworn, 1899, с. 396), достижение оптимума метаболических процессов происходит медленнее от низких температур к высоким, чем от высоких к низким, что выражается

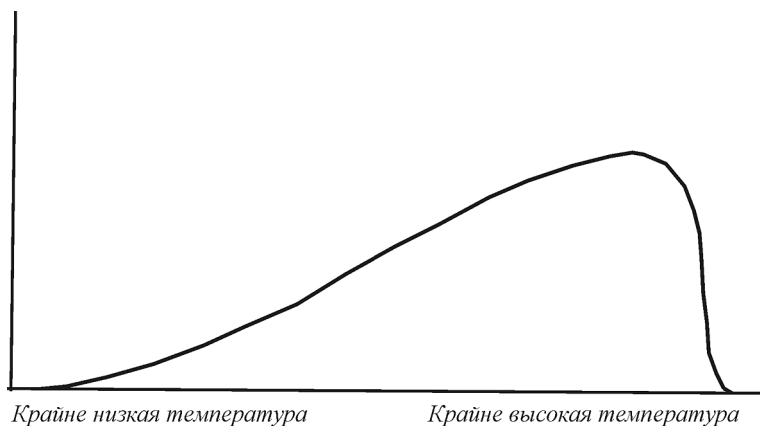


Рис. 7. Кривая возбуждения (excitation) при увеличении температуры. Горизонтальная ось – температура, вертикальная – возбуждение (по Verwoort, 1899, с. 397)

асимметрией кривой зависимости жизненных процессов от температуры (см. рис. 7).

Следующий закон, который выделяет Шелфорд (Shelford, 1911, с. 597), это “Закон минимума”. При этом Шелфорд ссылается на Джонстоуна (Johnstone, 1908, с. 234), работу которого мы обсуждали выше. Так же как Джонстоун, Шелфорд не ссылается на “Органическую химию...” Либиха.

По мнению Шелфорда “Закон минимума” применим как на уровне географического распространения организмов, так и на локальном уровне. И отражает как отношение животных к пище, так и к местобитанию (abode). При этом, по мнению Шелфорда, присутствие, отсутствие или благополучие видов животных в данном месте определяются необходимыми ресурсами (material), которые присутствуют в минимальном количестве или отсутствуют.

Третий из законов, управляющий, по мнению Шелфорда, распространением животных, это “Закон толерантности к физическим факторам” (Law of toleration of physical factors, дальше Шелфорд называет его просто “Закон толерантности”). Используя в качестве примера некоторые виды и подвиды жуков на разных стадиях развития, Шелфорд обращает внимание на то, что успех размножения зависит от качественной и количественной *полноты* (completeness, выделено Шелфордом) комплекса условий.

По мнению Шелфорда (Shelford, 1911, с. 598), в естественных условиях согласно “Закону толерантности” присутствие, отсутствие или благополучие видов или групп видов, их число, а иногда и размеры и т.д. в значительной степени определяются степенью отклонения фактора или факторов от диапазона оптимума вида или группы видов. При этом причина отклонения фактора или факторов не имеет значения.

Шелфорд подчеркивает, что “Закон минимума” это всего лишь частный случай “Закона толерантности”. Далее, говоря о применимости “Закона толерантности” к географическому распространению организмов, Шелфорд обращает внимание на то, что так называемые “центры распространения” часто представляют собой всего лишь участки ареала с оптимальными для вида условиями обитания. Эту мысль Шелфорд (Shelford, 1911, с. 599) иллюстрирует схемой, которая является, по сути, предшественницей привычных в современной экологии кривых толерантности (рис. 8).

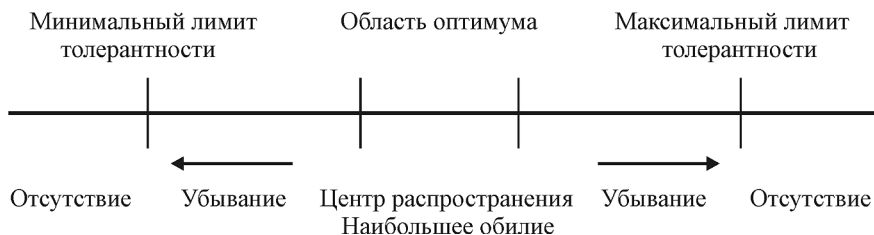


Рис. 8. Схема Шелфорда (Shelford, 1911, с. 599), поясняющая “Закон толерантности”

На этой схеме область оптимума представляет собой часть ареала, где факторы, от которых зависит благополучие вида, оптимальны. Эти районы ареалов являются центрами распространения видов, но не обязательно геометрическими центрами области распространения. Это территории с наибольшей плотностью популяций (наибольшим обилием). Слева и справа от оптимума условия среды (экологические факторы) ухудшаются. Формально это выражается в недостатке (минимальный лимит толерантности) или в избытке (максимальный лимит толерантности) фактора (факторов), что приводит сначала к убыванию плотности населения, а затем и к полному отсутствию вида на данной территории. При этом по мере перемещения от зоны

оптимума к периферии убывание может быть вызвано разными факторами или комплексами факторов.

Предложенная Шелфордом схема – не что иное, как *одномерная* модель толерантности, в которой отсутствует мерность (ось), соответствующая отклику организма или популяции, т.е. отсутствует количественная характеристика реакций организма (популяции) на изменение экологического фактора. Остается всего один шаг, чтобы перейти от одномерной модели экологической толерантности Шелфорда к двумерной модели кривых толерантности, принятой в современной экологии. В следующей главе, посвященной экологической нише, мы обратим внимание на то, что это одномерная модель влияния лимитирующих факторов Шелфорда одновременно является и одномерной моделью экологической ниши и что кривые толерантности соответственно представляют собой её *двумерную* модель.

Аналогичную схему Шелфорд приводит и в монографии “Сообщества животных в умеренных широтах Америки” (*Animal communities in temperate America*), где (Shelford, 1913a, с. 302) вводит понятие “*экологический оптимум*”, означающее “полный комплекс” (*complete complex*) факторов, необходимых для успешного существования вида. Но в тот или иной период годового жизненного цикла вида один из факторов может быть ведущим, например влажность в период откладывания яиц у насекомых.

В этой работе (Shelford, 1913a, с. 304–305) Шелфорд ставит вопрос о том, могут ли быть две разные экологии – экология растений и экология животных. Отвечая на этот вопрос отрицательно, он подчёркивает большое значение способности организмов перемещаться. По мнению Шелфорда может быть экология неподвижных (*sessile*) и подвижных (*motile*) организмов. К первым относятся растения и многие водные животные, ко вторым большинство животных, но среди животных возможны и промежуточные формы между подвижными и неподвижными. Шелфорд обращает внимание на то, что неподвижные организмы реагируют на изменение факторов среды в основном изменением морфологических структур, в то время как подвижные – изменением поведения. Хотя относительность того и другого очевидна.

Главная заслуга Шелфорда состоит в том, что предложенный им “Закон толерантности” разъясняет основные принципы распространения видов с учетом их отношения к факторам окружающей среды. За основу “Закона толерантности” Шелфорд взял, как мы уже гово-

рили, так называемый, “Закон минимума Либиха” и результаты “стрессовых” экспериментов физиологов. В частности, Шелфорд (Shelford, 1913b) ссылается на многочисленные публикации известного немецкого физиолога и гигиениста М. Рубнера (Rubner) и некоторые другие аналогичные исследования. Это обстоятельство в утешение многим современным экологам даёт им основание думать, что одному из разделов современной экологии предшествовали исследования гигиенистов.

Схему (рис. 9), похожую на предложенную Шелфордом, в 1926 г. опубликовал немецкий гидробиолог Тинеманн (Tienemann, 1926b, с. 35). В отличие от Шелфорда он не использует понятие толерантность, но вводит понятие *экологическая валентность организма* (Ökologische Valenz eines Organismus) как интервал между крайними точками минимума и максимума.



Рис. 9. Схема экологической валентности Тинеманна (Tienemann, 1926b, с. 35)

Понятие “экологическая валентность”, широко вошедшее в литературу, Тинеманн заимствовал у немецкого биогеографа Рихарда Гессе (Richard Hesse [1868–1944]). Гессе (Hesse, 1924, с. 16–17) даёт такое определение экологической валентности: “Die Möglichkeit des Lebens ist also nicht an unveränderliche Werte der Bedingungsfaktoren gebunden, sondern es besteht für jeden ein seinen Faktor ein gewisser Spielraum, der zwischen oberen und einem unteren Grenzwert liegt. Die Weite des Spielraums (Amplitude) der Lebensbedingungen, innerhalb deren eine Tierart zu gedeihen vermag, möge als *die ökologische Valenz* der Art bezeichnet werden“. – “Вероятность выживания изменчива, так же как изменчивы факторы среды, но для каждого фактора существуют зоны между верхним и нижним предельными значениями. Ширина зазора (амплитуда) условий жизни, при которых вид процвета-

ет, может быть названа *экологической валентностью вида*” (курсив Гессе).

В начале 20-го столетия предпринимались активные попытки развить “Закон минимума Либиха” в основном применительно к сельскому хозяйству. Усилия были сосредоточены прежде всего на анализе взаимодействия комплекса факторов. Комплекс факторов может оказывать большее (или иное) влияние на организм, чем каждый из факторов в отдельности; влияние каждого из факторов сильно зависит от того, в присутствии или в отсутствие других факторов он действует и какова величина сопутствующего фактора. На русском языке история и суть данного вопроса хорошо изложена Федоровым и Гильмановым (1980, с. 92–97).

Очевидно, что проблема влияния на организм комплекса факторов наиболее сложна и наиболее актуальна в экологии, так как экологическая толерантность абсолютно всех видов растений и животных представляет собой сложнейший комплекс адаптаций к комплексу взаимодействующих факторов, хотя среди них могут быть, конечно, доминирующие или ключевые факторы, например температура.

Благодаря Шелфорду, важнейшим, широко используемым инструментом экологических исследований стали кривые толерантности, впервые опубликованные самим Шелфордом в 1913 г. (Shelford, 1913b) в его статье “The reactions of certain animals to gradients of evaporating power of air. A study in experimental ecology” (Реакции некоторых животных на градиенты испаряющей силы воздуха. Исследование в области экспериментальной экологии). В эксперименте участвовали как беспозвоночные, так и позвоночные животные: улитки, многоножки, жуки, роющие осы, пауки, древесные лягушки, жабы, саламандры. Животные были взяты в эксперимент из разных мест обитания с различным фоновым коэффициентом конденсации. С помощью специально сконструированной установки можно было менять несколько параметров вдуваемого в экспериментальную клетку воздуха. Меняя физические свойства воздуха, регистрировали двигательную активность животных. Результаты экспериментов Шелфорда иллюстрируют многочисленные графики, показывающие изменение двигательных реакций животных в результате изменения испаряющей силы воздуха. Именно на эту работу Шелфорда ссылаются как на первое исследование, в котором применены кривые толерантности (например, Одум, 1975; Пианка, 1981).

Сам Шелфорд называет приводимые им графики “показателем реакции” (showing, show of the reaction). Термин “кривые толерантности” стали использовать в экологии значительно позднее. Нам не удалось установить, кто первым ввёл в экологию этот термин. Многочисленные графики в работе Шелфорда далеки от идеализированных кривых толерантности, которые в руководствах по экологии изображают кривыми нормального распределения, или параболой. Очевидно, что процессы реагирования организмов на экологические факторы в реальных условиях могут быть разными, и, соответственно, “кривые толерантности” также могут принимать разнообразные формы.

Сама по себе идея кривых толерантности сыграла выдающуюся роль в экологии. Наглядная, простая и понятная логика кривых толерантности как двумерной модели взаимоотношения организмов с факторами среды способствовала развитию представлений об относительной экологической специализации и адаптации видов. Кривые толерантности наполняют содержательным смыслом термины, в которых используются приставки *эври-* (от греч. εὐρύς – широкий) и *стено-* (от греч. στενός – узкий), в том числе для развития концепции экологической ниши

Концепцию кривых толерантности как двумерную модель реагирования организмов на экологические факторы впервые, вероятно, детально обсудил Франц Руттнер (Franz Ruttner [1882–1961]) в его “Основах по лимнологии” – “Grundriss der Limnologie (Hydrobiologie des Süßwassers)”. Первое издание книги вышло в 1940 г., затем она многократно переиздавалась на немецком и английском языках (цит.: Ruttner, 1952).

Руттнер (Ruttner, 1952, с. 108–109) обсуждает кривые толерантности в разделе “Пространственное распределение”, сравнивая диапазон толерантности к температуре стено- и эвритермных водных организмов. Кривые толерантности Руттнер (Ruttner, 1952, рис. 31, с. 109) называет “кривыми процветания” – “Gedeihkurven”. На рис. 10 я близко к оригиналу воспроизвожу “кривые процветания” из работы Руттнера и принятую им подпись под рисунком. Предложенный Руттнером термин – процветание имеет несколько иной смысловой оттенок, чем термин толерантность. Но термин толерантность к середине 20-го столетия устойчиво закрепился в экологической литературе, в то время как термин процветание не получил дальнейшего распространения.

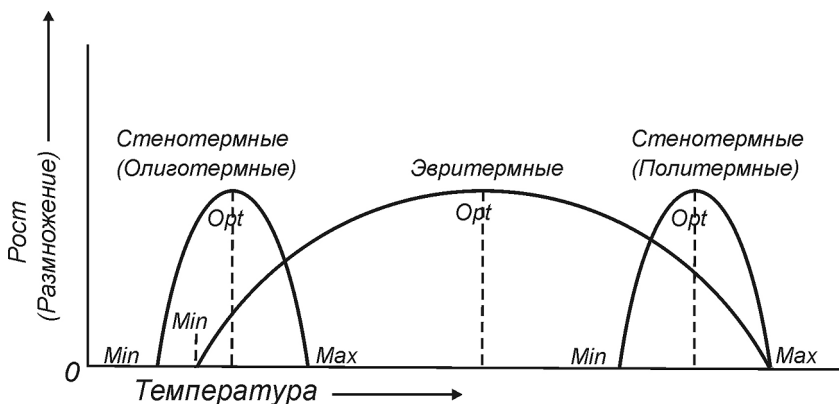


Рис. 10. Схематический пример кривых процветания стенотермных и эвритермных организмов (по Ruttner, 1952)

Так, Одум в двух последовательных изданиях “Основ экологии” — “Fundamentals of Ecology” (Odum, 1954, с. 28, рис. 8; 1971, с. 108, рис. 5–1) в точности воспроизводит рисунок Руттнера, но в подписи под рисунком пишет: “Сравнение относительных пределов толерантности стенотермных и эвритермных организмов”. То же и в переводе книги Одума (1975, с. 142, рис. 43) на русский язык.

Рассуждения Руттнера заслуживают того, чтобы процитировать изложенную им концепцию “кривых процветания” почти полностью. Руттнер (цит. по англ. изд. Ruttner, 1962, с. 119–120) пишет: “Любая физиологическая активность, такая, как питание, дыхание, движение или размножение, обусловлена влиянием факторов окружающей среды, всегда на активность влияет температура, часто — свет, содержание кислорода и другие физико-химические свойства воды. Эта зависимость подтверждается тем, что специфическая активность организма начинается с определенного минимального уровня внешних факторов. При более высоком уровне (оптимуме) активность достигает пикового значения. При дальнейшем увеличении фактора активность опять постепенно сокращается, падая до нуля, когда фактор принимает максимальное значение... Организм как целое отвечает на градиент внешнего фактора в том же направлении, что и каждая из его отдельных функций. Кривая активности (в оригинальном издании на немецком языке — “кривая процветания”) целого организма является результатом комбинированного эффекта кривых каждой из

жизненных функций. Но так как требования, которые разные виды растений и животных предъявляют к окружающей природной среде, *часто значительно отличаются друг от друга*, то и их кривые активности (в оригинальном издании на немецком языке – кривые процветания) также имеют очень разные проявления. Схематически это изображено на рис. 36. На вертикальной оси показана интенсивность роста (или размножения) как выражение активности организма, а на горизонтальной оси представлен внешний фактор, в данном случае температура. Организм, который реагирует подобно тому, как показано на средней кривой, способен процветать в широком диапазоне величин, таких, как температура. Организм с такой широкой кривой активности (в оригинальном издании на немецком языке – кривой процветания), назовём *эвритопным*, а в соответствии с конкретным фактором окружающей среды, или в соответствии со специфическим фактором (температурой) – *эвритермным*. Кривые справа и слева показывают значительно более ограниченный диапазон активности; организмы, которые ограничены малым диапазоном фактора окружающей среды, являются *стенотопными*, или в отношении температуры – *стенотермными*. Здесь минимум, оптимум и максимум сближены друг относительно друга; и если небольшие изменения окружающей среды у эвритопных форм почти не вызывают изменений в реакции, то те же изменения в том же ограниченном диапазоне могут сделать сомнительным само существование стенотопных видов. Между этими двумя крайними вариантами имеются все возможные переходы.

Однако в естественной обстановке растения и животные находятся под постоянным влиянием большого множества условий окружающей среды, а успех этих видов в любом конкретном биотопе определяется сочетанием эффектов...

Когда алгебраическая сумма внешних условий в биотопе приближается к оптимуму кривой активности для вида, результатом становится ускорение роста или размножения; с другой стороны, удаление от оптимума приводит к сокращению роста и прекращению размножения”.

Одум наглядно продемонстрировал методологические достоинства Руттнеровских “кривых процветания”, которые в современной экологии принято называть “кривыми толерантности” (цит., Одум, 1975, с. 142): “Чтобы выразить относительную степень толерантно-

сти, в экологии существует ряд терминов, в которых используются приставки *стено*, что означает “узкий”, и *эври* – “широкий”. Итак, стенотермный – эвритермный (в отношении температуры), стеногидрический – эвригидрический (в отношении воды), стеногалинный – эвригалинный (в отношении солености), стенофагный – эврифагный (в отношении пищи), стенооикный – эвриоикный (в отношении выбора местообитания)”.

К этому списку можно добавить применяемый Рутгнером и широко распространённый в литературе на русском языке термин *стеноотопный – эвритопный*, что является синонимом приводимого Одумом термина “стено-эвриоикный”.

Приставки эври- и стено-, вероятно, начали входить в экологическую литературу в начале прошлого века. Например, Гессе в 1924 г. в фундаментальной сводке по биогеографии и экологии использует эти понятия для описания отношения видов к температуре, поясняя их значение (Hesse, 1924, с. 13): “Возможны три главные точки температуры: максимум, минимум и оптимум (J. Sachs). Расположение оптимума у разных видов может быть очень разным... Если пределы для вида отстоят далеко, такой вид можно назвать *эвритермным*, когда они сближены – *стенотермным*”. Непонятна ссылка Гессе на Сакса (J. Sachs). Гессе не указывает год, а в списке литературы, который приводит Гессе, ссылка на Сакса отсутствует. Скорее всего, имеется в виду немецкий ботаник Julius von Sachs, опубликовавший во второй половине 19-го столетия несколько руководств по физиологии растений, где, в том числе, обсуждает отношение растений к температуре.

И хотя соответствующая терминология ещё не закрепились в литературе, идея толерантности в начале прошлого века в различных формах получила широкое распространение,

Вполне ясные представления о толерантности и об относительной степени толерантности мы находим, например, в трудах выдающегося польско-русского ботаника Иосифа (Юзефа) Конрадовича Пачоского [1864–1942]. В 1923 г. Пачоский эмигрировал в Польшу, где в дальнейшем занимал должность профессора Познанского университета на кафедре систематики и географии растений. Он скончался в феврале 1942 г. от сердечного приступа, узнав, что фашисты жестоко избили его внука (Пузанов, Гольд, 1965).

Ещё в 1921 г. Пачоский (1921, с. 192) писал в “Основах фитосоциологии”: “Экологическая амплитуда различных растений весьма

различна... В пределах экологической (включая и социальные условия) амплитуды, имеется, конечно, и оптимум, который соответствует наилучшему комплексу условий и в области осуществления которого данное растение произрастает наиболее успешно и наиболее обильно. Отметим, например, обилие ковыля... и выражая полученные результаты графически, мы получим известную кривую, показывающую наглядно зависимость степени распространения ковыля от последовательно меняющихся условий. Кривая эта от начальной точки всё будет повышаться, а затем, достигнув наиболее высокого положения, опять будет понижаться.

Указанная выше широкая экологическая амплитуда свойственна далеко не всем растениям и является скорее исключением. Большинство растений развивается в пределах несравненно более скромных, а многие растения могут успешно произрастать только в узких рамках определённых условий”.

Как будет показано в следующей главе, концепция экологической толерантности непосредственно связана с концепцией экологической ниши. Основу обеих концепций составляет отношение организма к комплексу экологических факторов.

6. От экологической толерантности к экологической нише

Фундаментальное для экологии понятие *ниша* формировалось на основе трёх взаимосвязанных идей. Наиболее очевидная из них предполагает прямой смысловой контекст слова *ниша*: некоторое пространство, занимаемое популяцией (или видом). Таким пространством может быть пространство земной, или водной поверхности, толща грунта, или толща воды, крона деревьев и т.п. В этом контексте понятие *ниша* близко понятию *биотоп*. Но, как справедливо заметил Хатчинсон (Hutchinson, 1978, с. 160), эти понятия не тождественны, хотя биотоп и предоставляет видам, живущим на нём, экологическую нишу. Любая стандартная процедура описания биологии и распространения видов растений или животных неизбежно сопровождается описанием экологической ниши вида, именно как физического пространства, будь то пространство ареала или характеристика места обитания. Такое описание в явной форме предполагает выделение двух- или трёхмерного пространства, занятого популяцией.

В основе другой идеи, которая оказала и продолжает оказывать значительное *прямое* влияние на развитие концепции экологической ниши, лежит принцип конкурентного исключения Вольтерры–Гаузе, или Лотки–Вольтерры–Гаузе. Итальянский математик Вито Вольтерра (Vito Volterra [1860–1940]) и американский математик Альфред Лотка (Alfred James Lotka [1880–1949]) разработали математическую модель, совместно обитающих видов. Наш соотечественник Георгий Францевич Гаузе осуществил экспериментальную проверку этой модели (подробнее см. ниже).

Принцип конкурентного исключения постулирует, что два вида с *одинаковыми потребностями* не могут существовать вместе неограниченно долго, один вид будет вытеснен другим. В широком смысле под потребностями понимается не только пища, но любые факторы, от которых зависит благополучие вида (популяции), если эти факторы могут стать предметом межвидовой конкуренции: пища, пространство, убежища, любые из абиотических факторов и т.п. При этом по некоторым факторам возможно значительное или даже абсолютное перекрывание ниш без конкуренции, если ресурс неограни-

чен и одинаково доступен всем членам сообщества, например кислород для большинства наземных организмов.

Принцип конкурентного исключения подводит к выводу: *разные виды не могут неограниченно долго занимать одну экологическую нишу*. Эти два понятия – вид и экологическая ниша – неразрывно связаны между собой. Понятие “экологическая ниша” имеет содержательный смысл, только если речь идёт об экологической нише *конкретного* вида. К сожалению, это очевидное для экологов обстоятельство не всегда принимается во внимание систематиками. Нередко приходится слышать, что два вида занимают одну экологическую нишу, что практически во всех случаях является следствием недостаточной изученности экологии видов.

Многие трудности такого рода снимаются благодаря концепции англо-американского эколога Хатчинсона (George Evelyn Hutchinson [1903–1991], родился и умер в Англии, в 1941 г. был натурализован в США), предложившего рассматривать экологическую нишу как гиперобъём (Hutchinson, 1957, 1978). К концепции Хатчинсона мы вернёмся ниже.

Вольтерра и Гаузе подчёркивали связь принципа конкурентного исключения с дарвиновской борьбой за существование. “Уже Дарвин – пишет Вольтерра (1976, с. 233) – в своем *“Происхождении видов путем естественного отбора”* (курсив Вольтерры) среди важнейших факторов эволюции животных указал на борьбу за существование, которая проявляется в конкуренции между индивидуумами разных видов, особенно из-за пищи”. Знаменитая книга Гаузе так дословно по-дарвиновски и называется “*The struggle for existence*” (Борьба за существование), то же можно сказать и в отношении собрания лекций Вольтерры, переведённых на русский язык (Volterra, 1931; Вольтерра, 1976) “*Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*” (в дословном переводе – Лекции по математической теории борьбы за жизнь, или официальное название русского перевода – “Математическая теория борьбы за существование”). Отмечая гений Дарвина, Гаузе (Gause, 1934, с. 40) пишет: “Мы должны теперь



Джордж Хатчинсон,
1903–1991

проанализировать очень важный принцип, который был ясно понят Дарвином, но ожидал своего рационального количественного выражения”.

Третья идея, которая оказала влияние на развитие концепции экологической ниши, связана с понятиями *пределы толерантности* и (или) *лимитирующие факторы*.

Обе эти идеи конкурентного исключения и лимитирующих факторов использовал Хатчинсон для развития концепции экологической ниши как гиперобъёма, доминирующей в современной экологии. Впервые Хатчинсон обосновал эту концепцию в 1957 г. (Hutchison, 1957). Её основные положения Хатчинсон изложил также в учебнике “Введение в популяционную экологию” (An Introduction to Population Ecology. Hutchison, 1978), где среди прочего он подробно излагает историю развития ранних представлений об экологической нише.

Ниже я привожу краткий перевод логического обоснования Хатчинсоном концепции экологической ниши как гиперобъёма. В разделе “Формализация ниши и принцип Вольтерры–Гаузе” Хатчинсон (Hutchison, 1957, с. 416) пишет: “Рассмотрим два фактора окружающей среды, как независимые переменные x_1 и x_2 , которые могут быть измерены вдоль обычных прямоугольных координат. Пусть лимитирующие значения этих факторов, позволяющие виду S_1 выживать и размножаться, будут соответственно x'_1 , x''_1 для x_1 и x'_2 , x''_2 для x_2 . Этим мы ограничиваем площадь пространства, каждая точка которого соответствует состоянию окружающей среды, способному поддерживать существование вида неопределённо долго. Если переменные влияют на вид независимо, мы можем рассматривать эту площадь как прямоугольник

$$(x_1 = x'_1, x_1 = x''_1, x_2 = x'_2, x_2 = x''_2).$$

Если ввести ещё одну переменную x_3 , мы получим объём, и далее можно вводить переменные $x_4 \dots x_n$, пока не будут учтены все экологические факторы относительно (вида) S_1 . В результате образуется n -мерный гиперобъём, каждая точка внутри которого соответствует положению окружающей среды, позволяя виду S_1 существовать неопределённо долго. Для любого вида S_1 этот гиперобъём N_1 будем называть *фундаментальной нишей* S_1 (подчёркнуто Хатчинсоном). По аналогии, для второго вида S_2 фундаментальная ниша будет определяться гиперобъёмом N_2 .

Если бы эту процедуру можно было реально осуществить для всех переменных X_n , как физических, так и биологических, фундаментальная ниша любого вида была бы определена всеми её экологическими свойствами. Таким образом, фундаментальная ниша определяется простой абстрактной формализацией того, что обычно подразумевается под экологической нишей”.

Существенны некоторые ограничения модели, на которые обращает внимание Хатчинсон (Hutchinson, 1957, с. 417): “Все точки фундаментальной ниши с равной вероятностью обеспечивают выживание видов, а все точки вне ниши имеют нулевую вероятность обеспечить выживаемость соответствующих видов. Но должна быть оптимальная часть ниши с субоптимальными условиями вблизи границ”. Из последнего пояснения Хатчинсона следует, что каждый из факторов, расположенных на соответствующей оси гиперобъёма, может быть представлен кривой толерантности, с зоной оптимума в её центральной (статистически) части и с зонами пессимума по периферии. На это обстоятельство в своё время обратил внимание С.М. Гиляров (1978, с. 434), заметив, что распределение, описывающее реакцию популяции на фактор, ”может быть близким к нормальному, может быть унимодальным и резко асимметричным, но никак не может быть прямоугольным”. Хатчинсон, конечно, понимал это, но для него важно было в простой и доступной форме изложить геометрическую суть модели. Геометрическую суть модели Хатчинсона с учётом интервалов толерантности убедительно продемонстрировали Фёдоров и Гильманов (1980, с. 116).

Там же Хатчинсон (Hutchinson, 1957, с. 417) пишет, что “предположительно все переменные окружающей среды можно линейно упорядочить (по их значимости). Но при настоящем состоянии наших знаний это невозможно”. То есть, могут быть факторы среды более значимые, когда конкуренция за ресурсы особенно велика, или менее значимые, когда вероятность конкуренции ниже. Эта задача остаётся трудновыполнимой, хотя, безусловно, для многих видов и популяций мы можем выделить ключевые факторы, наиболее существенные для их выживания.

Далее Хатчинсон пишет: “Эта модель относится к данному моменту времени. Например, ночные и дневные виды будут занимать различные ниши, даже если они питаются одной и той же пищей, имеют один и тот же температурный режим и т.п. Аналогично подвижные виды, перемещаясь от одной части водоёма к другой для ис-

полнения различных функций, могут конкурировать, например, за пищу, в то время как их общие фундаментальные ниши разделены явно различными репродуктивными потребностями. В таких случаях ниша вида может состоять из двух и более дискретных гиперобъёмов”.

По мнению Хатчинсона, в основе понятия *экологическая ниша* лежит принцип конкурентного исключения, который он назвал “принципом Вольтерры–Гаузе” (Hutchinson, 1957, с. 417): “Вольтерра (Volterra, 1926, см. также Lotka, 1932) продемонстрировал с помощью элементарных аналитических методов, что при постоянных условиях два вида, использующие одни и те же ресурсы, не могут сосуществовать в ограниченной системе. Гаузе (Gause, 1932, 1934; Гаузе, 1935) подтвердил это общее заключение экспериментально... Расширение и обобщение этих результатов подводит к выводу, что два вида, обитающие вместе (со-осиг), должны в некотором смысле занимать различные ниши... Этот принцип имеет фундаментальное значение и поэтому правильно будет называть его принципом Вольтерры–Гаузе”. Заметим, что в современной экологической литературе (например, Гиляров, 1990) этот принцип справедливо связывают с именем американского математика Лотки (Lotka, 1925, 1932) – принцип Вольтерры–Лотки–Гаузе.

Модель экологической ниши Хатчинсона в двух- и в трёхмерном пространстве графически может выглядеть так, как она изображена на рис. 11, где использованы символы, применяемые для описания модели самим Хатчинсоном (см. также Гиляров, 1990, с. 164).

На рис. 12 представлена копия рисунка из работы Хатчинсона (Hutchinson, 1978), на котором изображена гипотетическая ниша белки в трёхмерном пространстве (три переменные факторов среды): кормовые запасы (x'), температура (x'') и свойства кроны деревьев (x''').

По некоторым осям (экологическим факторам) ниши могут частично перекрываться, как это показано на рис. 13. Рисунок заимствован из работы Хатчинсона (Hutchinson, 1978). Если виды используют одни и те же *ограниченные* ресурсы, то как результат конкурентного исключения, тот или иной вид может быть элиминирован, или же виды расходятся по своим реализованным нишам. По мнению А.С. Северцова (2012), в случаях симпатрии, как результат эволюции, возможны и иные варианты межвидовых взаимодействий.

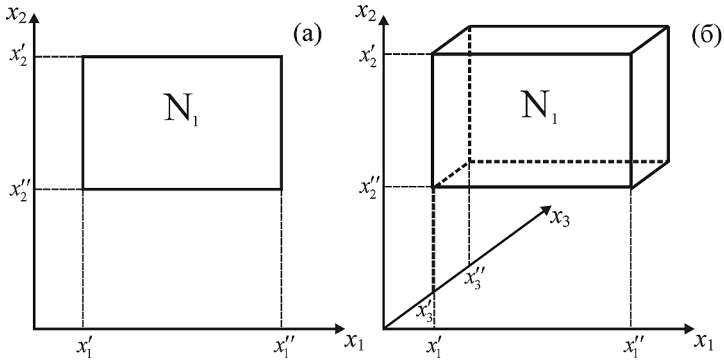


Рис. 11. Двух- (а) и трёхмерное (б) графическое представление модели экологической ниши Хатчинсона: x_1, x_2, x_3 – оси трёх различных экологических факторов; $x_1', x_1'', x_2', x_2'', x_3', x_3''$ – пределы толерантности к каждому из трёх факторов; N_1 – пространство (объём) факторов экологической ниши вида S_1

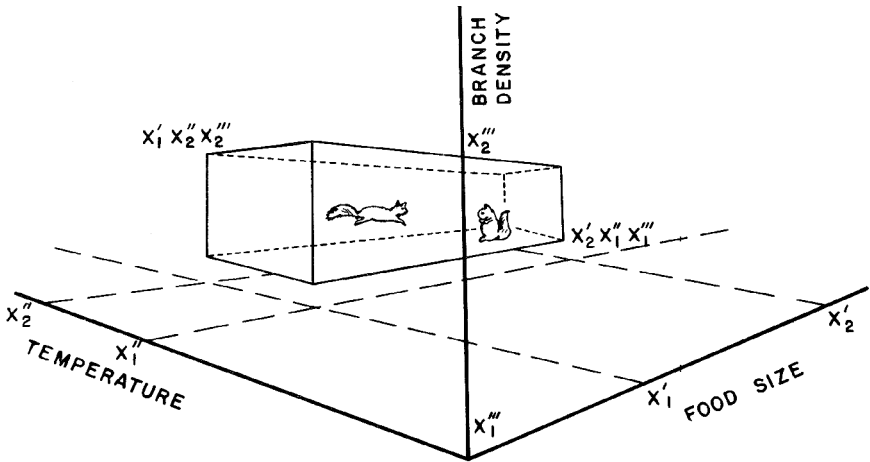


Рис. 12 (по Hutchinson, 1978, с. 159). “Трёхмерная ортогональная фундаментальная ниша; x' можно определить как пищевые запасы, в данном случае – средний диаметр семян и фруктов, особенно желудей; x'' можно определить как толерантность по отношению к температуре, и x''' – как плотность веток определённого диаметра в единице объёма некоторого физического пространства. Ось x' является поэтому биономической (biopomic) осью (ось образа жизни), ось x'' – сценопоэтической (scenopoetic, переменная окружающей среды, независимая от других переменных и медленно изменяющаяся), в то время как статус x''' интуитивно не очевиден, но ось явно существенна”

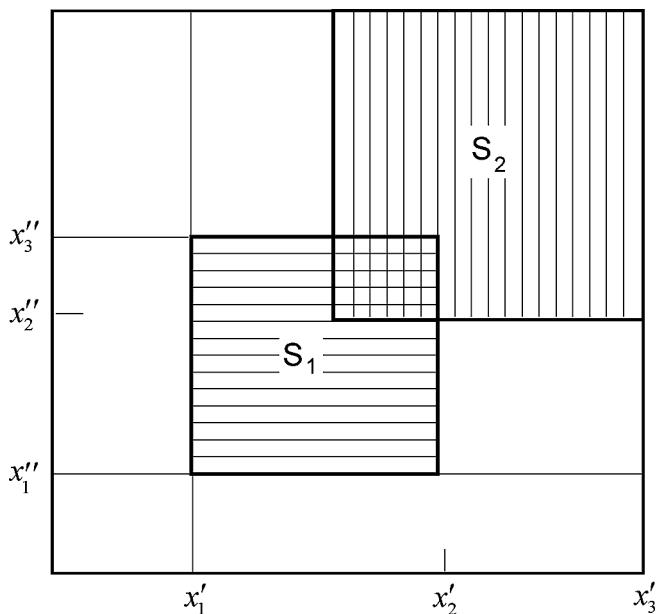


Рис. 13 (по Hutchinson, 1978, с. 160). “Две перекрывающиеся двумерные ортогональные фундаментальные ниши. При взаимодействии (между видами) имеет место конкурентное исключение; тот или иной вид элиминируется, или они расходятся по своим нишам, создавая реализованные ниши”

Задолго до опубликования концепции экологической ниши как гиперобъёма (Hutchinson, 1957) Хатчинсон высказал идею об экологической нише как многомерном пространстве. В статье, посвящённой влиянию различных факторов на популяции фитопланктона, он, используя понятие *ниша*, в примечании приводит комментарий, детали которого интересны сами по себе (Hutchinson, 1944, с. 20): “...Термин *ниша* (в понимании скорее Гаузе, чем Элтона) здесь означает сумму всех экологических факторов, действующих на организм; обозначенная таким образом ниша представляет собой часть n -мерного гиперпространства (a region of an n -dimensional hyper-space), сопоставимого с фазовым пространством в статистической механике”.

“В понимании скорее Гаузе, чем Элтона” – здесь, уже в самом начале развития концепции экологической ниши как гиперобъёма для Хатчинсона важно было подчеркнуть значимость конкурентного исключения, экспериментальная проверка которого и его детальная интерпретация принадлежат нашему соотечественнику Гаузе, на работу

которого (Gause, 1934) ссылается Хатчинсон. Спустя много лет он (Hutchinson, 1978, с. 157) напишет, что Элтон первоначально не обратил внимания на конкурентоспособное значение (competitive significance) ниши. Хатчинсон имел в виду книгу Элтона (Elton, 1927) “Animal Ecology”, где Элтон даёт определение ниши (см. ниже). Позднее, замечает Хатчинсон (Hutchinson, 1978, с. 157–158), после симпозиума Британского экологического общества в марте 1944 г. Элтон стал активным сторонником концепции Гаузе о конкурентном исключении (competitive exclusion).

“Сопоставимого с фазовым пространством в статистической механике” – похожую мысль Хатчинсон повторяет и в основополагающей работе 1957 г. (Hutchinson, 1957, с. 416): “Каждая точка пространства соответствует состоянию окружающей среды, способному поддерживать существование вида неопределённо долго”. Аналогия с фазовым пространством вполне уместна, принимая во внимание, что каждая точка в фазовом пространстве соответствует конкретному состоянию системы.

Вхождение в экологию понятия “ниша” до того, как Хатчинсон предложил рассматривать экологическую нишу, как гиперобъём, т.е. до 1957 г. (Hutchinson, 1957), имеет свою историю, которую прекрасно изложил сам Хатчинсон в руководстве по популяционной экологии (Hutchinson, 1978), где он выделил большую главу “What is a Niche?”. Примечания к этой великолепно написанной главе представляют собой очерки о жизни и творчестве тех, кто в начале прошлого столетия создавал основы современной экологии. Полезные сведения об истории развития понятия “ниша” можно найти в обзоре Гилярова (1990), который написан не без влияния Хатчинсона.

В ранней истории использования термина “ниша” в экологической литературе Хатчинсон выделяет, прежде всего, четыре имени: Джонсон (R.H. Johnson), Гринелл (J. Grinnell), Тейлор (W.P. Taylor) и Элтон (C.S. Elton).

Согласно Хатчинсону, слово *ниша* в его прямом экологическом смысле впервые использовал американский зоолог Джонсон в работе, посвящённой распространению бабочек (Johnson, 1910). Однако ещё в 1904 г. Гринелл первым высказал идею, которая годы спустя была воплощена в принцип конкурентного исключения (Grinnell, 1904, с. 377; цит.: Hutchinson, 1978): “Two species of approximately the same food are not likely to remain long evenly balanced in number in same region. One will crowd out the other”. – “Два вида приблизительно-

но одинаковых кормовых потребностей, скорее всего, ненадолго сохранят равновесное состояние численности в одном и том же районе. Один будет вытеснен другим”. По мнению Хатчинсона (там же), это замечание Гринелла является самым простым качественным воспроизведением уравнений конкуренции Вольтерры. В своих более поздних работах Гринелл, неоднократно возвращаясь к проблеме взаимоотношения видов в конкуренции за нишу (Grinell, 1917, 1924; цит.: Hutchinson, 1978), приходит к выводу, что ниша является элементарной субъединицей местообитания: “ultimate unit... occupied by just one species or subspecies” – “конечная единица, занимаемая только одним видом или подвидом” (Grinell, 1924; цит.: Hutchinson, 1978, с. 157).

Тейлор, сотрудничая с Гринеллом, придерживаясь концепции географического видообразования и полагая, что регион должен содержать незаполненные экологические ниши, считал, что их заполнение происходит не в результате прямого развития новых видовых адаптаций, а путём заполнения ограниченного нишевого пространства, свойственного виду (Taylor, 1916; цит.: Hutchinson, 1978, с. 157).

Широкую известность и большое влияние на развитие экологической мысли получила книга Элтона “Animal Ecology” (Elton, 1927). В её 5-й части “Сообщества животных” (Animal community) Элтон выделяет самостоятельный многостраничный раздел “Ниши”. Экологическая ниша для Элтона это прежде всего отношение животных к пище. Нишу Элтон рассматривает как один из четырех принципов взаимоотношений животных в сообществе: 1) пищевые цепи, 2) размер пищи, 3) *ниши* и 4) пирамиды чисел. Нишу Элтон определяет (Elton, 1927, с. 50) “как место вида в сообществе, его отношение к пище и врагам, и в некоторой степени также и к прочим факторам”. В другом месте Элтон (Elton, 1927, с. 63) пишет, что “существует некий термин удобный для описания статуса животного в его сообществе, чтобы показать, что оно *делает* (to indicate what it is *doing*, выделено Элтоном), а не просто как выглядит, и этот термин – «ниша»”. По сути, ниша для Элтона, не что иное как пищевая специализация, о чём он говорит прямо (Elton, 1927, с. 64): “...Ниши, о которых мы говорим, это только более мелкие подразделения старых концепций о хищных, растительоядных, насекомоядных и т.п., и мы только пытаемся дать более точные и детальные определения пищевым специализациям (food habits) животных”. Между тем, приведя несколько примеров, Элтон вынужден был заметить, что “иногда для

описания ниши удобно использовать и другие факторы, помимо пищевых предпочтений” (Elton, 1927, с. 65).

В 1933 г. вышел сокращённый вариант этой книги (Elton, 1933), переведённый на русский язык выдающимся советским экологом Д.Н. Кашкаровым, где приводится следующее определение Элтоном (1934) ниши: “Под нишей разумеется образ жизни и в особенности способ питания животного. Этот термин употребляется в экологии в том смысле, в каком мы говорим о профессии или занятии в человеческом обществе”. Именно это определение в различных вариантах получило наиболее широкое распространение в отечественной литературе.

Возвращаясь к Хатчинсону, мы обращаем внимание на то, что для него принцип конкурентного исключения Гаузе (или Вольтерры–Гаузе) был базовым принципом концепции экологической ниши.

Хатчинсон многократно ссылается на работы Гаузе, а соответствующая глава в его книге (Hutchinson, 1978) начинается с обсуждения конкурентного исключения. На русском языке наиболее полное изложение теории конкурентного исключения и экспериментов по её проверке Гаузе (1935) опубликовал в “Зоологическом журнале” в большой статье с характерным названием первого, основного раздела: “Борьба за существование между двумя видами, принадлежащими к *одинаковой экологической нише*”. Годом раньше на английском языке была опубликована монография Гаузе, на которую я сослался выше, “The struggle for existence” (Gause, 1934). Георгию Францевичу было тогда всего 24 года! Все последующие десятилетия Гаузе посвятил изучению антибиотиков.

Заслуга Гаузе состоит в том, что он осуществил экспериментальную проверку математической модели конкуренции видов за ограниченные ресурсы (здесь я не обсуждаю работы Гаузе, посвящённые взаимодействию хищник–жертва). Модель была разработана, как уже говорилось, американским математиком Лоткой и итальянским



Георгий Францевич
Гаузе, 1910–1986

математиком Вольтеррой и опубликована ими в серии работ (например, Lotka, 1925, 1932; Volterra, 1926, 1928, 1931).

Ниже я цитирую объяснение самим Гаузе экологического смысла математической модели Лотки–Вольтерры (Гаузе, 1935): “Когда в микрокосмосе с ограниченными запасами энергии (сохраняющимися на определённом уровне) совместно существуют два вида, питающиеся одинаковой пищей, то они конкурируют друг с другом за использование этой пищи. Процесс конкуренции может быть выражен такими дифференциальными уравнениями:

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= b_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dt} &= b_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \end{aligned} \right\} \quad (1)$$

где N_1, N_2 – числа особей (или биомассы) первого и второго вида; b_1, b_2 – коэффициенты размножения (коэффициенты потенциально возможного геометрического роста), K_1, K_2 – максимальная биомасса видов при росте отдельно, α, β – коэффициенты борьбы за существование. Здесь выражение $\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1}$ характеризует неиспользован-

ную возможность роста для первого вида в смешанной популяции, а коэффициент α показывает степень влияния единицы биомассы второго вида на неиспользованную возможность роста первого.

Следующим этапом теоретической разработки проблемы является анализ системы уравнений (1), который должен позволить нам сделать выводы о результатах борьбы за существование. Качественное интегрирование этой системы было произведено Вольтеррой и Лоткой при допущении, что $\alpha = \frac{1}{\beta}$. Смысл этого допущения состоит в

том, что оба вида потребляют одно и то же питательное вещество или, если они питаются смешанным кормом, то поглощают в той же самой пропорции отдельные компоненты диеты. В самом деле, если особь второго вида потребляет в два раза большее количество пищи, чем особь первого и они питаются одной и той же пищей, то влияние особи второго вида на неиспользованную возможность роста первого будет *в два раза более сильным*, чем влияние первого вида самого на

себя (α будет равна 2). Но тогда особь первого вида будет в два раза слабее влиять на неиспользованную возможность роста второго вида, чем этот вид влияет сам на себя

$$\left(\beta = \frac{1}{2}\right).$$

Оценивая это ограничение с более широкой точки зрения, мы можем сказать, что здесь дело идёт о видах, принадлежащих к *одинаковой экологической нише* (всюду подчёркнуто Гаузе) в микрокосмосе, т.е. совпадающих друг с другом в пище, привычках и образе жизни”.

Эксперименты, описывающие борьбу за существование, Гаузе ставил на двух группах организмов – на дрожжевых клетках (*Saccharomyces*, *Schizosaccharomyces*) и простейших (*Paramecium caudatum*, *P. aurelia*, *Stylonychia pustulata*). Помещая изолированные и смешанные популяции организмов в одинаковые условия питания и пространства, он исследовал динамику состояния популяций по двум параметрам – численности и биомассе.

Специфика экспериментов состояла в том, что в ёмкостях с экспериментальными организмами поддерживались постоянный запас пищи (питательный раствор для дрожжевых клеток и бактериальная среда для простейших) и постоянство пространства. Не вдаваясь в детали экспериментов (они многократно опубликованы автором) можно выделить два главных вывода, к которым пришёл Гаузе (Gause, 1932, 1934; Гаузе, 1935).

1. Популяции проходят две стадии скорости роста – достигнув определённого предела, численность популяции, или её биомасса, под давлением факторов среды, например ограниченного пространства, стабилизируются на относительно высоком уровне, что согласуется с моделью логистического роста Ферхульста–Пирла. Благодаря интерпретации Гаузе уравнение Ферхульста (Verhulst), переоткрытое в начале XX столетия Пирлом (R. Pearl), вошло в современную науку:

$$\frac{dN}{dt} = \frac{bN(K - N)}{K},$$

где K – максимально возможная численность популяции, N – уже реализованная численность, b – коэффициент размножения. История открытия уравнения логистического роста изложена Гиляровым (1990, с. 86).

В логистическом уравнении выражена идея, что в ограниченном пространстве или при ограниченном доступе пищи потенциальный геометрический рост реализуется в каждый данный интервал времени лишь частично, в зависимости от соотношения между уже реализованной численностью популяции N и максимально возможной численностью K , которая может быть достигнута в данном объёме среды. Величина $\frac{(K - N)}{K}$ отражает степень реализации потенциальной скорости прироста популяции.

На рис. 14 я воспроизвожу из книги Гаузе (Gause, 1934, с. 36) кривую роста *P. caudatum* в отсутствие конкуренции за пищу.

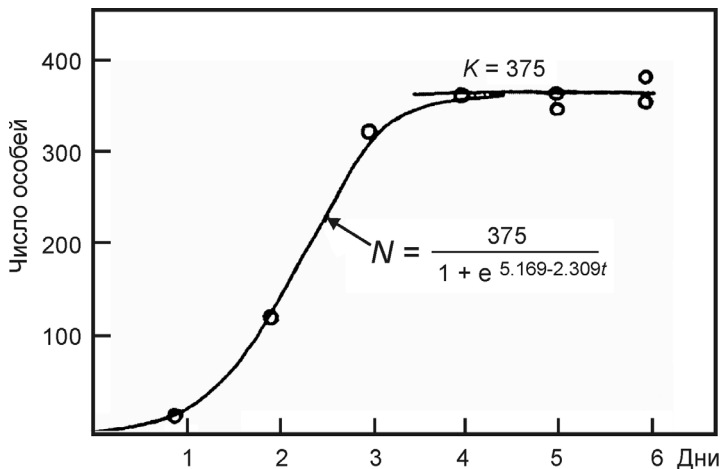


Рис. 14 (по Gause, 1934, с. 36). Рост популяции *Paramecium caudatum*

2. Если два вида занимают одну и ту же экологическую нишу, используя одни и те же ресурсы, то со временем один вид будет вытеснен другим. При этом более успешный вид должен обладать преимуществами перед менее успешным видом.

Например, для дрожжевых клеток преимущество одного вида над другим состоит в различном использовании пространства с питательной средой (Gause, 1932). Для парамеций таким преимуществом является размер простейших: значительно более мелкая *P. aurelia*, размножаясь во много раз быстрее крупной *P. caudatum*,

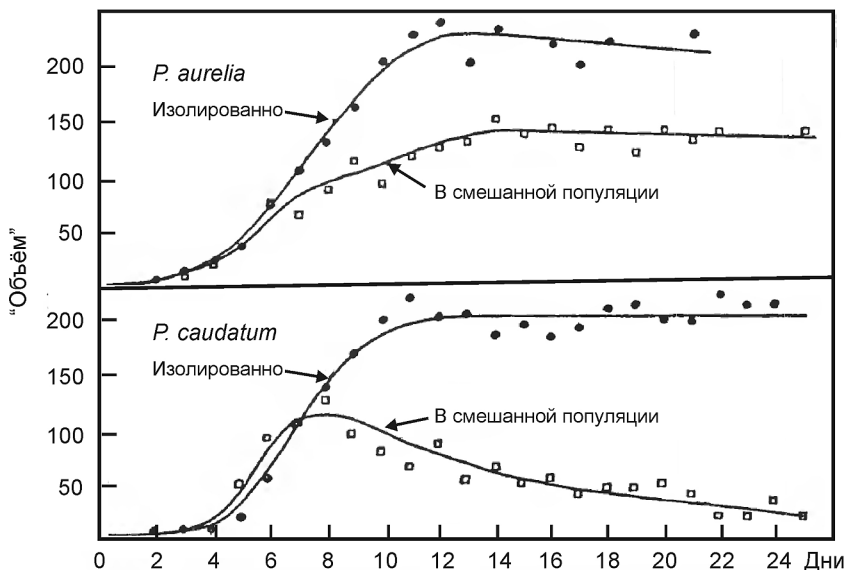


Рис. 15 (по Gause, 1934, с. 102). Рост “объёма” *Paramecium caudatum* и *P. aurelia*, выращенных в изолированных и смешанных популяциях

быстро осваивает общее для обоих видов пространство и вскоре полностью вытесняет конкурента (Gause, 1934; Гаузе, 1935).

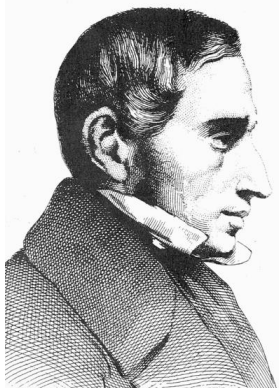
На рис. 15 я воспроизвожу из книги Гаузе (Gause, 1934, с. 102) кривые роста популяций *P. aurelia* и *P. caudatum* в отсутствие конкуренции за пищу (изолированная популяция) и в условиях конкуренции (смешанная популяция). В качестве характеристики популяций Гаузе использует биомассу парамеций, которая, в свою очередь, измеряется через занимаемый популяциями объём (Gause, 1934, с. 99).

Называя коэффициенты α , β “коэффициентами борьбы за существование” (см. выше), Гаузе во всех своих работах, посвящённых конкурентному исключению, попытался численно реализовать математическую модель Лотки–Вольтерры, вводя коэффициент борьбы за существование в соответствующие уравнения.

В этой связи интересно замечание Лотки, сделанное им в одной из его работ (Lotka, 1932, с. 468): “Трудно ожидать, что обсуждаемые здесь примеры правила роста двух популяций можно найти в природе. Проще реализовать это в лабораторной популяции, хотя трудно-

сти, связанные с созданием необходимых условий, должны быть большими, чем в случае одиночной популяции. Было бы интересно увидеть реально проведённый эксперимент”. Гаузе ссылается на эту работу Лотки (Gause, 1934; Гаузе, 1935), но вряд ли именно слова американского математика вдохновили молодого биолога на серию блестящих экспериментов, в выполнении которых Лотка не был уверен.

Гаузе одинаково легко справился как с математической, так и с биологической частью задачи, на что обратил внимание Пирл (Raymond Pearl) в предисловии к книге Гаузе, изданной в США (Gause, 1934): “Успешно используя лабораторное оборудование, Гаузе продемонстрировал превосходную подготовку как математика, так и экспериментального биолога. В этой книге он открывает новые горизонты”.



Пьер Ферхульст,
1804–1848

Идея логистического роста популяции впервые высказана бельгийским математиком Ферхульстом (Pierre François Verhulst), а сам термин “логистический” (logistic) предложен им же в 1845 г. (Verhulst, 1845; цит.: Hutchinson, 1978). Значение слова logistic в данном контексте Ферхульст не поясняет. Увлечение Ферхульста статистикой перешло в увлечение вопросами демографии, что и привело к выводу логистического уравнения (Hutchinson, 1978, с. 20).

Спустя полвека идея логистического роста была переоткрыта Пирлом. Пирл с соавторами в двух публикациях с интервалом в 20 лет показал, что динамика численности населения США подчинена логистическому росту (Pearl, Reed, 1920; Pearl, Reed, Kish, 1940). В этих работах, вероятно впервые, приводятся логистические кривые. В последующие десятилетия логистический рост населения Соединённых Штатов ожидаемо не подтвердился (Hutchinson, 1978, подробнее ниже).

Логистическую кривую иногда называют “кривая Ферхульста–Пирла”. В своей начальной части она близка к экспоненциальной кривой и становится “логистической” спустя некоторый промежуток времени, когда популяция достигает определённой численности (или

продуктивности) при определённом объёме ресурсов. Под ресурсами чаще понимают пищевые ресурсы, но, строго говоря, это могут быть любые ресурсы, ограничивающие рост популяции – пища, защитные условия, пространство и т.п.

Идея логистического роста, как модель системы “популяция – ресурсы”, имеет большую прогностическую ценность и, соответственно, большое практическое значение. Она может принимать три состояния, зависящие от ресурсов (я не обсуждаю многие детали и промежуточные состояния модели): 1) если ресурсы возобновляются таким образом, что на неограниченно длительное время остаются на одном уровне, динамика численности (продуктивности) популяции подчиняется логистическому росту; 2) если ресурсы неограниченно доступны неограниченно длительное время, динамика численности популяции соответствует экспоненциальному росту; 3) в случае исчерпаемости ресурсов численность популяции (продуктивность), достигнув пика, начинает сокращаться, вплоть до вымирания, правая ветвь кривой стремится к 0.

В настоящее время человек является единственным видом, которому доступны в неограниченном количестве любые ресурсы. Подтверждением этому служит, так называемый “демографический взрыв” – стремительный экспоненциальный рост численности населения. Сегодня (октябрь 2014 г.) нас на планете Земля более 7 млрд человек.

Как было сказано выше, Пирл с соавторами, переоткрывший логистическую кривую Ферхульста, показал, что с 1790 г. по 1920 г. (Pearl, Reed, 1920) и с 1790 г. по 1940 г. (Pearl, Reed, Kish, 1940) население Соединённых Штатов растёт по логистическому закону. Во второй статье (Pearl, Reed, Kish, 1940) авторы высказали намерение проверить модель в 1950 г., но соответствующая публикация не последовала.

Хатчинсон (Hutchinson, 1978, с. 22) в своём руководстве по популяционной экологии воспроизводит логистическую кривую из работы Пирла с соавторами 1940 г. (Pearl, Reed, Kish, 1940). Дополнив график собственными данными о динамике численности населения США ко времени выхода его книги, т.е. к 1978 г., Хатчинсон обнаружил, что численность населения Соединённых Штатов продолжает расти, но не по логистическому, а по экспоненциальному закону. Я, в свою очередь, добавил к графику, продолженному Хатчинсоном, отрезок линии с 1978 по 2014 г. (рис. 16). Ко времени, когда пишутся эти строки (июль 2014 г.), согласно мно-

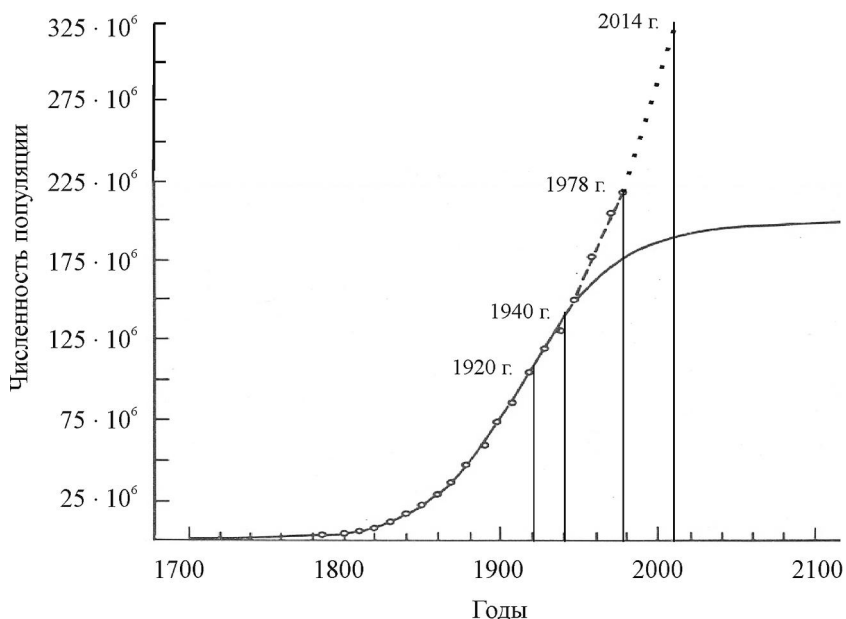


Рис. 16. “Логистическая кривая (сплошная линия) населения Соединённых Штатов к 1940 г., полученная Пирлом, Ридом и Кишем (Pearl, Reed, Kish), с текущими значениями, согласно более поздним данным, продолженной пунктирной линией” (Hutchinson, 1978, с. 22). После пунктирной линии Хатчинсона (1940–1978 гг.) я добавил точечную линию (1978–2014 гг.), согласно численности населения США в середине 2014 г.

гочисленным ссылкам в Интернете, численность населения США составляет около 320 млн человек.

Рис. 16 косвенно показывает, что человеку, пока, во всяком случае, доступны любые ресурсы, в том числе такой “ресурс”, как подавление детской и особенно младенческой смертности. В последнее столетие абсолютное большинство людей, независимо от экономических успехов стран, доживают до репродуктивного возраста и сами становятся родителями, внося свой вклад в демографический взрыв. Продолжительность жизни за пределами репродуктивного возраста не влияет на ситуацию. Звучит цинично, но именно подавление детской смертности, основной причиной которой являются инфекционные заболевания, стало главным фактором стремительного роста численности населения на нашей планете (Небел, 1993, с. 155–157).

Концепция экологической ниши исходно разрабатывалась на примере животных, что естественно объясняет трудности, с которыми сталкиваются ботаники, имея дело с неподвижными объектами, экологические ниши которых плотно упакованы на ограниченном пространстве. На это обратил внимание, например, Грубб. Он пишет (Grubb, 1977), что, по его мнению, большинству ботаников трудно понять, как все виды растений в сообществе могут занимать различные ниши. Тем не менее, ботаники усвоили основные принципы концепции экологической ниши, заложенные зоологами и гидробиологами, адаптировав их к специфике экологии растений.

Главный принцип, которым руководствуются ботаники, как и зоологи, состоит в том, что каждому виду растений свойственна своя экологическая ниша. Так же как и в отношении животных, экологическая ниша растений представляет собой многомерное пространство, каждая ось которого не что иное, как один из факторов среды. Такими факторами могут быть горизонты среды, где размещены надземные и подземные органы растения; периоды времени года, когда эти горизонты используются растением; специфика и интенсивность использования среды (Работнов, 1983).

Как и в случае с животными, некоторые ресурсы в нишах растений могут быть доступны всем или большинству видов сообщества, например вода при достаточном её содержании в почве. Другие ресурсы могут быть лимитированы, доступны лишь некоторым видам, например, элементы минерального питания в более глубоких горизонтах почвы, элементы минерального питания, содержащихся в труднорастворимых соединениях, вещества, доставляемые сосудистым растениям их симбионтами (Работнов, 1983).

По мнению Уиттекера (1980), для растений большое значение имеет дифференциация ниш, позволяющая избежать прямой конкуренции за ресурсы. Среди адаптаций могут быть такие как последовательное короткое цветение, уменьшающее конкуренцию за опылителей, асинхронность в достижении пиков биомассы, что должно приводить к снижению конкуренции за все ресурсы, и т.п. (Heinrich, 1976). Прямую аналогию с растениями можно обнаружить и среди животных, когда близкие виды потребляют пищу разного размера или кормятся в различных горизонтах кроны деревьев, или в различных слоях толщи воды.

Детальный анализ показывает, что принципиальные различия в понимании экологической ниши у растений и у животных отсут-

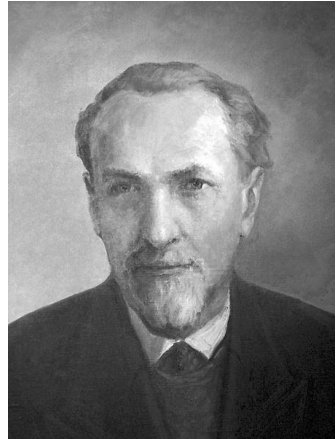
ствуют, различия касаются лишь специфики образа жизни тех и других.

В заключение хотелось бы заметить, что проблема экологической ниши, оставаясь дискуссионной, в настоящее время приобретает особую актуальность в связи с новейшими исследованиями в систематике с применением молекулярно-генетических методов: понятие “ниша” стремительно удаляется от понятия “вид”, хотя очевидно, что оба эти понятия функционально связаны между собой. Вид не может быть некоторой генетической абстракцией, не имеющей своего места и своей истории в экосистемах.

7. Среда и сообщество – основная идея синэкологии (биоценологии)

В названии данной главы я повторил название книги Д.Н. Кашкарова (1933) “Среда и сообщество (основы синэкологии)”. Тем самым я хочу подчеркнуть главную идею синэкологии, или биоценологии, – неразрывную связь каждого конкретного сообщества организмов и его истории со средой обитания, со всем сложным комплексом абиотических и биотических факторов.

Прежде чем перейти к изложению основной части данной главы, мне хотелось бы сказать несколько слов о выдающемся российском экологе Данииле Николаевиче Кашкарове. Кашкаров занимает особое место в развитии российской экологии, биоценологии прежде всего. Выпускник кафедры зоологии Московского университета, ученик академика М.А. Мензбира, опытейший полевой эколог, Кашкаров много сделал для приобщения российской науки к достижениям современной для его времени мировой экологии. Этому способствовало владение Кашкаровым иностранными языками и его личное общение с европейскими и североамериканскими учёными. В разные годы Кашкаров стажировался в университетах Европы и Соединённых штатов. Он был лично знаком с таким выдающимся экологом, как В. Шелфорд. Благодаря Кашкарову успехи российской (советской) экологии произвели на Шелфорда настолько сильное впечатление, что он обратился к руководству университета г. Урбана, штат Иллинойс, ввести для студентов в качестве иностранного русский язык вместо французского языка (Новиков, 1980, с. 133).



Даниил Николаевич Кашкаров, 1878–1941.
Копию работы художника Антонщикова любезно передал правнук Д.Н. Кашкарова Р.Д. Кашкаров

Именно Кашкаров, приняв активное участие в создании Среднеазиатского университета (г. Ташкент) и заняв в Университете должность профессора, стал инициатором полевых биоценологических исследований на примере экосистем пустынь Средней Азии. Им написаны и изданы первые в России (СССР) учебники экологии, на которых выросло поколение отечественных экологов. В этих учебниках Кашкаров блестяще использовал личный опыт полевого эколога, традиции российской школы экологии и опыт мировой, особенно североамериканской экологии, которая в те годы закладывала фундамент современной науки (Кашкаров, 1933, 1938; Кашкаров, Коровин, 1936; Кашкаров, Станчинский, 1929). Большое влияние на развитие экологии в нашей стране оказала переведённая Кашкаровым монография английского эколога Чарльза Элтона (1934).

Если бы не ранний уход Кашкарова из жизни, его влияние на развитие не только российской, но и мировой экологии оказалось бы ещё более сильным. Кашкаров скончался 26 ноября 1941 г. во время перелёта в транспортном самолёте из блокадного Ленинграда на станцию Хвойная Новгородской области, где он и похоронен. Более подробные сведения о жизни и творчестве Кашкарова можно найти в статьях П.В. Терентьева (1948) и Г.А. Новикова (1980).

Как было сказано выше, синэкология, или экология сообществ, официально признана в качестве самостоятельного раздела экологии в 1910 г. на Третьем ботаническом конгрессе в Брюсселе (Кашкаров, 1938, с. 12). Однако основное понятие синэкологии, прочно закрепившееся в мировой литературе, *биоценоз*, появилось задолго до этого официального события. В современной литературе понятия *синэкология* и *биоценология* стали практически синонимами. Причём термин *биоценология* применяется чаще. Целесообразность использования обоих этих понятий не всегда очевидна из-за размытости границ.

В словаре современной отечественной экологии слова биоценоз, биогеоценоз и экосистема встречаются, пожалуй, чаще других. Понятиям, обозначаемым именно этими терминами, и посвящена в основном данная глава.

Понятие *биоценоз* было предложено немецким зоологом Мёбиусом (Möbius Karl August) в 1877 г. для описания скоплений двусторчатых моллюсков, устриц, на так называемых устричных банках (Möbius, 1877, с. 75–76; цит.: Кашкаров, 1933, с. 266–267): “Таким образом, каждая устричная банка является сообществом живых существ, собранием видов и скоплением особей, которые нахо-

дят здесь всё необходимое для их роста и существования, т.е. соответственный грунт, достаточно пищи, надлежащую солёность и благоприятную для их развития температуру.



Карл Мёбиус,
1825–1908

Всякий живущий здесь вид представлен наибольшим количеством особей, которое может развиваться до взрослого состояния в окружающих его условиях, так как у всех видов число особей, достигающих зрелости в каждом периоде размножения, меньше числа зародышей, появившихся на свет на это время.

Общее число зрелых особей всех видов, живущих вместе в какой-либо области, является число выживших зародышей, явившихся на свет во все прошедшие периоды. Эта сумма выросших зародышей представляет некоторое количество жизни, которое проявляется в некотором количестве особей и которое, как и всякая жизнь, поддерживается путём размножения.

Наука, однако, не имеет слова, которым такое сообщество живых существ могло бы быть обозначено; нет слова для обозначения сообщества, в котором сумма видов и особей, постоянно ограничиваемая и подвергающаяся отбору под влиянием внешних условий жизни, благодаря размножению, непрерывно владеет некоторой определенной территорией. Я предлагаю слово *Biocenosis* для такого сообщества”.

Соответствующая, Десятая глава в книге Мёбиуса (Möebius, 1877) названа “Устричная банка есть биоценоз, или сообщество” (Eine Austerbank ist eine Biocönose oder Lebensgemeinde). Ключевой абзац в оригинальном немецком написании выглядит так (с. 76): “Die Wissenschaft besitzt noch kein Wort für eine solche Gemeinschaft von lebenden Wesen, für eine den durchschnittlichen äusseren Lebensverhältnissen entsprechende Auswahl und Zahl von Arten und Individuen, welche sich gegenseitig bedingen und durch Fortpflanzung in einem abgemessenen Gebiete dauernd erhalten. Ich nenne eine solche Gemeinschaft *Biocoenosis**, oder *Lebensgemeinde*.”

* Von βίος, das Leben, und κ οίνότης, etwas gemeinschaftlich haben.“

Второй греческий корень слова *bio-coenosis* Мёбиус толкует точно по смыслу, который он придаёт этому понятию – “есть *нечто* общее” (*etwas gemeinschaftlich haben*), в отличие от традиционного современного толкования “общий” (например, Шилов, 1997, с. 373). Специфическую окраску толкованию Мёбиуса придаёт слово *нечто* (*etwas*).

Спустя полвека российско-польский ботаник И.К. Пачоский (подробнее о нём ниже) внёс существенное дополнение в концепцию Мёбиуса, введя понятия *фитоценоз* и *зооценоз* для обозначения самостоятельных сообществ растений и животных, из которых состоит биоценоз, и “...оставив за биоценозами обозначение комплексов совместной жизни тех и других организмов” (Пачоский, 1915, с. LV).

Точка зрения Пачоского, естественно воспринимаемая и продуктивно используемая современной экологией, не сразу получила признание. Так, Кашкаров (1933, с. 94) в довольно резкой форме высказался против использования понятий *фитоценоз* и *зооценоз*: “Кто входит в биоценоз или в сообщество? В него входят *все организмы, обитающие в данном местообитании*: растения и животные. Невозможно говорить о *фитоценозах* или о *зооценозах*, ибо ни в одном местообитании *не может быть динамической равновесной системы, которая состояла бы только из растений или только из животных*: тем более нельзя говорить о биоценозах насекомых (энтомоценозах) или птиц (орнитоценозах). Такая терминология свидетельствует о полном непонимании сущности биоценоза как естественного комплекса. Животные не могут существовать изолированно от растений” (выделено Кашкаровым). То же, слово в слово, он повторил и в 1938 г., поставив сильный акцент в название одного из разделов – “Биоценоз, но не фито- и не зооценоз” (Кашкаров, 1938, с. 271, 287).

Полное описание Мёбиусом понятия *биоценоз*, приведённое выше, включает все необходимые компоненты, позволяющие перейти от понятия *биоценоз*, к понятию *биогеоценоз*, что в 40-х годах прошлого столетия осуществил наш соотечественник академик Владимир Николаевич Сукачев [1880–1967] в серии публикаций (Сукачев, 1942, 1944, 1945).

Мёбиус пишет (Moebius, 1877, с. 75, цит.: Кашкаров, 1933, с. 266):

“...Устричная банка является... собранием видов и скоплением особей, которые находят здесь всё необходимое для их роста и существования, то есть соответственный грунт, достаточно пищи, надлежащую солёность и благоприятную для их развития температуру”.

Не трудно заметить, что собрание видов и перечисленные Мёбиусом экологические факторы, такие, как грунт, пища, солёность и температура, в комплексе соответствуют современному представлению о биогеоценозе или экосистеме.

К понятию *биогеоценоз* Сукачев подходил постепенно. Например, в 1935 г., обсуждая основные понятия фитоценологии, он обратил внимание на то, что границы фитоценозов определяются, в том числе “распределением... всего комплекса прямодействующих факторов местообитания” (Сукачев, 1935, с. 15). В этой работе он неоднократно подчёркивает связь между факторами среды и “характером” фитоценозов, т.е. связь между *био-* и *гео-*, что в будущем воплотится в понятие *биогеоценоз*.

Понятие *биогеоценоз* Сукачев впервые предложил в 1942 г. После пространного рассуждения о взаимодействии “сфер” земной поверхности и критики термина *ландшафт*, он (Сукачев, 1942, с. 7–8) пишет: “Слово ландшафт для этого понятия нельзя признать удачным... Более целесообразным, мне кажется, применять к этому элементарному участку земной поверхности выражение *геоценоз* (курсив мой – *А.Н.*) (от слова *koinos* – по-гречески – община) по аналогии употребляемыми биологами выражениями биоценоз, фитоценоз и зооценоз. Соответствующие им физико-географические элементы геоценоза целесообразно объединить в понятие экотопа (термин предложен академиком Г.Н. Высоцким и равнозначен термину *биотоп* зоологов...). Экотоп, в свою очередь, складывается из эдатопа (участок педосферы вместе с частью литосферы и гидросферы, входящих в состав геоценоза) и климатопа (часть атмосферы, с её элементами, входящими в состав геоценоза). Для того чтобы подчеркнуть роль биоценоза в жизни этого целого комплекса, можно было бы его назвать *биогеоценозом* (курсив мой – *А.Н.*), но для краткости дальше я буду употреблять выражение геоценоз (как бы географический ценоз).

Соотношение этих явлений природы между собой и их взаимобусловленность может быть представлена в виде следующей схемы (рис. 1)”. Этот рисунок автора я воспроизвожу на рис. 17. Подпись под рисунком в статье Сукачева отсутствует.

По мнению Сукачева (1942, с. 8) в отношении биогеоценозов (геоценозов) применима классификация: “Так называемые типы леса ... должны трактоваться именно как типы лесных геоценозов... В таком же смысле следовало бы употреблять и выражения тип тундры, тип болота, тип степи, тип луга и т.п.”. Именно это предложение Су-

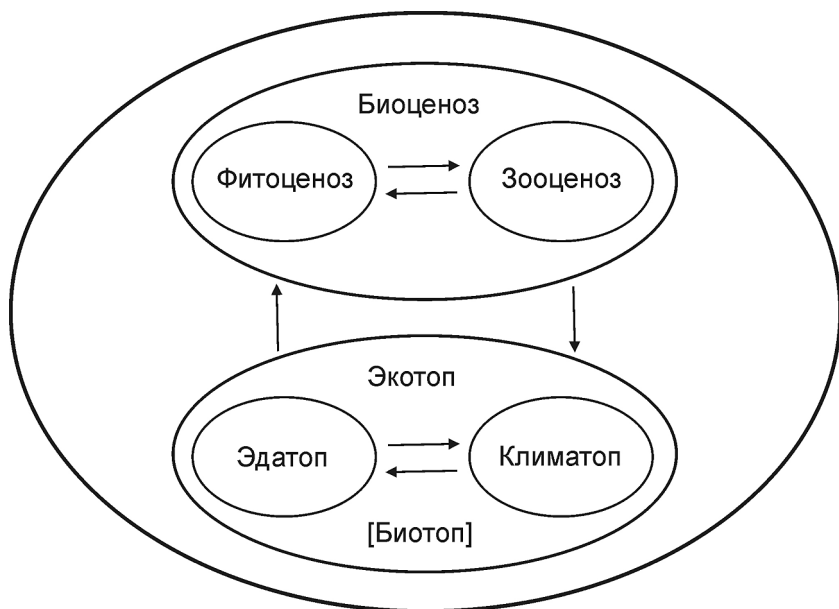


Рис. 17 (из Сукачев, 1942, с. 8). Схема биоценоза (геоценоза). В статье Сукачева подпись под рисунком отсутствует. Подробности в тексте

качева стало наиболее востребованным в отечественной экологии, прежде всего в лесоведении.

Следующая работа Сукачева (1944) принципиально не отличается от его предыдущей работы, которую мы обсуждали выше. Значительная её часть также посвящена критике географов. Понимая близость понятий *ландшафт* и *биогеоценоз*, Сукачев (1944, с. 214) даёт следующее разъяснение: “...В обычном языке ландшафт понимается совсем в другом смысле, а затем для рассматриваемого явления взаимодействие в подземных частях не менее характерно, чем в надземных, что не вяжется с обычным представлением о ландшафте”. И далее следует дословное повторение предыдущей публикации. Подобными противопоставлениями биогеоценоза ландшафту Сукачев создал прецедент для дискуссии.

Спустя год вышла работа Сукачёва с характерным названием “Биогеоценология и фитоценология”, где, повторяя содержание двух предыдущих публикаций, он делает основной акцент на взаимодействии всех компонентов в биогеоценозе, вводя для этого специальный термин – *коакция*, который (coaction), вероятно, он заимствовал

у американских экологов (Clements, Shelford, 1939). Сукачев (1945, с. 447) пишет: “Для биогеоценозов характерна определённая, ему только свойственная система взаимовлияний (*коакций* – курсив мой – А.Н.) 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 широком дарвиновском смысле), либо в форме благоприятных явлений, которые большей частью выработались в свою очередь под влиянием борьбы за существование”.

Большинство аспектов, связанных с понятием биогеоценоз, наиболее полно изложено в монографии Николая Владиславовича Дылиса (1978).

Понятие *биогеоценоз* не получило распространения в мировой литературе. Оно широко используется в отечественной лесной типологии (например, Рысин, 2006), или его используют как синоним понятия “экосистема”. Сукачев, ссылаясь на Тэнсли (Tansley, 1935), сам пришёл к выводу, что “Понятие биогеоценоза близко к понятию экосистемы, предложенному Тэнсли” (Сукачев, 1945, с. 449).

Тэнсли пишет (Tansley, 1935, с. 299): “Clements’ earlier term “biome” for the whole complex of organisms inhabiting a given region is unobjectionable, and for some purposes convenient. But the more fundamental conception is, as it seems to me, the whole *system* (in the sense of physics), including not only the organisms-complex, but also the whole complex of physical factors forming what we call the environment of the biome – the habitat factors in the widest sense. Though the organisms may claim our primary interest, when we are trying to think fundamentally we cannot separate them from their special environment, with which they from one physical system”. “Ранее предложенный Клементсом термин “биом” для всего комплекса организмов, населяющих конкретный регион, не вызывает возражений и в некоторых случаях весьма удобен. Но более глубокая концепция, как мне кажется, всей *системы* (как это понимается в физике), включает кроме комплекса организмов, также и



Артур Тэнсли,
1871–1955

весь комплекс физических факторов, образующих то, что мы называем окружающей средой биома – факторы места обитания, понимаемые в самом широком смысле этого слова. Организмы, конечно, могут претендовать на наше особое внимание, но когда мы пытаемся мыслить глубже, мы не можем отделить от них их специфическую среду обитания, с которой они образуют единую физическую систему”.

Далее Тэнсли пишет (Tansley, 1935, с. 299–300): “It is the systems so formed which, from the point of view of the ecologist, are the basic units of nature on the face of the earth. Our natural human prejudices force us to consider the organisms (in the sense of the biologist) as the most important parts of these systems, but certainly the inorganic “factors” are also parts – there could be no systems without them, and there is constant interchange of the most various kinds within each system, not only between the organisms but between the organic and the inorganic. These *ecosystems*, as we may call them, are of the most various kinds and sizes. They form one category of the multitudinous physical systems of the universe, which range from the universe as a whole down to the atom. The whole method of science, as H. Levy (1932) has most convincingly pointed out, is to isolate systems mentally for the purposes of study, so that the series of *isolates* we make become the actual objects of our study, whether the isolate be a solar system, a planet, a climatic region, a plant or animal community, an individual organism, an organic molecule or an atom. Actually the systems we isolate mentally are not only included as parts of larger ones, but they also overlap, interlock and interact with one another. The isolation is partly artificial, but is the only possible way in which we can proceed”. – “Системы, сформированные таким образом, с точки зрения эколога являются основной единицей природы на лике Земли. Наши естественные предрассудки заставляют нас рассматривать организмы (в понимании биолога) как наиболее важные части этих систем, но их частями являются, конечно, и неорганические «факторы» – без них не может быть никаких систем, так как существует постоянный взаимный обмен самых различных объектов в пределах каждой системы, не только между организмами, но и между органикой и неорганикой. Эти *экосистемы*, как мы их называем, бывают самого разного вида и размера. Они образуют одну из категорий многочисленных систем Вселенной, которые варьируют от Вселенной в целом вплоть до атома. Все научные методы, как показал Леви (Тэнсли ссылается на Levy H., 1932, “The Universe of Science”, London), для целей исследования системы мысленно изолируют, в

результате объектами нашего изучения реально становятся серии *изолят*ов, будь то солнечная система, планета, климатическая область, растительное сообщество или сообщество животных, отдельный организм, органическая молекула или атом. Фактически, мысленно изолируя отдельные системы как части более крупных систем, мы осознаём, что они перекрываются, соединяются и взаимодействуют между собой. Изоляция отчасти искусственна, но это единственно возможный путь, по которому мы можем идти”.

В большой статье с тенденциозным названием “Употребление и злоупотребление концепций и терминов, имеющих отношение к растительности” (The use and abuse of vegetational concepts and terms) понятию *экосистема* Тэнсли посвятил специальный раздел – “The Ecosystem”, занимающий четыре журнальных страницы (Tansley, 1935, с. 299–303). Помимо ключевых, дословно процитированных выше абзацев, существенны отдельные замечания Тэнсли, разъясняющие суть его представлений о том, что такое экосистема. В частности, рассуждая о развитии экосистем, он пишет (Tansley, 1935, с. 300): “Некоторые системы развиваются постепенно, неуклонно становясь более высоко интегрированными и с более тонко регулируемым равновесием. Такого рода экосистемы и нормальная автогенетическая сукцессия являются прогрессом на пути к большей интегрированности и стабильности. «Климакс» представляет собой самую высокую степень интеграции и в наибольшей степени приближается к идеальному динамическому равновесию, которое может быть достигнуто в системе, развивающейся в данных условиях и с теми компонентами, которые она содержит”.

Далее Тэнсли пишет: “Большие региональные комплексы мира являются важными детерминантами основных наземных экосистем, они способствуют формированию *частей* (компонентов) в экосистемах, как это делают почва и организмы... климатические комплексы имеют большее влияние на организмы и на почву экосистемы, чем эти последние на климатические комплексы, но их совместное действие нельзя исключить полностью.

...Почвенные комплексы появляются и развиваются частично под влиянием горных пород, частично под влиянием климата и частично под влиянием биома.

Наконец, появляется организменный комплекс, или биом, в котором растительность играет ведущую роль, за исключением некоторых особых случаев, как например многие морские экосистемы.

Первостепенная важность растительности состоит в том, что мы ожидаем полную зависимость, прямую или косвенную, животных от растений. С этим фактом не поспоришь, однако громкие фанфары «биотическое сообщество» всего лишь дуновение ветерка. Нельзя сказать, что животные не имеют существенного влияния на растения и таким образом на весь организменный комплекс. Они могут даже изменять первичную структуру климаксной растительности, но обычно они не делают этого. И пусть экологи растений и животных сообща всеми доступными средствами изучают состав, структуру и поведение биома. До тех пор, пока они не сделают этого, мы не овладеем фактами, единственно которые смогут дать нам точную и полную картину жизни биома, того, что представляют собой животные и растения как компоненты (экосистем).

...Порядок стабильности химических элементов, конечно, значительно выше, чем экосистемы, состоящей из компонентов относительно нестабильных – климат, почва и организмы... Тем не менее, некоторые из вполне развитых систем – «климаксы» – имеют действительно самоподдерживаемую устойчивость на протяжении тысяч лет.

...Когда мы рассматриваем длительные периоды геологического времени, мы, естественно, должны принимать во внимание появление среди доминант новых типов, а также сокращение и исчезновение старых типов организмов”.

В “Заключении” Тэнсли (Tansley, 1935, с. 306) пишет: “Углублённая концепция рассматривает биом вместе со всеми действующими неорганическими факторами окружающей среды как *экосистему*, особую категорию среди физических систем, которые образуют Вселенную. В экосистеме органические и неорганические факторы одинаково являются *компонентами*, которые находятся в относительно стабильном динамическом равновесии. Сукцессия и развитие представляют собой примеры универсальных процессов, стремящихся к созданию такого рода уравновешенных систем”.

Спустя несколько лет Тэнсли повторил данное им ранее определение экосистемы и добавил к нему понятие *экотон* (ecotope) (Tansley, 1939, с. 228): “A unit of vegetation considered, but the animal habitually associated with them, and also all the physical and chemical components of the immediate environment or habitat which together form a recognizable self-contained entity. Such a system may be called an *ecosystem* (Tansley, 1935), because it is determined by the particular portion, which we may call an *ecotope* (Greek τόπος, a place), of the physical

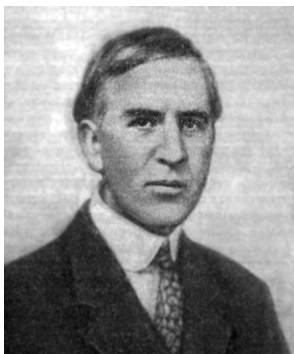
world that forms a *home* (οἶκος) for the organisms which inhabit it”. – “Растительность, связанные с ней животные, все физические и химические компоненты из непосредственного окружения или местообитания образуют обособленный объект. Такую систему можно назвать *экосистемой* (Tansley, 1935), поскольку она ограничена определённым участком территории, который, в свою очередь, можно назвать *эктопом* (греч. τόπος, место), физическое множество которой образует жилище (οἶκος) для населяющих его организмов”.

Несмотря на очевидное сходство двух концепций, концепции биогеоценоза Сукачева и концепции экосистемы Тэнсли, взгляды авторов заметно различаются на основное свойство климаксовой стадии сукцессии – её относительную устойчивость.

Однако внимательно читая Сукачева, понимаешь, что как опытный ботаник он, конечно, соглашается с основными принципами развития сукцессии, приводящее систему в относительно устойчивое состояние, но, находясь под влиянием идеологии того времени, вынужден искать компромисс между наукой и политикой (Сукачев, 1942, с. 16): “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 подразделение будет *неверным* (курсив мой – А.Н.), 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... 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”.

В другой работе Сукачев (1945, с. 448) даёт такую оценку климаксовой стадии сукцессии: “Этот процесс саморазвития биогеоценоза не прекращается до тех пор, пока биогеоценоз не будет уничтожен каким-либо воздействием извне. Поэтому не может быть и речи о так называемом *климаксе* биогеоценоза в смысле, придаваемом американскими и западноевропейскими авторами, как нет в этом смысле и климакса растительности”.

Основоположником учения о сукцессии как процессе развития экосистем во времени и в пространстве признан американский ботаник Фредерик Клементс.



Фредерик Клементс,
1874–1945

Однако идея последовательной смены сообществ высказывалась неоднократно задолго до Клементса. История развития концепции смены сообществ детально изложена самим Клементсом в его известной монографии, переизданной в 1963 г. (Clements, 1963) с издания 1928 г., а её первый вариант был опубликован в 1916 г. (Clements, 1916). Клементс приводит множество имён естествоиспытателей, начиная с конца 17-го и до начала 20-го столетия, причастных к развитию концепции экологической сукцессии. Интересные сведения из истории концепции сукцессии

можно найти у Кашкарова (1933, 1938), в том числе о раннем развитии взглядов на смену сообществ в животном мире.

Клементс, ссылаясь на Реннье (Rennie, 1810), сообщает, что впервые термин *сукцессия* в его современном научном значении использовал Де Люк (De Luc, 1806), описывая развитие болот (Clements, 1963, с. 10): “...Сукцессия этих различных зон от границы воды до исходной границы песка представляет собой *сукцессию* изменений, которые протекают во времени в каждой из передовых зон, так что по мере продвижения тростника вперёд позади наступающего тростника образуются новые зоны, в том самом месте, которое они оставили”. И далее следует подробное описание смены растительных сообществ зарастающего озера.

Непосредственным предшественником Клементса был американский ботаник, профессор Чикагского университета Генри Коулс (Henry Chandler Cowles [1869–1939]). В самом начале 20-го столетия, когда Клементс только приступал к своим исследованиям, Коулс сформулировал вполне законченную концепцию экологической сукцессии. Все три его основные работы, посвящённые смене растительных сообществ, опубликованы в “The Botanical Gazette” (Cowles, 1899, 1901, 1911), издаваемом в Чикаго.

Исследуя закономерности распределения растительных ассоциаций на дюнах озера Мичиган и в окрестностях Чикаго (Cowles, 1899,

1901), Коулс сформулировал основные положения растительной сукцессии, изложенные им в обобщающей статье. Он, в частности, пишет (Cowles, 1911, с. 161): “Работа последних 10 лет ясно показала, что имеются растительные циклы, которые в точности соответствуют циклам эрозии, они включают периоды юности, характеризующиеся энергией развития и быстрого изменения, период зрелости и, наконец, один из старческих возрастов, который характеризуется замедленным преобразованием и приближением к стабильности или, по крайней мере, к равновесию. В конце растительного цикла нет такого универсального свойства, как базовый уровень физиографа (the base level of the physiographer – имеются в виду индикаторные виды – *A.H.*), так как завершение растительного аспекта зависит от климата и поэтому называется климатической формацией. Так, на востоке Соединённых штатов конечной стадией является мезофитный лиственный лес, дальше к северу и к тихоокеанским штатам это хвойный лес; в огромном поясе от Техаса до Саскачевана последняя стадия представлена прерией; и в аридном юго-западе – пустыней”.

Интересно замечание Тэнсли (Tansley, 1935, с. 284), современника Коулса. По его мнению, “Коулс не был первым, кто начал изучать сукцессии, но среди работающих в этом направлении его выделяли поразительная полнота и красота сукцессионных серий, а его живая манера изложения и энтузиазм стимулировали развитие исследований в этом направлении..., особенно в англоговорящем мире. В течение первого десятилетия нынешнего века (20-го – *A.H.*) Коулс, как никто другой, сделал для создания и увеличения наших знаний о сукцессии и установления её общих закономерностей. Благодаря проницательным и тщательным наблюдениям, ясному представлению (материала) он стал великим пионером в данной области”.

Однако теорию растительных сукцессий в её современном виде создал, конечно, Клементс. Основные положения концепции экологической сукцессии Клементса состоят в следующем. Сукцессионным процессом управляют многие факторы, такие, как климат, субстрат, рельеф, процессы осадко- и почвообразования, жизнедеятельность животных и самих растений и т.п. Сукцессия состоит из сериальных (*sere*) стадий, которых может быть от одной до 20 и более. Первичные стадии сукцессии развиваются в экстремальных условиях, на таком субстрате как открытая вода, скалы, песчаные дюны и т.п. образования, широко представленные по поверхности земли. Соответственно пионерами могут быть различные жизненные формы,

такие, как водные растения на открытой воде, лишайники на голых скалах, травянистые растения – ксерофиты на дюнах, или галофиты в засоленных регионах. Начальным стадиям свойственны широкие параллелизмы в различных областях планеты и обычно они занимают относительно длительное время. Завершающая стадия (или климакс) существует неограниченно долго и в общих чертах воспроизводит себя из поколения в поколение.

В изложении Клементса, сукцессия растительного сообщества, которое он называл “сложным организмом” (the complex organism), является аналогом индивидуального развития организма, за что его неоднократно критиковали, например Тэнсли. Настроенный на жёсткую критику, Тэнсли пишет в начале своей большой статьи (Tansley 1935, с. 295): “Если некоторые из моих замечаний грубоваты и провокационны, я, конечно, прошу моего старого друга доктора Клементса и моего более юного друга профессора Филиппа простить меня”.

Кашкаров (1938, с. 292–295) посвятил критике Клементса его современниками несколько страниц в специально выделенном разделе с тенденциозным названием “Устойчивость биоценоза. Биоценоз – не организм”, где приводит, в частности, слова известного ботаника Браун-Бланке, что в рассуждениях Клементса “полно фантазии”.

Однако критика Клементса по данному аспекту представляется мне избыточной. Прав был И.А. Шилов (1997, с. 433), когда писал: “Современная концепция экологических сукцессий расходится с представлениями Ф. Клементса лишь по некоторым относительно второстепенным пунктам”.

Для Клементса “сложный организм” это скорее образ, чем прямая аналогия. В разделе “Сущность сукцессии” (Essential nature of succession), обсуждая аспект развития сообщества, он пишет (Clements, 1963, с. 6): “На сущность сукцессии указывает её имя. Она представляет собой серию последовательных растительных сообществ, отмеченных сменой жизненных форм, от более низких к более высоким. Сущность сукцессии, как прогрессивное развитие формации, заключается во взаимодействии трёх факторов – таких, как место обитания, жизненные формы и виды. В этом развитии место обитания и популяция влияют и реагируют друг на друга, меняясь местами подобно причине и следствию, пока не будет достигнуто равновесное состояние. Так же как и в отношении особи, факторы места обитания являются, по существу, аргументом функции сообщества, причиной его ответных реакций, роста и развития, а, следовательно, и структу-

ры. Сукцессию следует рассматривать как процесс развития или как жизненную историю климаксной формации. Она является основой естественного процесса растительной жизни, который заканчивается взрослой, или конечной, формой этого сложного организма. Все стадии, предшествующие климаксу, являются стадиями роста. Они имеют такое же отношение к конечной устойчивой структуре организма, как и размножающееся растущее растение к взрослой особи. Более того, всякий раз, когда позволяют условия, взрослое растение повторяет своё развитие, воспроизводит самое себя; точно так же поступает климаксная формация. Эту параллель мы можем продолжить значительно дальше. Цветущие растения могут повторить себя полностью, могут пройти начальное воспроизводство от исходной эмбриональной клетки, воспроизводство может быть вторичным, или частичным, начинаясь от побега. Подобным образом климаксная формация может повторять одну из основных стадий роста в основной области или воспроизводить себя только в своих позднейших стадиях, как это происходит во вторичных регионах. Короче говоря, процессы естественного развития по своей сути одинаковы как для особи, так и для сообщества”.

И дальше (Clements, 1963, с. 7), обсуждая функциональный аспект сукцессии, Клементс пишет: “Движущая сила сукцессии, развития формации как организма должна быть найдена в реакциях или функциях группы особей, точно так же, как сила роста у единичной особи находится в реакциях или функциях различных её органов. Как у особи, так и в сообществе ключом к развитию является функция, где структура выступает в качестве отображения развития. Таким образом, сукцессия является преимущественно процессом, развитие которого выражено в определённых начальных и промежуточных структурах и стадиях, но окончательно зафиксировано в структуре климаксной формации. В этом сложном и часто неясном процессе составляющие его функции поддаются только упорному исследованию и эксперименту. В результате изучающий сукцессию должен ясно различать такую стадию развития, как климакс, которая отображает лишь то, что уже произошло. Каждая стадия, по крайней мере временно, является устойчивой структурой, а текущие процессы могут быть выявлены только посредством наблюдения за развитием из одной стадии сукцессии в другую. Короче говоря, сукцессия может быть изучена должным образом исключительно путём просле-

живания за ростом и падением каждой стадии, а не флористической картины популяции на гребне каждого состояния”.

За год до выхода в свет первого издания книги Клементса (Clements, 1916) вышла работа Пачоского (1915), посвящённая лесам Херсонской губернии, где в вступительном разделе, озаглавленном “Что такое растительное сообщество”, он излагает концепцию экологической сукцессии. Хотя Пачоский не использует принятые Клементсом термины *сукцессия* и *климакс*, но его взгляды на развитие растительного сообщества весьма близки взглядам Клементса. Он пишет (Пачоский, 1915, с. XXX – в данном разделе Пачоским принята нумерация римскими цифрами; курсив Пачоского): “...везде мы переходим от простого к сложному, от еле намеченного – к выраженному под конец крайне ярко, от малой живой растительной массы – к наибольшей, которая только может развиться в данном климате и на данной площади, ...от циклов развития прерывистых, периодических – к сплошному циклу развития, от почти полного отсутствия взаимной связи между растениями – к связи чрезвычайно сильной, от почти полного влияния на среду – к чрезвычайно интенсивному... всё это в общем идёт в *порядке развития* прогрессивного, точно всё это *последовательные стадии*, выступающие на смену предыдущим, уже пройденным”.

Далее Пачоский (1915, с. LVI–LVII) пишет: “Многие типы... вероятно, развили уже всё, что было в них заложено, ...и дальше прогрессировать, быть может, уже *не могут*...”

...Растительное сообщество есть комплекс растений, ...который образует закономерное целое, стремящееся использовать возможно полно производительные силы занимаемого ими участка земли... В результате этих постоянных изменений в определённую сторону – именно в сторону увеличения количества растительной массы, как сам комплекс, составляющий социальную среду, так и среда по отношению к нему внешняя, *будут неизбежно переходить* от состояний более простых и менее устойчивых к состояниям *более сложным и более устойчивым*”.

Пачоский (1921) последовательно внедрял в экологию термин *фитосоциология*, однако это понятие не получило распространения в современной науке.

Пачоский (1915, с. LXII) интуитивно чувствовал, что развитие сообщества может быть воспринято как аналог организма: “...Сообщество *не есть* определённый индивидуум, а коллектив не-

определённый по размерам, компоненты которого входят в состав его *различных* колеблющихся в известных рамках *сочетаниях*”.

Аналогию растительного сообщества (леса) с организмом мы находим также в трудах известного российского лесоведа начала прошлого века академика Георгия Николаевича Высоцкого [1865–1940]. В своём выдающемся исследовании, посвящённом влиянию леса на факторы окружающей природной среды (процесс *пертиненции*), Высоцкий (1930; цит.: 1960, с. 151) пишет: “...Лес есть собирательный организм, развивающийся в определённой *среде*, составляющей его условия произрастания... Таким образом, перед нами сложная комбинация организма и среды его развития – *композиции организмов леса и композиции факторов среды*. Между этими двумя композициями должно существовать соответствие, которое мы называем *гармонией*. Отсутствие гармонии делает соотношения неустойчивыми и неподходящие организмы вымирающими, уступающими своё место другим, более приспособленным к данным условиям существования” (выделено Высоцким). Этот небольшой абзац содержит, кстати, намёк на сукцессию и на её завершающую стадию – климакс: “уступающим своё место другим, более приспособленным к данным условиям существования”.

В России одновременно с Пачоским концепцию экологической сукцессии активно развивал другой известный ботаник, Роберт Иванович Аболин [1986–1938]. Предложенная им схема развития болот (Аболин, 1914) является, возможно, первым в России детальным анализом смены растительных формаций как основы сукцессионного процесса, что следует, в частности, из ссылки Пачоского (1921, с. 200), где он приводит схему развития болот, ранее опубликованную Аболиным (см. ниже).

Примечательно, что своим учителем Аболин считал Сукачева, хотя он был моложе его всего на шесть лет. В работе, посвящённой процессу развития болот, Аболин (1914, с. 240) тепло благодарит Сукачева: “...Считаю приятнейшим своим долгом отметить то участие добрым советом и указаниями своего учителя, руководителя и товарища на почве общей работы – В.Н. Сукачева, которое так часто мне помогало разобраться в различных сложных вопросах...”

Аболин использовал своеобразную терминологию, которая не получила распространения в науке. Вот один из примеров описания Аболиным (1914, с. 232) иерархии экологических систем: “...Все эпигены в своей общей совокупности представляют одно сложное гео-

графическое явление, сложное компактное образование, в виде *эпигенемы* выстилающее всю сушу от экватора до полюсов”. Эпигенемой Аболин называет биосферу.

Тем не менее, в большой статье, несмотря на тенденциозное название (Аболин, 1914. “Опыт эпигенетической классификации болот”), автор подробно и ясно излагает смену стадий в процессе развития болот и приводит наглядную схему этого процесса, которую мы воспроизводим на рис. 18. Эту схему в несколько изменённом виде позднее опубликовал Пачоский (1921), считая её образцовой иллюстрацией смены растительных сообществ.

Аболин выделяет четыре главные фазы смены болотных формаций по характеру обеспечения влагой, приводит доминирующие на каждой стадии виды растений и сопутствующие им растительные комплексы (см. рис. 18). В работе Клементса, вышедшей двумя годами позже (Clements, 1916), мы находим идентичные описания развития растительных сообществ на болотах и аналогичные схемы последовательности стадий сукцессии, хотя терминология в части основных понятий биоценологии у Клементса и Аболина не совпадает.

В последние годы жизни Аболин работал во Всесоюзном институте растениеводства, ныне носящем имя репрессированного академика Н.И. Вавилова, создавшего этот институт. Согласно информации, размещённой на сайте данного института, Аболин также был репрессирован и расстрелян в 1938 г. в Ленинграде.

В России на развитие биоценологии заметное влияние оказали работы выдающегося датского ботаника Евгения Варминга (Johannes Eugenius Wülow Warming [1841–1924]), прежде всего его книга, посвящённая экологической географии растительных сообществ (Warming, 1896). Переведённая на русский язык (Варминг, 1901), она пользовалась большой популярностью в России.

По сути, это было первое изданное в нашей стране пособие по общей экологии. Варминг, придерживаясь взглядов Геккеля на экологию (Haesckel, 1866), подробно обсуждает *специфику* большого числа экологических факторов в контексте их влияния на растения и детально описывает влияние этих факторов на растительные сообщества.

Особого внимания заслуживает введённое Вармингом понятие “жизненная форма”. Варминг пишет (цит.: 1901, с. 3, 148): “...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 приноровлено

их внутреннее и внешнее строение и их внешний вид к этим условиям, т.е. мы приступаем к изучению жизненных форм растительного мира... жизненные формы в морфологическом, физиологическом и анатомическом отношении находятся в согласии с теми различными экономическими и общественными условиями, среди которых они живут”.

В то время в Европе и в России *экономическими условиями* иногда называли экологические факторы, а под *общественными условиями* подразумевалась структура и специфика сообществ растений, что, как говорилось выше, привело Пачоского к созданию особого направления в биоценологии – фитосоциологии. В традиции американской экологической литературы более характерно для обозначения экологических факторов в широком смысле употреблять прилагательное *environmental*, т.е. относящийся к окружающей среде.

Жизненные формы, ясно указывая на связь морфофизиологических адаптаций видов с теми или иными экологическими факторами, позволяют успешно оперировать такими понятиями, как дивергенция и параллелизмы, причём не только среди растений, но и среди животных.

Варминг (1901, с. 4) обратил внимание на то, “...что различные виды растений под влиянием одних и тех же факторов *достигают при своём развитии одной и той же цели весьма различными путями*” (выделено Вармингом).

Одно из наиболее существенных замечаний Варминга касается трудностей, связанных с диагностикой признаков, которые в одних случаях указывают на родственные связи, а в других – на параллелизмы жизненных форм. Позже, в 1922 г., Вавилов в своём знаменитом труде “Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости” первые назовёт *радикалами*, а вторые – *изменяющимися признаками* и обратит внимание на то, что “могут возникать параллельные ряды экотипов у разных видов и родов” (цит.: Вавилов, 1967, с. 57).

Варминг (1901, с. 5) приводит примеры экологических параллелизмов на ещё более высоком уровне, на уровне семейств: “...Виды растений, принадлежащие к весьма отдалённым в системе семействам, бывают весьма похожи друг на друга по внешней форме своих органов питания. Хорошим примером таких *биологических признаков* (Вавиловские *экотипы* – А.Н.) служат кактусы, кактусообразные молочайные и кактусообразные стапелии. 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”.

Концепция экологической сукцессии и климакса как её завершающей стадии развивалась прежде всего на примере растительных сообществ, что естественно, так как растительные сообщества первичны по отношению к сообществам животных, а их облик, облик фитоценозов (*физиогномика* по Гумбольдту) наиболее выразительно характеризует стадии сукцессии.

Однако почти одновременно с развитием концепции растительных сукцессий стали появляться работы, посвящённые смене зооценозов. Так, уже в 1908 г. была опубликована большая статья американского орнитолога Адамса (Adams, 1908) с характерным названием “The ecological succession of birds” (Экологическая сукцессия птиц), где автор обсуждает соответствие определённых сообществ птиц определённым растительным формациям, прежде всего находящимся в стадии климакса. Адамс (Adams, 1908, с. 139) обращает внимание на то, что “Первостепенной характеристикой климакса является его *относительная стабильность* (подчёркнуто Адамсом) в результате доминирования или относительного равновесия ... факторов среды и биотических факторов, регулируемых в процессе сукцессии”. Адамс подчёркивает широкое развитие параллелизмов в развитии растительных сообществ, что сопровождается соответствующими параллелизмами населения птиц, которые он называет, как и растительные сообщества, *формациями* (avian formations).

Существенным замечанием Адамса является то, что доминирующие климаксные сообщества, хотя и занимают, как правило, огромные пространства, но всюду расчленены различного рода включениями, такими, как водные бассейны, скалы и т.п., что не может не влиять на структуру сообщества птиц. В целом статья Адамса является программной. Её особая ценность состоит в том, что в ней сформулировано множество задач, которые, как показало последующее развитие биоценологии, стали предметом специальных исследований.

Среди других работ раннего этапа развития концепции экологической сукцессии можно отметить обзорную статью Шелфорда, в которой он выделил специальный раздел “Successions”. Шелфорд (Shelford, 1915, с. 19) обратил внимание на отставание зоологов по сравнению с ботаниками в изучении эволюции сообществ животных. По его мнению, развитие сообществ животных в принципе не должно отличаться от такового у растений.

В заключение данной главы следует специально обратить внимание на большое практическое значение *теории климакса*. Эта кон-

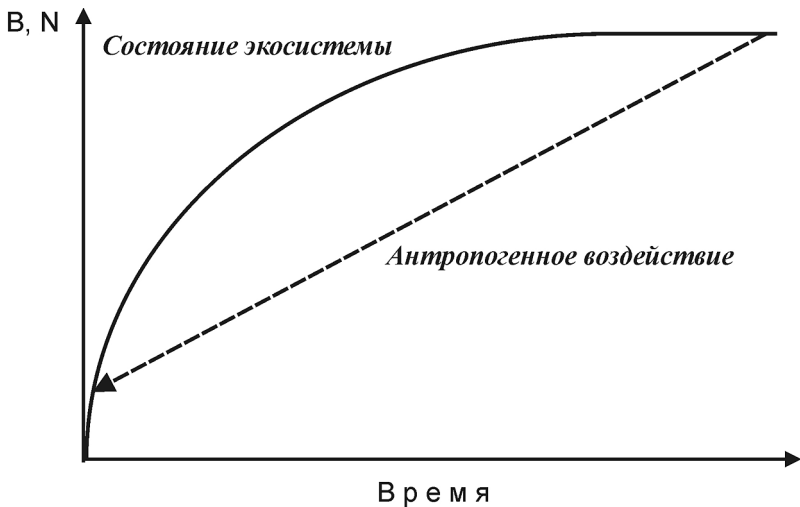


Рис. 19. Схема антропогенного воздействия на экосистему в стадии климакса. В – продукция экосистемы; N – число видов в экосистеме. Пунктирная стрелка показывает быстрые изменения экосистемы “назад” по Маргалефу (1992) под влиянием антропогенных факторов

цепция, хотя и остаётся предметом дискуссии (Одум, 1975; Шилов, 1997), в частности обсуждается вопрос о том, стареет экосистема подобно организму или нет, но в самой общей трактовке она даёт ясное представление о катастрофических последствиях вмешательства человека в экосистемы. Эту проблему подробно и убедительно обсуждает Одум. Он обращает внимание на то, что “урожай на корню, поддерживаемый доступным потоком энергии (E), достигает максимума на зрелых, или климаксных, стадиях сукцессии” (Одум, 1975, с. 327). Роль человека заключается в том, что он разрушает систему, которая достигла максимально возможной продуктивности и максимально возможного в данных условиях видового разнообразия, сводя на нет результаты длительных процессов развития экосистемы. Схема этого разрушительного процесса показана на рис. 19.

В этом контексте интересен взгляд испанского эколога Рамона Маргалефа (Margalef) на сукцессию как на процесс. По мнению Маргалефа, главным свойством сукцессии является асимметрия изменений, в том числе под влиянием антропогенных факторов. Маргалеф (1992, с. 162) пишет: “...Сущностью теории сукцессии является идея асимметрии изменений, а вовсе не идея непрерывного прогрессивно-

го развития одной модальности и в одном направлении. По характерным интервалам времени изменения можно разбить на два класса: 1) быстрые изменения, связанные с упрощением экосистемы, которые непредсказуемы *изнутри* системы и происходят обычно благодаря поступлениям *внешней энергии*; 2) медленные изменения, связанные с *процессами самоорганизации* и типичные для перехода от процесса к структуре... Вся биосфера является ареной распространяющихся процессов сукцессии, прерываемых катастрофами (события класса 1), которые, если они оказываются сравнительно мягкими, возвращают сукцессию на стадию, близкую к одной из уже пройденных... лес растёт сотни лет, но может быть сожжён или вырублен за один день... Всё очень просто, изменения «вперёд» – медленные, изменения «назад» – быстрые... Гораздо проще и быстрее разбить вдребезги часы, чем собрать новые” (курсив мой – А.Н.).

Именно антропогенные факторы являются в настоящее время распространённой повсеместно “внешней энергией”, производящей события класса 1, – быстрые изменения назад (см. рис. 19).

8. В цепях питания еда поедает еду

“Еда еды” (The food of the food) – этой ёмкой фразой более 100 лет назад шотландский морской биолог Джеймс Джонстоун (см. ниже) охарактеризовал суть цепей питания, суть перехода вещества с одного трофического уровня на другой.

Биоценоз как экосистема является структурой, где происходит непрерывный процесс переноса (и превращения) вещества и энергии по трём главным трофическим уровням. Не вдаваясь в детали, этот процесс состоит в следующем: 1) *автотрофы (продуценты)*, превращая кинетическую энергию солнечного света в потенциальную энергию живого вещества, создают первичную биологическую продукцию; 2) *гетеротрофы (консументы)* передают созданное продуцентами органическое вещество по цепям и сетям питания и 3) *редуценты*, замыкая этот процесс, его разлагают.

Величайшим достижением экологической мысли явилось осознание того, что разные организмы, обладая различными способами питания, используют различные механизмы для формирования органического вещества, и что в основании трофической пирамиды, или в начале цепей питания, находятся зелёные растения – *автотрофы* (от др. греч. αὐτός – сам, τροφή – пища), способные синтезировать органические вещества из неорганических. Все остальные организмы являются по отношению к фотосинтезирующим растениям гетеротрофами (от др. греч. ἕτερος – иной, различный и τροφή – пища), или по другой терминологии – консументами.

Я не обсуждаю историю развития идей, связанных с хемосинтезом. Эта проблема занимает особое место в истории экологии. Решающий вклад в её становление и развитие, именно как экологической проблемы, принадлежит нашему выдающемуся соотечественнику Сергею Николаевичу Виноградскому [1856–1953], большую часть жизни проведшему в эмиграции. Не вспомнить имя Виноградского в ряду великих экологов было бы неправильно.

Впервые проблему значительной роли микроорганизмов в общем круговороте веществ Виноградский (1887) озвучил 8 декабря 1886 г. в своей речи на ежегодном собрании членов Императорского института экспериментальной медицины. В качестве эпиграфа к этому

программному выступлению Виноградский использует высказывание Л. Пастера: “...le rôle des infiniment petits m’apparaissait infiniment grand...” (...роль бесконечно малых существ мне видится бесконечно большой...). В этом ярком, эмоциональном выступлении Виноградский обратил внимание на два обстоятельства: на огромные масштабы участия микроорганизмов в разложении органического вещества и в способности многих из них синтезировать органическое вещество из неорганического. То есть, хемосинтезирующие организмы по выполняемой ими функции являются, подобно зелёным растениям, автотрофами. Эти идеи были развиты Виноградским в его многочисленных публикациях, изданных в конце 19-го – начале 20-го столетия. Но уже в этом докладе, опубликованном в 1887 г., Виноградский обратил внимание на сущность вещественно-энергетических процессов, объединяющих во взаимодействии все организмы, населяющие планету Земля. Виноградский (1887, с. 5–6) пишет: “Организованные существа черпают материалы для постройки своих тел из резервуара минеральной природы, где они находят нужные им углерод, азот, водород, кислород и элементы золы. Простая логика уже говорит нам, что если бы накопление углерода, азота и прочих элементов продолжалось бесконечно в одном направлении и не было бы процессов обратных, то запас этих веществ в конце концов истощился бы рано или поздно, как бы он велик ни был.”

По мнению Виноградского, старые для его времени представления о том, что за круговорот превращения вещества и энергии ответственны только растения и животные, уже недостаточны. Он пишет, ссылаясь на Дюма и Буссенго (Dumas, Boussingault) (Виноградский, 1887, с. 7–9): “Для наших знаменитых авторов других факторов органической природы, кроме растений и животных, ещё не существовало, и вот как авторы эти представляли себе вызванный жизнью круговорот веществ (Виноградский приводит оригинальное французское написание и собственный перевод): «Всё, что растения берут из воздуха, они отдают животным, животные же возвращают воздуху – вечный круг, в котором вращается жизнь, но где материя только меняет место». Схема эта более уже не подкупает нас своей простотой и изяществом, как она подкупала современников: слишком ощутительная для нас её неполнота и недостаточность... жизненные процессы животных и растений составляют только *некоторую часть* (выделено Виноградским) общего круговорота веществ... как мы знаем теперь, великий естественный процесс превращения организованных

веществ в неорганические соединения есть результат деятельности микробов”.

Много интересных сведений об экологии микроорганизмов и о вкладе Виноградского в её развитие можно найти в коллективной монографии под общей редакцией Александра Ивановича Нетрусова (2004).

Понятия *автотрофы* и *гетеротрофы* вошли в науку в конце 19-го – в начале 20-го столетия. Авторство обычно приписывают немецкому ботанику Вильгельму Пфефферу (Wilhelm Friedrich Philipp Pfeffer [1845–1920]), много сделавшему для изучения механизмов питания растений, что отражено в его “Физиологии растений” (Pfeffer, 1881, 1897, 1900). Во втором издании этой книги (Pfeffer, 1897, с. 349) Пфеффер, пишет: “Alle Pflanzen, welchen die Fähigkeit abgeht, Kohlensäure zu assimiliren, müssen notwendig auf anderem Wege, also durch Aufnahme von Aussen die für das Gedeihen unerlässliche organische Nahrung gewinnen. In dieser Lage befinden sich demgemäss (abgesehen von Nitrobakterien) sämtliche Pilze und alle übrigen chlorophyllfreien Organismen (Heterotrophe oder allotrophe Pflanzen)... Jedoch auch die autotrophen Pflanzen die normaler Weise den ganzen Bedarf durch die Chlorophyllfunction decken...” – “Все растения, не имеющие возможности ассимилировать углекислый газ, вынуждены прибегать к другим способам, чтобы получить необходимые для роста органические вещества. Соответственно это место занимают (за исключением нитробактерий) грибы и все другие лишённые хлорофилла организмы (гетеротрофные, или аллотрофные растения)... Тем не менее, автотрофные растения нормально покрывают все необходимые потребности за счёт функции хлорофилла...”

В предыдущем разделе “Chemosynthetische Assimilation der Kohlensäure” (Хемосинтетическая ассимиляция углекислоты. Pfeffer, 1897, с. 346–349), Пфеффер, многократно ссылаясь на Виноградского, обсуждает особенности ассимиляции железобактериями (открытыми Виноградским) и нитробактериями.

В обоих немецких изданиях “Физиологии растений” соответствующий раздел называется одинаково – “Aufnahme organischer Nahrung” (Способы органического питания), но в первом издании (Pfeffer, 1881), в отличие от второго, Пфеффер не использует понятия *автотрофы* и *гетеротрофы*.

Другой знаменитый немецкий ботаник Альберт Франк (Albert Bernhard Frank [1839–1900]) в широко известном “Руководстве по

ботанике” (Frank, 1892) многократно и свободно оперирует обоими этими понятиями. Он пишет, например (Frank, 1892, с. 527–528): “Es ist nöthig, diesen principiellen Unterschied in der Ernährung sich klar zu machen; wir wollen daher alle ihre Nahrung selbständig erwerbenden Pflanzen als *autotrophe*, diejenigen, welche sich mit Hülfe von Pilzen ernähren, als *heterotrophe* bezeichnen“ (курсив Франка) – “Необходимо различать принципиальную разницу в рационе питания; самостоятельно питающихся растений, автотрофов, от тех, что питаются с помощью грибов, гетеротрофов”.

Мне не удалось установить, кто первым ввёл понятия авто- и гетеротрофы, но очевидно, что на рубеже столетий 19-го и 20-го оба эти понятия вошли в литературу в их современном значении. Первоначально они были предложены для описания разнообразных способов питания растениями. Пфеффер, в частности, подробно обсуждает гетеротрофное питание не только грибов или водорослей, которых в его время относили к Царству растений, но и некоторых жизненных форм фотосинтезирующих высших растений (Pfeffer, 1897, с. 349 и далее).

Вернадский (1926, с. 89), высоко оценивая открытие авто- и гетеротрофного питания применительно к *живому веществу* биосферы, сообщает, что приоритет принадлежит Пфефферу: “С этой точки зрения организмы делятся на две резко различные группы – на *живое вещество первого порядка* – автотрофные организмы, которые в своём питании независимы от других организмов, и *живое вещество второго порядка* – гетеротрофные и миксотрофные организмы. Деление организмов по их питанию на три группы было введено в 1880-х годах немецким физиологом Пфеффером и является крупным эмпирическим обобщением, богатым разнообразными следствиями. Его значение в понимании природы более велико, чем это обычно думают” (курсив Вернадского).

Трофические связи в экосистемах обычно описывают такими понятиями, как *продуценты*, *консументы*, *редуценты*, вошедшими в экологию в начале 20-го столетия.

Первым, кто широко использовал понятия *продуценты* и *консументы* для описания цепей питания, был, вероятно, британский морской биолог профессор Ливерпульского университета Джеймс Джонстоун (James Johnstone [1870–1932]). В монографии “Условия жизни в море” (Conditions of life on the sea) 50 страниц он посвятил

описанию трофической структуры морских сообществ Северной Атлантики (Johnstone, 1908, с. 206–253).

Во введении к главе, которая, как и вся книга, называется “Условия жизни в море”, Джонстоун (Johnstone, 1908, с. 206) пишет, что “вся масса организмов находится в состоянии динамического равновесия (dynamical equilibrium)”, предполагая, что это равновесие время от времени может смещаться под влиянием внешних факторов – таких, например, как температура и солёность, а затем вновь восстанавливаться.

Собственно трофическим связям посвящён первый раздел этой главы “Питание морских организмов” (The Nutrition of Marine Organisms), который начинается с обсуждения принципиальных различий между продуцентами и консументами (Johnstone, 1908, с. 207–209): “В случае наземных организмов мы можем обнаружить широкие различия между *продуцентами* (producers) и *консументами* (consumers). Продуцентами являются растения, консументами – животные. Животных мы разделяем на хищников, растительноядных и на тех, кто использует как животную, так и растительную пищу... Способ питания типично наземных растений принципиально отличается от способа питания типично наземных животных... Растения являются *продуцентами* (курсив мой – А.Н.), так как они единственные, кто может создавать органику из неорганических материалов... Таким образом (на суше), имеется принципиальное различие между метаболическими процессами животных и растений; а так как только последние могут создавать живое из неорганической субстанции, в то время как первые могут только использовать продукты какого то другого организма, то отсюда следует, что вся жизнь животных на земле зависит от всей растительной жизни. Если бы последние – продуценты – начали постепенно исчезать, то вслед за ними начали бы исчезать первые – консументы... Ниже мы увидим, что среди морских организмов нет такого жёсткого разделения на животных и растения”.

Далее Джонстоун переходит к описанию непосредственно цепей питания, подчёркивая ключевую роль планктона в этом процессе (Johnstone, 1908, с. 210, 212): “Даже когда нектонные или бентосные животные поедают какое то другое животное, мы обнаруживаем, что *еда еды* (*food of the food*, выделил Джонстоун) в конечном итоге является обитателем планктона; и в то же самое время многие рыбы, моллюски, ракообразные и т.п. непосредственно пожирают дрейфующую микроскопическую жизнь моря... Принимая во внимание

различия в понятиях продуценты и консументы, мы видим, что имеется основная масса источника пищи, находящаяся в море в форме планктонных организмов, и эта масса представляет собой доступный источник пищи для консументов”.

Джонстоун был также, вероятно, первым, кто использовал понятие *цепи питания* и разделил консументов на последовательные порядки при переходе с одного трофического уровня на другой (Johnstone, 1908, с. 222): “Thus there are marine animals which eat the organisms of the plankton. But if we push our enquiry into the food organisms of sea animals far enough we find that the plankton creatures are the last of chains of food organisms. Thus the cod feeds on plaice, which feed on mollusks, which feed on diatoms, and other protophyta. The plaice is a food organism of the first degree, the mollusk one of the second degree, and the diatom one of the third degree. Generally speaking we find that the food organisms of the *n*th degree of a carnivorous animal are such as belong to the protophyta of the plankton. And this way we speak of the plankton as constituting the ultimate organized food-stuff of the sea”. – “Существуют морские животные, которые питаются планктонными организмами. Если мы продолжим исследовать питание морских животных, мы обнаружим, что планктонные организмы является последними в цепях пищевых организмов. Так, треска кормится на камбале, которая кормится на моллюсках, которые кормятся на диатомовых и других протофитах. Камбала является пищевым организмом первого порядка, моллюск – второго порядка и диатомовые – третьего порядка. Вообще говоря, мы находим, что пищевые организмы *высшего* порядка это хищное животное, которое является таковым по отношению к протофитам планктона. Рассуждая в этом направлении, мы говорим, что планктон формирует конечные (the ultimate) органические пищевые запасы моря”.

Логика рассуждений Джонстоуна в отношении организации цепей питания в общих чертах соответствует современным представлениям в экологии о переходе вещества с одного трофического уровня на другой. За одним исключением: в приведённых выше рассуждениях Джонстоун помещает продуцентов, фотосинтезирующие организмы планктона, в конец трофического ряда, что, впрочем, не меняет относительный порядок следования консументов в цепи питания. Он пишет (Johnstone, 1908, с. 235): “Но мы также видим, что морские животные питаются преимущественно на других животных, которые мельче, чем они сами, а эти последние на других, ещё более мелких,

так что окончательная (ultimate) органическая пища в море состоит из организмов планктона. Дальше только простейшие растения (protophyta, у Джонстоуна это сборная группа планктонных, фотосинтезирующих организмов), которые в состоянии использовать неорганические соли из морской воды в качестве пищи, превращая их в органический материал с помощью солнечной энергии. Изобилие жизни в море зависит, таким образом, от изобилия планктона”.

Современные экологи Никсон и Бакли (Nixon, Buckley, 2002, с. 782), называя книгу Джонстоуна “Условия жизни в море” “одним из наиболее влиятельных руководств по морской науке для своего времени” (one of the most influential marine science texts of its time), тем не менее, считают предложенную им модель сильно упрощенной. Они находят, что в этой модели “пищевые цепи просты, выпрямлены и поднимаются со дна наверх” (food chains were simple, straight, and driven from the bottom up). При этом авторы напоминают читателям 21-го века, что “природа не так проста” (nature is not so simple). Соглашаясь с сентенцией Никсона и Бакли, стоит заметить, что все современные исследования трофических связей в морских и наземных экосистемах являются ничем иным, как развитием предложенной Джонстоуном и его современниками концепции перехода вещества с одного трофического уровня на другой. Это главное.

Более того, Джонстоун, хотя и не в явной форме, подводит к пониманию того, что между обитателями моря существуют множественные трофические связи, образующие сети питания. В качестве примера можно привести один из прототипов трофической сети, предложенных Джонстоуном (Johnstone, 1908, с. 286): “Мы можем с лёгкостью составить серии из животных, каждый из которых является пищей для другого животного, занимающего более высокое положение в ряду. Как то:

Диатомовые водоросли → моллюски → камбалы → человек;

Диатомовые водоросли → устрицы → человек;

Панцирные жгутиконосцы → веслоногие ракообразные → шпроты → мерланг → треска → человек;

и т.д.”

На схеме, предложенной Джонстоуном, во-первых, “звенья” трофических цепей расположены в “правильной последовательности” – начинается каждый из рядов с продуцентов и далее следуют консументы возрастающих порядков. Во-вторых, строго говоря, каждый из рядов представляет собой трофическую сеть, так как различные ор-

ганизмы собраны в основном в таксономические группы, включающие множество различных видов. В-третьих, при детальном анализе пищевых связей ряды можно соединить вертикальными связями.

Идея *сетей* питания проникла в экологию вскоре после выхода в свет книги Джонстоуна. И уже к концу 20-х годов прошлого столетия получила распространение в литературе (Кашкаров, Коровин, 1936) как многомерная модель множественных сложных и разнонаправленных трофических связей в экосистемах.

В явной форме автором идеи сетей питания является, вероятно, Шелфорд. В 1913 г., т.е., спустя 5 лет после выхода книги Джонстоуна, он опубликовал схему сети питания водных организмов на примере одного из озёр Соединённых Штатов (Shelford, 1913a, с. 70), хотя самого термина *сети питания*, *трофические сети* в то время ещё не существовало. Эту сложную структуру Шелфорд называет *пищевые взаимоотношения* (food relations). Раздел, в котором обсуждаются пищевые взаимоотношения, назван Шелфордом “Равновесие” (Equilibrium). Схему пищевых взаимоотношений из книги Шелфорда, по сути классическую схему сети питания, я воспроизвожу на рис. 20.

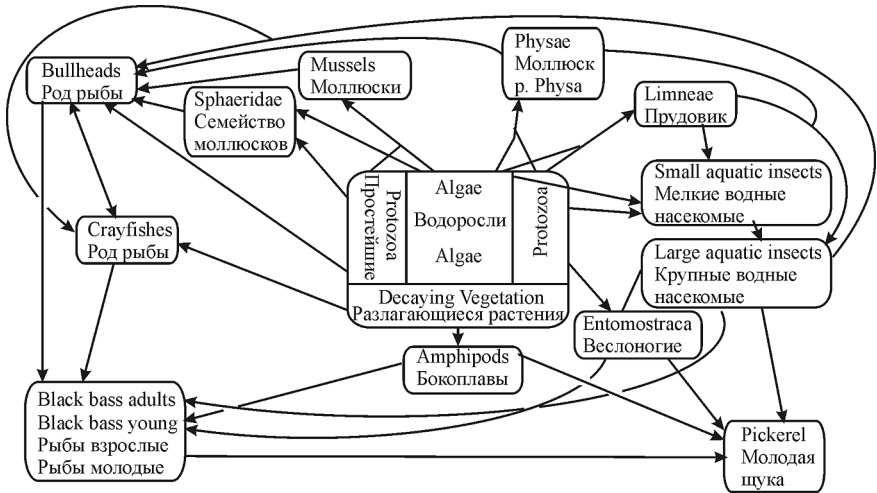
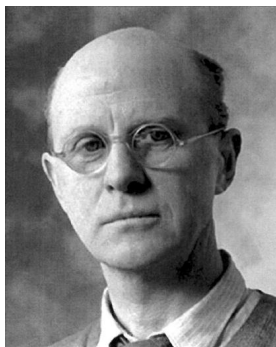


Рис. 20. “Показаны пищевые взаимоотношения водных животных. Стрелки идут от организмов съеденных к тем, которые съели. Пояснения в тексте”. (Shelford, 1913a, с. 70). Чтобы облегчить восприятие рисунка, я перевёл названия организмов с английского языка или с латыни на русский. Шелфорд указывает в тексте, что он вынужден был сокращать названия организмов для лучшего восприятия схемы

Как было сказано выше, по мнению Джонстоуна, вся масса организмов находится в состоянии динамического равновесия, из которого на большее или меньшее время его могут вывести внешние факторы, например погодные условия. Эти факторы приводят к изменению соотношения видов в сообществе, но не меняют общий характер их взаимодействия. К похожим выводам приходит и Шелфорд, обсуждая трофические связи в озёрном сообществе гидробионтов (Shelford, 1913a, с. 72).



Чарльз Элтон,
1900-1991

Но основоположником раздела экологии о трофических связях в экосистемах является, конечно, английский эколог Чарльз Элтон (Charles Sutherland Elton).

В 1927 г., в возрасте 27 лет, он опубликовал книгу “Экология животных”, где сформулировал четыре основных принципа, регулирующих сообщества животных (“general principles regulating animal communities”) (Elton, 1927, с. 55):

- a. “Food-chains and the food-cycle” (Пищевые цепи и пищевой цикл).
- b. “Size of food” (Размер пищи).
- c. “Niches” (Ниши).
- d. “The pyramid of numbers” (Пирамиды чисел).

Элтон так комментирует эти принципы, выделяя каждый из них в небольшой самостоятельный раздел.

Пищевые цепи и пищевые циклы (Elton, 1927, с. 55–56): “Животные не всегда борются за существование, но когда они это делают, то большую часть своей жизни тратят на еду. Еда является таким универсальным и банальным делом, что мы склонны забывать о его важности. Основной движущей силой всех животных является необходимость найти правильную пищу в достаточном количестве. Пища является жгучим вопросом в сообществе животных, и поэтому вся структура и активность сообщества основана на вопросах, связанных с добыванием пищи... Следует иметь в виду, что в конечном счёте в запасании энергии животные зависят от растений, так как только растения в состоянии превратить сырую энергию солнца и химических веществ в съедобную для животных форму. Следовательно, растительные являются основным (basic) классом сообщества

животных. Другим отличием животных от растений является то, что в то время как все растения конкурируют преимущественно за один и тот же класс пищи, диета животных более разнообразна и имеет место значительная дивергенция в их кормовых предпочтениях. Растительные обычно являются жертвой хищников, которые получают энергию солнца из третьих рук, те, в свою очередь, могут нападать на других хищников, и так далее, пока мы не достигнем животное, не имеющее врагов, которое образует, так сказать, конечный пункт (a terminus) в этом пищевом цикле. По сути, имеются цепи животных, связанные пищей, и все зависят в конечном счёте от растений. Мы называем их *пищевые цепи* (food-chains), а все пищевые цепи в сообществе – *пищевым циклом* (food-cycle).

Начиная с растительных животных различного размера, в пищевых цепях по направлению наружу хищники, как правило, становятся всё крупнее и крупнее, в то время как паразиты мельче, чем их хозяева...

Исключительно мало работ сделано по пищевым циклам, а число примеров можно сосчитать на пальцах одной руки...”

И далее в качестве примера Элтон приводит схемы пищевых циклов из двух работ, опубликованных с интервалом в один год. Это работа английского морского биолога сэра Алистера Харди (sir Alister Clavering Hardy [1896–1985]) и работа самого Элтона в соавторстве с английским ботаником Виктором Саммерхейсем (Victor Samuel Sumnerhayes [1897–1974]). Оригинальные копии обеих схем я привожу на рис. 21 и 22.

На рис. 21 приведена схема пищевых цепей сельди Северного моря из работы Харди (Hardy, 1924). Эта схема признана классической, на неё регулярно ссылаются до настоящего времени и неоднократно воспроизводили в различных работах, посвящённых прежде всего морским сообществам. Помимо высочайшей детализации данной схемы, одним из главных её достоинств, на что обращает внимание Элтон, является разделение популяции сельди на размерные классы (возрастные группы): 7–12 мм, 12–42 мм, 42–130 мм и взрослые организмы. Как видно на схеме, сельдь младших возрастных групп является кормовым объектом для различных беспозвоночных и позвоночных животных, в отличие от взрослой части популяции, поедающей множество организмов из планктонного сообщества. Строго говоря, разные возрастные группы сельди занимают различные экологические ниши.

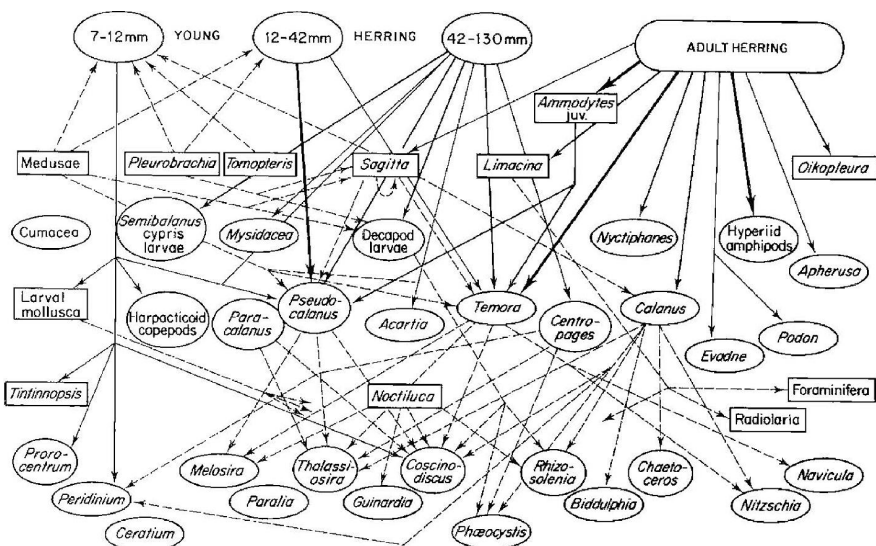


Рис. 21. (Elton, 1927, с. 58): “Диagramма, показывающая основные пищевые связи сельди с другими членами планктонного сообщества Северного моря.

Отметьте влияние размера сельди различного возраста на её пищу.
(По Hardy, 1924)”

На рис. 22 приведена схема пищевых цепей животных на о-ве Медвежий. Эту схему Элтон воспроизводит в “Экологии животных” (Elton, 1927, с. 58). Однако впервые она была опубликована пятью годами раньше в “Journal of Ecology” Британского экологического общества, в большой статье, посвящённой результатам экспедиции на острова в Баренцевом море – Шпицберген и Медвежий (Summerhayes, Elton, 1923). Это была экспедиция Оксфордского университета летом 1921 г. Элтону в то время шёл 21-й год.

Прежде чем продолжить обсуждение работы Элтона, мне хотелось бы сделать небольшое отступление, имеющее в контексте данной главы историческое значение. Понятие *пищевой цикл*, с тем же, что у Элтона, написанием (the food cycle), впервые встречается в обзоре Эдварда Эвелинга (Edward Bibbins Aveling [1849–1898]), посвященном биологическим проблемам, опубликованном почти за 50 лет до выхода в свет книги Элтона (Aveling, 1881). В разделе, который так и называется “The Food Cycle”, Эвелинг ставит вопрос об источниках питания, посредством которых растения и животные формируют органическое вещество своего тела. Эвелинг пишет (Aveling, 1881,

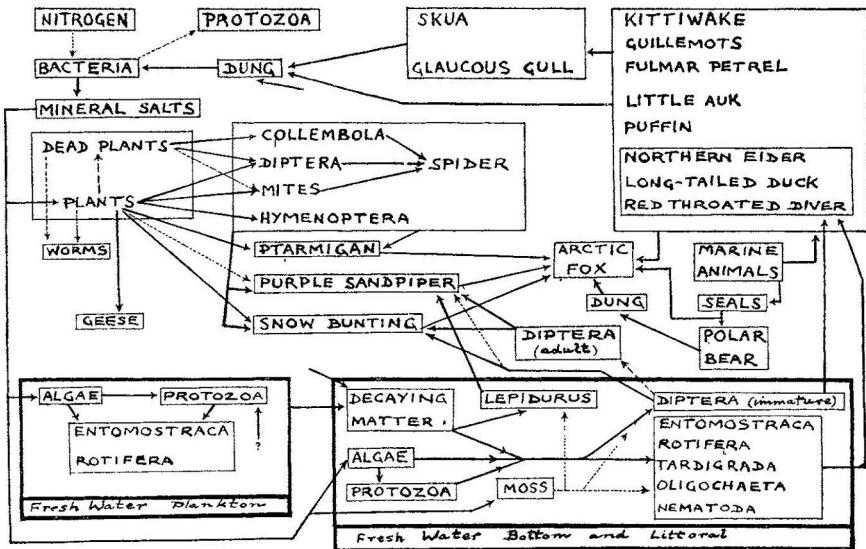


Рис. 22 (Elton, 1927, с. 58): “Пищевой цикл среди животных на о-ве Медвежий (безжизненное место в арктической зоне южнее Шпицбергена). (Пунктирными линиями обозначены вероятные пищевые связи, пока не доказанные). Лучше всего читать схему, начиная с “морские животные” и следовать стрелкам (по: Summerhayes, Elton, 1923)”

р. 87): “Царство минералов предоставляет пищевые запасы для растительного царства. Основу растительного питания составляют неорганические вещества, такие, как угольная кислота, вода и аммиак... В царстве животных, даже его самый высокий представитель, человек, свои живые структуры тела строит из мёртвого вещества (dead matter)... Будь то растение, или животное (употребляемые в пищу), это есть мёртвое растительное, или мёртвое животное вещество. Когда человек отправляет пищу внутрь себя, это уже неживая пища, и пока проходят процессы пищеварения и всасывания, мёртвая пища постепенно преобразуется в живую мускулатуру или в живой мозг... во всех этих случаях ясно видно, что живое вещество преобразуется из неживого”.

Своим несколько экстравагантным рассуждением Эвелинг подводит к мысли, что все организмы едины в том, что строят органическое вещество из неорганического, используя для этого разные меха-

низмы – растения, беря их непосредственно из окружающей среды, а животные – преобразуя в процессе пищеварения.

В истории Эвелинг больше известен как активный деятель социалистического движения в Англии, активный пропагандист дарвинизма и муж младшей дочери Карла Маркса Элеоноры Маркс-Эвелинг.

Хотя Элтон и был англичанином, как и Эвелинг, но скорее всего он не был знаком с рассуждениями своего соотечественника.

В конце раздела, посвящённого пищевым циклам, Элтон ставит вопрос о значении размера пищи в цепях питания, выделив, как сказано выше, соответствующий раздел.

Размер пищи (Elton, 1927, с. 59–62): “Размер пищи в высшей степени оказывает влияние на организацию сообщества животных. Мы уже отмечали, что в пищевых цепях размер видов прогрессивно возрастает, но в случае с паразитами размеры организмов уменьшаются... Имеются определённые ограничения жертвы, как верхние, так и нижние, которую хищное животное может съесть. Оно не может схватить и убить животных *выше* (выделил Элтон) определённого размера, так как ему недостаёт силы и умения... паук не может поймать слона в свои сети, а водные скорпионы – добыть гуся. К тому же строение животного часто накладывает ограничения на размер пищи, которую оно может удержать во рту. В то же самое время хищники не могут прокормиться на животных *ниже* (выделил Элтон) определённого размера, так как, начиная с некоторого момента, оно неспособно собрать за ограниченное время необходимый запас пищи.

...Пища каждого хищника лежит в некотором интервале размеров, диапазон которого определяется размерами самого хищника и некоторыми другими факторами. Имеется *оптимальный* (выделил Элтон) размер пищи, которую обычно потребляет хищник, и пределы, в которых добыча доступна, но используется редко. (Следует также указать, что растительноядные животные не строго ограничены размерами их растительной пищи, за исключением специальных случаев, таких, как растительноядные птицы, собирающие мёд насекомые и т.п., в связи с тем фактом, что растения не могут обычно убежать или сильно сопротивляться нападению.) У нас очень мало фактов, показывающих связь между размерами хищника и жертвы, но дальнейшие исследования, несомненно, покажут существование такой связи во всех сообществах животных”.

Дальше Элтон обращает внимание на возможные исключения из жёсткого правила соотношения размеров хищника и жертвы, когда

появляются специальные морфологические, физиологические или поведенческие адаптации, как например, у змей, которые в состоянии справиться с жертвой значительно крупнее себя. Или волков, линейные размеры которых меньше размеров их обычной жертвы, оленей, но коллективная охота делает эту крупную добычу доступной. Обращая внимание на множественность аналогичных исключений, Элтон далее ставит вопрос о роли экологической ниши в организации сообщества животных.

Ниши (Elton, 1927, с. 63 и далее): “Нам следовало бы иметь какой-то удобный термин, чтобы описывать статус животного в сообществе, показывающий, что оно *делает* (выделил Элтон), а не просто на что оно похоже, этот термин *ниша*”. (Выше, в соответствующем разделе я подробно обсуждал историю развития понятия ниша, в том числе ссылаясь на Элтона, в данном разделе я привожу комментарии Элтона в контексте трофических связей, которые Элтон рассматривает как один из механизмов организации сообщества – А.Н.).

Элтон приводит серию примеров, где показывает, в частности, что хищные (по способу питания) животные могут различаться размером добычи и соответственно её видовым составом. По мнению Элтона, понятие *ниша* позволяет не только проводить традиционную (для его времени) классификацию животных в сообществе, разделяя их на хищных, растительноядных, насекомоядных и т.п., но и осуществлять более детальную классификацию по пищевым предпочтениям.

Элтон обращает внимание на то, что существуют параллелизмы между нишами широко разделённых сообществ. Очевидно, что Элтон сужает понятие ниша до кормовых предпочтений животных, на что я обращал внимание выше, в соответствующей главе. Элтон пишет, например (Elton, 1927, с. 66): “Существует мышьяная ниша, заполненная различными видами в различных частях мира; кроличья ниша, большего размера, заполненная кроликами и зайцами в палеарктическом регионе и в Северной Америке, агути и вискачи в Южной Америке, валлаби в Австралии; и животными типа даманов, шпринбоков и оленьков в Африке”. И далее Элтон приводит аналогичные примеры, подтверждающие, по его мнению, параллелизмы ниш в различных сообществах, разделённых большими пространствами и относящихся к различным фаунам.

Раздел о нише Элтон заключает следующим рассуждением (Elton, 1927, с. 68): “Мы можем сказать, что теперь у нас есть достаточно оснований, чтобы показать, что является экологической нишей и как

изучение ниш помогает увидеть фундаментальное сходство между многими сообществами животных, которые внешне могут выглядеть очень по-разному. Ниша животного может до некоторой степени определяться его численностью”.

И дальше Элтон переходит к обсуждению *пирамиды чисел*: “The Pyramid of Numbers” (Elton, 1927, с. 68 и дальше): “One hill cannot shelter two tigers” (Один холм не может вместить двух тигров). Этой китайской поговоркой Элтон начинает раздел о пирамиде чисел. Элтон пишет: “Говоря другими, менее интересными словами, многие хищные животные, особенно в конце или вблизи конца пищевой цепи, имеют некоторую систему территорий, посредством которой каждая особь, пара или семья владеют достаточно большой площадью, чтобы обеспечить себя пищевыми запасами”. Далее он приводит несколько примеров: “Если мы летом будем изучать фауну дубравы, то обнаружим значительное число растительноядных насекомых, подобных тле, много пауков и хищных наземных жуков, некоторое число мелких певчих птиц и всего двух ястребов. То же в маленьком пруду, где численность простейших может достигать миллионов, дафний и циклопов – сотен тысяч, гораздо меньше личинок жуков и только несколько маленьких рыбок. Вопрос заключается в том, почему в основании пищевой цепи животные более многочисленны, чем на её конце. Ответ достаточно прост. Мелкие растительноядные животные, выполняющие основную работу в сообществе, способны увеличиваться (увеличивать общую массу, численность – *A.H.*) с очень большой скоростью (главным образом в силу их небольших размеров) и поэтому в состоянии обеспечить превышение численности сверх того, что необходимо для поддержания популяции в отсутствие врагов. Этот запас поддерживает множество хищников, которые имеют больший размер и меньшую численность. Эти хищники последовательно могут создавать только ещё меньший запас в силу больших размеров и меньшей численности, которые позволяют им увеличиваться (увеличивать общую массу, численность – *A.H.*) медленнее. Наконец, достигается точка, в которой обнаруживается хищник (например, рысь или сокол-сапсан), чья численность так мала, что не может поддерживать никакую дальнейшую стадию в пищевой цепи. Очевидно, что плотность пищи становится настолько низкой, что для хищника она теряет смысл как источник корма, из-за неоправданных затрат труда и времени на реализацию процесса добывания корма.

Такое регулирование численностей в сообществе – относительное уменьшение числа (особей) на каждой стадии пищевой цепи – характерно для сообщества животных во всём мире, и именно к нему мы применяем термин *пирамида чисел*. Результат, как видим, состоит из двух фактов: (а) меньшие животные являются обычно жертвой более крупных животных и (б) меньшие животные могут возрастать (увеличивать общую массу, increase – А.Н.) быстрее, чем крупные животные, поддерживая, таким образом, последних”. Далее Элтон приводит несколько ранее опубликованных различными авторами примеров, которые показывают, что жертва должна обладать сильно избыточной численностью, чтобы прокормить хищника, например соотношение численности зебры и льва.

Как я уже говорил, книга Элтона “Экология животных” (Elton, 1927) переведена на русский язык Д.Н. Кашкаровым (Элтон, 1934).

9. Жизнь неразрывно связана с превращением энергии

Концепция пищевых циклов, в наиболее явной форме впервые изложенная Элтоном, находит продолжение в продукционном направлении экологии. Его суть состоит в том, что при переходе с одного трофического уровня на другой меняются не только видовой состав и численность организмов, но также, что не менее важно, количество вещества и энергии. В названии главы я использовал слова одного из основоположников продукционного направления в экологии, российского эколога В.В. Станчинского. Развитие этого направления связано прежде всего с именами лимнологов – немецкого А. Тинеманна (Thienemann), российского лимнолога Г.Г. Винберга и американского – Линдемана (Lindeman), а также российского биоценолога Станчинского.

Однако первым истинным продукционистом в экологии следует, вероятно, считать провинциального немецкого врача, открывшего Закон сохранения энергии, Юлиуса Майера (подробнее о Майере см. в следующей главе). В работе, названной им “Органическое движение в связи с превращением вещества” (*Die organische Bewegung in ihrem Zusammenhange mit dem Stoffwechsel*), Майер ещё в 1845 г., по сути, описал принципиальную картину превращения вещества и энергии в органическом мире (Mayer, 1845; цит.: Mayer, 1893: русский перевод: Майер, 1933, с. 137): “Физическая сила, накопленная посредством деятельности растений, достаётся другой категории существ, которые запасы этой силы присваивают себе путём хищения и используют их для своих индивидуальных целей. Существа эти – *животные*.”

Живое животное постоянно воспринимает в себя происходящие из растительного царства горючие вещества для того, чтобы снова соединить их с атмосферным кислородом” (курсив Майера).

Принципиальное значение для развития продукционного направления имело введение в экологию таких понятий, как “продуценты, консументы, редуценты”. Эти понятия дают ясное представление о специфике превращения вещества и энергии при переходе в пищевых циклах с одного трофического уровня на другой. Формально ав-

тором этих понятий признан известный немецкий лимнолог Август Тинеманн (August Thienemann [1882–1960]), хотя, как было показано выше, понятия продуценты и консументы вполне адекватно современным представлениям в экологии использовал Джонстоун (Johnstone, 1908) почти за 20 лет до Тинеманна. Возможно, эти понятия встречаются в экологической литературе и до Джонстоуна. Заслуга Тинеманна состоит в том, что он дал чёткие, развёрнутые определения этим понятиям, пояснив трофо-энергетические функции каждой из трёх групп организмов, задействованных в пищевых циклах.

Заслуга в признании приоритета Тинеманна принадлежит в значительной степени молодому американскому лимнологу Линдемону, который в большой широко известной статье пишет (Lindeman, 1942, с. 400–401): “В языке продукции сообщества (community economics), введённого Тинеманном (Thienemann, 1926a), автотрофные растения являются *производящими* организмами (*producer organisms*), используя энергию, получаемую посредством фотосинтеза, чтобы синтезировать сложные органические вещества из простых неорганических веществ... Животные и гетеротрофные растения, как *потребляющие* организмы (*consumers organisms*), питаются избытком потенциальной энергии, окисляя значительную часть потреблённого вещества, чтобы освободить кинетическую энергию для метаболизма, преобразуя остаток в сложные химические вещества их собственного тела. После смерти каждый организм является потенциальным источником энергии для сапрофагных организмов (питающихся непосредственно на мёртвой ткани), которые снова могут действовать как источник энергии для последующих категорий консументов. Гетеротрофные бактерии и грибы, представляющие наиболее важных сапрофагных потребителей энергии, могут быть условно отделены от животных-консументов как специализированные *разрушители* (*decomposers*) органического вещества”. К термину *decomposers* Линдемону сделал примечание (Lindeman, 1942, с. 401): “Тинеманн (Thienemann, 1926a) предложил термин *редуценты* (*reducers*) для гетеротрофных бактерий и грибов, но этот термин предполагает, что разложение производится только посредством химического превращения, а не окисления, что не одно и то же. Поэтому и предлагается термин *разрушители* (*decomposers*), как более соответствующий сути явления” (всюду выделено Линдеманоном).

Тинеманн (Thienemann, 1925, 1926a, b) опубликовал две статьи и небольшую книгу, посвящённые жизни в пресных водах, где даёт развёрнутое определение основным трофическим группам организмов. Эти определения мало отличаются друг от друга. Ниже я привожу одно из них, опубликованное в книге Тинеманна “Жизнь в пресных водах” (Thienemann, 1926a, с. 63): “Nur die grüne Pflanze ist imstande, anorganische Stoffe in organische zu verwandeln, indem sie im Lichte aus Kohlensäure und Wasser Kohlehydrate, in erster Linie Stärke, bildet. Daß sie außerdem unbedingt noch eine ganze Anzahl anderer anorganischer Substanzen für ihre Lebenstätigkeit braucht, wie Stickstoffverbindungen, Phosphorsäure, Kali, Kalk, Eisen usw., ist bekannt. Das Tier ist zu solchen Stoffumsatz nicht fähig, also für seinen Leben unmittelbar oder doch mittelbar auf die grüne Pflanze angewiesen. So ist’s im Wasser wie auf dem Lande. Und so unterscheiden wir in der Bewohnerschaft eines jeden Biotops, in jeder Biocoenose die *Produzenten*, die die organischen Stoffe erzeugen, also die grünen Pflanzen, von den *Konsumenten*, den Tieren, die sie verbrauchen. Dazu kommt noch eine dritte Gruppe, die *Reduzenten* – das sind vor allem die Bakterien –, die die komplizierten organischen Stoffe, aus denen sich die Pflanzen- und Tierleiber aufbauen, nach deren Tode wieder zersetzen, abbauen, d.h. in immer einfachere und schließlich wieder in die anorganischen Urstoffe verwandeln”. – “Только зелёные растения способны преобразовывать неорганические вещества в органические, создавая на свету из углекислоты и воды углеводы, прежде всего в форме крахмала. Как известно, они остро нуждаются и в других неорганических веществах, необходимых для их жизнедеятельности, таких, как азотсодержащие соединения, фосфорная кислота, калий, известь, железо и т.д. Животные, не обладая такой способностью к превращению, прямо или косвенно зависят от зелёных растений. Как в воде, так и на суше. Итак, население в каждом биотопе и в каждом биоценозе мы разделяем на *продуцентов*, производящих органическое вещество, таких, как зелёные растения, и *консументов*, таких как животные, которые потребляют. Есть и третья группа организмов, *редуценты*, в основном это бактерии. Разлагая после смерти растений и животных сложные органические вещества, из которых они состоят, редуценты превращают эти вещества во всё более простые, в конце концов преобразуя их обратно в неорганические вещества, в первичную материю” (курсив мой – А.Н.).

Приведённые выше рассуждения, Тинеманн иллюстрирует “Схемой пищевого цикла в озере” (Schema des Nahrungskreislaufs im Bin-

nensee). Наиболее полная схема, которую я воспроизвожу на рис. 23, опубликована в его статье (Thienemann, 1926b, с. 57). “Схема, как сообщает Тинеманн, заимствована у Науманна, но сильно изменена” (Naumann, 1922, 1925). Схема даёт обобщённую, формализованную картину сетей питания, процесса передачи вещества и энергии в конкретной экосистеме, со специфическим набором организмов, соответствующих той или иной трофической группе. В данном случае это пресноводное озеро, где продуценты представлены планктонной флорой, консументы – планктонной фауной низших порядков, а роль консументов высоких порядков выполняют рыбы. Начинается и заканчивается цикл “питательными солями в растворе” (Nährsalze in Lösung), баланс которых поддерживают редуценты – бактерии, разлагающие мёртвые тела растений и животных.

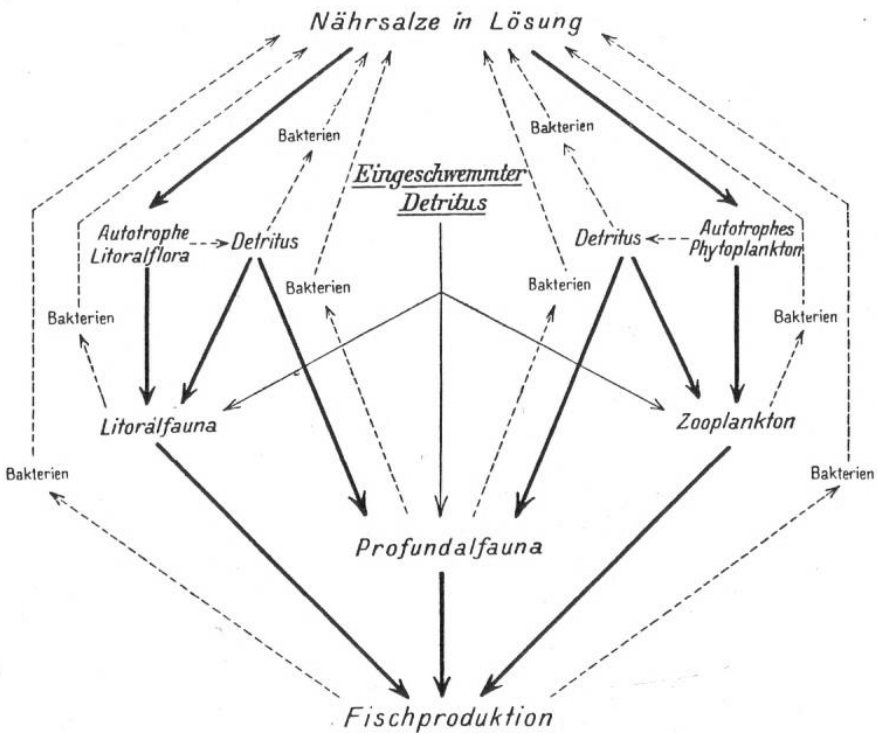


Рис. 23. “Схема пищевого цикла в озере” (по Thienemann, 1926b, с. 57).
 Подробности в тексте

Предложенная Тинеманном схема трофического цикла носит универсальный характер и применима в отношении любого сообщества, любой естественной экосистемы. Различия между экосистемами, хотя и существенны, но *всегда* носят частный характер – другие виды, в других условиях делают ту же работу по превращению вещества и энергии, что было показано в многочисленных исследованиях, выполненных после Тинеманна.

В этой же работе, используя результаты наблюдений над продуктивностью озёр, Тинеманн (Thienemann, 1926b) приводит схему соотношения продукции в озёрах различных типов (рис. 24).

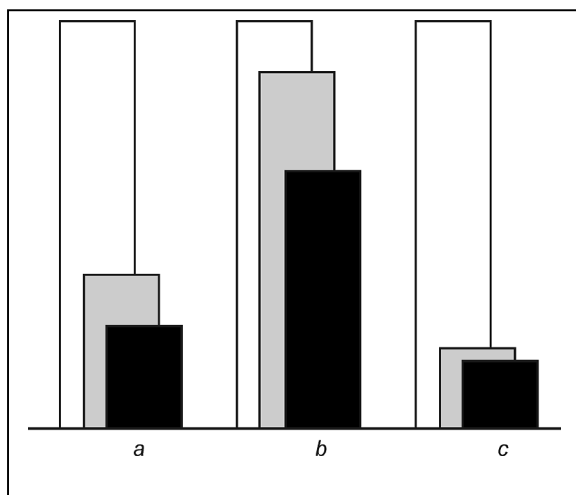


Рис. 24. “Теоретическая схема соотношения первичной продукции (растения, белый столбик), промежуточной продукции (донные организмы, серый столбик) и конечной продукции (урожай рыбы, чёрный столбик). При условии, что относительный уровень первичной продукции всюду один и тот же; *a* – эвтрофное озеро (богатое питательными веществами, бедное кислородом), *b* – олиготрофное озеро (бедное питательными веществами, богатое кислородом), *c* – мелкое озеро любого типа” (по: Thienemann, 1926b, с. 74)

Эта схема, во-первых, наглядно показывает изменение (уменьшение) продукции при переходе с одного трофического уровня на другой и, во-вторых, указывает на зависимость в соотношении продуктивности различных компонентов трофического цикла от множества факторов, таких, например, как обеспеченность (в данном случае – толщи воды) кислородом.

Эта схема, во-первых, наглядно показывает изменение (уменьшение) продукции при переходе с одного трофического уровня на другой и, во-вторых, указывает на зависимость в соотношении продуктивности различных компонентов трофического цикла от множества факторов, таких, например, как обеспеченность (в данном случае – толщи воды) кислородом.

В 1931 г. в “Журнале экологии и биоценологии” была опубликована статья одного из основоположников современной российской экологии Владимира Владимировича Станчинского (1931a), с харак-

терным названием “О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов”. На русском языке это была, вероятно, первая публикации, где ясно сформулирована концепция, которую спустя 10 лет молодой американский гидробиолог Линдеман в широко известной статье (Lindeman, 1942) назовёт *трофической динамикой* (trophic-dynamic), а её суть определит как процесс “передачи энергии от одной части экосистемы к другой”.

Станчинский (1931a, с. 88–90) писал (я обращаю внимание на ясность изложения – *А.Н.*): “Жизнь неразрывно связана с превращением энергии. Количество живого вещества в биосфере зависит в конечном счёте от количества трансформируемой аутотрофными зелёными растениями солнечной энергии. Не подлежит сомнению, что между аутотрофной и гетеротрофной частями биоценоза должно существовать определённое соотношение, причём количество энергии, используемое гетеротрофной частью биоценоза, всегда должно быть меньше того количества энергии, которое трансформируется его аутотрофной частью: между обеими частями должна быть известная пропорциональность, без существования которой невозможно себе представить устойчивого биоценоза.

...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 самого общего характера

$$Q_A = Q_H \cdot k,$$

где k – коэффициент пропорциональности. Так как гетеротрофная часть биоценоза представляет собой последовательные ряды форм, живущих одна за счёт другой, то, очевидно, и между этими рядами должна существовать такая же пропорциональность, т.е. количество



Владимир Владимирович
Станчинский,
1882–1942

энергии, которое трансформируется фитофагами (Q_P) должно находиться в известной пропорциональности с той, которая используется теми зоофагами (Q_{Z1}), которые живут за счёт фитофагов,

$$Q_P = Q_{Z1} \cdot k_1.$$

Такого же порядка пропорциональность должна существовать и между зоофагами, живущими за счёт зоофагов, и этими последними, между хозяевами и паразитами, паразитами паразитов и т.д.

$$Q_{Z1} = Q_{Z1} \cdot k_2; \quad Q_{Z2} = Q_{Z3} \cdot k_3.$$

K, K_1, K_2, K_3 , и т.д. для каждого биоценоза должны представлять величины постоянные... Никаких попыток определить эти величины эмпирически, однако, ещё не было.

Указанное равновесие может быть выражено иначе, в виде годового баланса энергии.

Если годовой запас энергии к началу года складывался из Q_A единиц аутоτροφной и Q_H гетеротрофной части биоценоза, мёртвый запас энергии (трупы, кал, мёртвый растительный покров, перегной и пр.) Q_R и если за год зелёной растительности было трансформировано всего Q_{A_X} единиц энергии, то

$$Q_A + Q_H + Q_R + Q_{A_X} = Q_{A'} + Q_{H'} + Q_{R'} + Q_{A_y} + Q_{H_x},$$

где $Q_{A'}$ и $Q_{H'}$, соответственно являются живым запасом аутоτροφной и гетеротрофной частей биоценоза в конце года, $Q_{R'}$ – мёртвый остаток энергии в конце года, Q_{A_y} и Q_{H_x} энергия, истраченная обеими частями биоценоза. Так как и зелёные трансформаторы солнечной энергии, и её гетеротрофные потребители представлены в биоценозах многими видами, то очевидно, что в каждой половине приведённого уравнения каждый член представляет собой более или менее сложную сумму

$$\sum Q_A + \sum Q_H + \sum Q_R + \sum Q_{A_X} = \sum' Q_{A_1} + \sum' Q_{H_1} + \sum Q'_{R'} + \sum' Q_{A_y} + \sum Q_{H_y}.$$

Особенно сложны суммы в гетеротрофной части биоценоза. Здесь мы имеем несколько, иногда очень много рядов видов, последовательно живущих один за счёт другого: фитофагов, живущих за счёт зелёной растительности... зоофагов, питающихся фитофагами, ...зоофагов, живущих за счёт зоофагов, ...паразитов..., паразитов паразитов..., копрофагов..., некрофагов... и обширный ряд сапрофагов...” Понятие “трансформатор энергии” Станчинский удачно заимствовал у Вернадского, который в своей знаменитой “Биосфере” неоднократно

и очень эффектно использует это понятие. Например (Вернадский, 1926, с. 14): “...Биосфера может быть рассматриваема, как область земной коры, занятая трансформаторами, переводящими космические излучения в действенную земную энергию...”

Станчинский для каждого компонента трофических рядов вводит соответствующий символ (в тексте я их пропустил, обозначив многоточием) и приводит “формулы годового энергетического баланса”, содержащие множество членов.

И далее Станчинский делает обобщение, которое спустя 10 лет независимо было повторено Линдеманом (Lindeman, 1942). Станчинский (1931a, с. 90–91) пишет: “Так как между трофическими рядами существует определённая пропорциональность, то, очевидно, каждый ряд при определённой величине предшествующего должен будет иметь тоже вполне определённое значение.

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 её изменения вполне возможны колебания в величине отдельных слагаемых”.

Далее Станчинский (1931a, с. 91) обращается к понятию “видовое вещество”: “Энергетическая роль организмов определяется в первую очередь химическим составом видового вещества и его массой... Химический состав *видового* вещества или *однородного живого вещества*, как выражается В.И. Вернадский, является одним из характернейших видовых постоянных...” (курсив Станчинского). Станчинский, ссылаясь на работу Вернадского (1926), в примечании пишет: “Выражение *видовое вещество* более точно, так как оно может быть и неоднородным...”

Я хотел бы добавить от себя, что “видовое вещество” Станчинского и “живое вещество” Вернадского – принципиально разные понятия. Станчинский оценивает вклад каждого вида в энергетический баланс *биоценоза*, рассматривая *структуру* живого вещества, главные компоненты которого, виды, характеризуются в том числе “видовым веществом”. Для Вернадского “живое вещество” является общепланетарной субстанцией, одной из оболочек планеты Земля, со специфическими, только ему присущими свойствами, независимо от видовой принадлежности. Например (Вернадский, 1926, с. 28, 82):

“Можно рассматривать это превращение энергии, как *свойство* живого вещества, как его *функцию* в биосфере”... “живые существа, взятые в совокупности, т.е. живое вещество...” (курсив Вернадского).

Далее Станчинский (1931а, с. 91) подробно обсуждает вклад каждого конкретного вида растений и животных в энергетический баланс каждого конкретного биоценоза: “Путём перемножения среднего веса организмов (m) на их количество (N) получаем массу видового вещества на единицу площади

$$M = m \cdot N.$$

Зная калорийность единицы массы живого вещества (q), мы легко определяем для каждого вида энергетическое значение живого запаса энергии

$$Q = q \cdot M”.$$

Подводя итог, Станчинский предлагает несколько уравнений энергетического баланса в биоценозе, которые учитывают численность видов авто- и гетеротрофов и некоторые факторы, такие, например, как вытаптывание растительности и энергию автотрофов, оставшуюся после выпаса.

Существенно следующее замечание Станчинского (1931а, с. 93): “Соотношение между трофическими рядами гетеротрофной части аналогичны ... соотношениям между растениями и фитофагами”.

В том же номере “Журнала экологии и биоценологии” опубликована статья Станчинского (1931б), в которой он предлагает методику количественно учёта растений и животных травянистых ассоциаций.

Велика роль Станчинского в организации науки того времени. Он был одним из инициаторов и ответственным редактором первого в России специализированного экологического журнала – “Журнала экологии и биоценологии”. У журнала должно было быть большое будущее, он мог бы влиять на развитие экологии не только в России, но и в мире. Однако по невыясненным причинам журнал просуществовал всего три года. Наиболее вероятно это связано с личной судьбой его ответственного редактора. Журнал перестал издаваться в 1934 г., в год отстранения Станчинского от работы в заповеднике “Аскания-Нова” и осуждения его на принудительные работы. Такое совпадение, скорее всего, не случайно. На смену журналу пришёл сборник статей “Экология и биоценология”, выходивший не регулярно и с длительными перерывами.

На рис. 25 я воспроизвожу копию титульного листа первой книжки “Журнала экологии и биоценологии”. Среди имён редакционной

коллегии (при участии), мы видим и двух представителей американской школы экологов – Чарльза Адамса (Charles Christopher Adams [1873–1955]) и Виктора Шелфорда, что говорит о высоком авторитете российской экологии того времени и об авторитете лично Станчинского как ответственного редактора журнала.

Несколько слов о судьбе Станчинского, характерной для многих деятелей науки и культуры предвоенной России. Станчинский учился биологии в Гейдельбергском университете в Германии и экстерном окончил Московский университет. Его первые шаги в науке были связаны с орнитологией, но начиная с 1926 г. он сотрудничает с заповедником “Аскания-Нова”, организовав биоценотические исследования степей. Позднее Станчинский становится заместителем директора по научной работе в этом заповеднике, получив ещё большие возможности для организации научных исследований в заповеднике. Однако при вмешательстве академика Т.Д. Лысенко это направление научных исследований Станчинского признали враждебным советской науке и 24 февраля 1934 г. он был приговорен к пяти годам исправительных работ, а в мае 1936 г. досрочно освобождён, после чего стал работать в Центрально-Лесном заповеднике. Но 29 июля 1941 г. вновь был арестован и после вынесения приговора 29 марта 1942 г. скончался от сердечной недостаточности в тюрьме города Вологда. Где похоронен Станчинский, неизвестно (Нечаева, Станчинский-младший, 1991).

Станчинский в соавторстве с Кашкаровым является автором уникального учебника “Курс биологии позвоночных” (Кашкаров, Станчинский, 1926, 1940), который по сути представляет собой руководство по экологии животных, где в центре внимания находятся адаптации животных к факторам среды.

Одновременно со Станчинским продукционное направление в экологии активно развивает известный российский (советский) гидробиолог Георгий Георгиевич Винберг [1905–1987]. С коллективом сотрудников он проводит наблюдения над балансом органического вещества в толще воды на базе лимнологической станции в Косине (ближние окрестности Москвы) в озёрах Белое и Святое (Винберг, 1934, 1935).

Концепция Винберга о балансе органического вещества изложена им в серии публикаций, посвящённых результатам исследований на лимнологической станции (Винберг, 1934). Производит впечатление безукоризненная логика обоснования концепции (1934, с. 5): “Все многочисленные и разнообразные превращения, которым подвергаются

ся органические вещества в озере, с энергетической стороны должны быть разделены на процессы, приводящие к увеличению общего запаса органических соединений водоёма, и на процессы, приводящие к уменьшению его. Процессы первого рода идут с поглощением энергии и могут совершаться только при участии живых организмов, с помощью фото- или хемосинтеза. В противоположность этому разрушение органических соединений сопровождается освобождением энергии и может совершаться как при посредстве живых организмов при дыхании, так и путём окисления без их участия.

В первом приближении следует принять, что увеличение общего запаса потенциальной химической энергии в форме органических соединений в водоёме, помимо поступлений готовых органических веществ извне, может идти только за счёт фотосинтеза. Необходимо помнить, что увеличение биомассы гетеротрофных организмов ведёт к уменьшению суммарного количества находящегося в водоёме органического вещества, а, следовательно, и заключённой в нём энергии. Построение биомассы гетеротрофных организмов возможно только при затрате части энергии, выделяемой при окислении органических соединений пищи. В равной мере и жизнедеятельность хемосинтетических бактерий в огромном большинстве случаев идёт за счёт уменьшения общего запаса потенциальной химической энергии находящегося в водоёме органического вещества, т.к. почти все используемые хемосинтетическими бактериями соединения являются продуктами неполного окисления органических веществ, что справедливо по отношению к аммиаку, сероводороду, водороду, метану и другим углеводородам, встречающимся в озёрах”.

В 1942 г. молодой американский лимнолог Линдемана (Lindeman, 1942) в статье “Трофо-динамический аспект в экологии” (The Trophic-dynamics aspect of Ecology), опубликованной в журнале “Ecology”, повторил основные положения концепции энергетического баланса в экосистеме, значительно раньше изложенные немецким лимнологом Тинеманном (Tienemann, 1925, 1926a, b) и российскими экологами Станчинским (1931a) и Винбергом (1934).

Эта публикация получила широкую известность среди экологов. В редакционном послесловии сказано, что статья была напечатана уже после кончины автора. Линдемана умер в возрасте 27 лет. Данная работа представляет собой основной итог его будущей диссертации, которая была посвящена энергетическим аспектам трофических связей в озёрных экосистемах. Рукопись Линдемана, в то время малоиз-

вестного эколога, рекомендовал для опубликования лидер американской школы экологов Хатчинсон.

Процесс перехода энергии с одного трофического уровня на другой Линдеман называет *трофической динамикой* (trophic-dynamic), определяя суть процесса как “передачу энергии от одной части экосистемы к другой”.

Очевидным достоинством работы Линдемана, заметно выделяющей её из множества близких по содержанию публикаций, является то, что автор успешно использовал понятийный аппарат экологии, который к тому времени был сформирован практически полностью. Для описания структуры, в которой протекают трофо-динамические процессы, Линдеман использует понятие *экосистема*, ранее предложенное Тэнсли (Tansley, 1935). До Линдемана в такого рода исследованиях обычно пользовались понятием *сообщество* (community), что, как считает Линдеман, недостаточно, так как понятие сообщество не учитывает абиотическую составляющую экосистем. В трофическую структуру экосистем Линдеман включает три относительно *дискретные* группы организмов (продуценты, консументы и редуценты), понятия, в наиболее явной форме предложенные Тинеманном, на работу которого (Thinemann, 1926b) Линдеман ссылается. В качестве одного из главных свойств консументов Линдеман выделяет порядок, занимаемый каждым из них в цепях питания (консументы первого порядка, консументы второго порядка и т.д.). Число порядков в каждой экосистеме ограничено потреблением и расходом энергии при переходе с одного трофического уровня на другой. В работе Линдемана получило дальнейшее развитие, предложенное Элтоном (Elton, 1927) понятие “пирамида чисел”. По мнению Линдемана, “Элтоновская Пирамида”, как он её называет, может быть выражена через биомассу. Концепцию экологической сукцессии, наиболее полно разработанную Клементсом (Clements, 1916), Линдеман использует, чтобы показать процесс достижения экосистемой *энергетического* равновесия на заключительной стадии развития сообщества, стадии климакса.

Линдеман приходит к следующим основным обобщениям (Lindeman, 1942, с. 415): “Биотическое сообщество не может быть чётко отделено от его абиотической среды (abiotic environment); *экосистему* (выделено Линдеманом) следует рассматривать как главную экологическую единицу (the more fundamental ecological unit).

Организмы в пределах экосистемы могут быть сгруппированы в серии из более или менее дискретных уровней, таких, как продуценты, первич-

ные консументы, вторичные консументы и т.д. Начиная с продуцентов, которые непосредственно зависят от солнечного света как от источника энергии, каждый последующий уровень зависит от предыдущего.

Организм более удалённый от первичного источника энергии (солнечной радиации) с меньшей вероятностью будет зависеть *только* от предыдущего трофического уровня, как источника энергии.

Энергетические взаимоотношения пищевых уровней «Элтоновской Пирамиды», могут быть представлены в символах продуктивности λ , как то

$$\lambda_0 > \lambda_1 > \lambda_2 \dots > \lambda_n.$$

Процент потерь энергии на дыхание прогрессивно нарастает при повышении уровня пищевого цикла. Дыхание по отношению к росту составляет около 33% у продуцентов, 62% у первичных консументов и более 100% у вторичных консументов.

Консументы при повышении уровня в пищевом цикле более эффективно используют свои пищевые запасы.

Продуктивность и эффективность (потребления энергии) увеличиваются на ранних фазах сукцессии”.

Близко к понятиям продуценты, консументы и редуценты подошёл физиолог растений Климент Аркадьевич Тимирязев. В речи, посвящённой столетию итогов физиологии растений (Тимирязев, 1901, с. 27–28), он пишет: “Только растение, в строгом смысле, является производителем (= продуцентом – *А.Н.*); весь животный мир, с человеком во главе, является исключительно потребителем (= консументом – *А.Н.*), эксплуататором или паразитом, предлагаю эти термины на выбор. Зато как бы в отместку за такую эксплуатацию и некоторые растения, отступая от обычного образа жизни и следуя примеру животных, т.е. утратив способность самостоятельного питания, выработали другой тип жизни насчёт готовой органической пищи (= редуценты – *А.Н.*). Здесь на первом плане мы должны поставить обширный класс *грибов* и особенно его получившую такую громкую и грозную известность группу *бактерий*. Эти последние, принося ничтожный вред растениям, почти исключительно эксплуатируют эксплуататоров, т.е. животных и человека”.

Всё сказанное в двух предыдущих главах, подводит к центральному постулату экологии: основой феномена жизни на планете Земля являются зелёные растения, способные аккумулировать энергию, приходящую из Космоса, создавать органическое вещество из неорганического и передавать накопленную энергию по цепям питания.

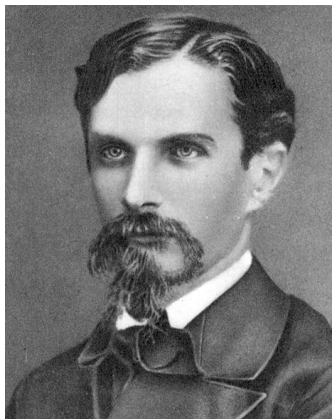
10. Космическая роль зелёных растений

Название данной главы я заимствовал у Тимирязева (подробности см. ниже). Как следует из предыдущих разделов, многие экологи отмечали, что все живые организмы прямо или косвенно зависят от зелёного покрова нашей планеты. Благодаря автотрофному питанию растения аккумулируют энергию солнечного света, создавая первичную биологическую продукцию из неорганического вещества, и передают эту накопленную, потенциальную энергию по цепям питания, с одного трофического уровня на другой.

Непрерывный процесс превращения кинетической энергии солнечного света в потенциальную энергию живого вещества, в энергию химических связей, возможен благодаря фотосинтезу. Этот процесс, начавшийся около 2.5 млрд лет назад, сопровождался повышением концентрации кислорода в атмосфере Земли и вовлечением в трофические циклы всё большего разнообразия организмов (Berkner, Marshall, 1965; Беркнер, Маршалл, 1966).

Осознанию этого выдающегося открытия наука в значительной степени обязана российскому физиологу растений Клименту Аркадьевичу Тимирязеву: на протяжении десятилетий он внушал мировому сообществу значимость связи растений с Космосом.

Ещё в студенческие годы Тимирязева вдохновила идея космической роли зелёных растений. Этот отблеск вдохновения он пронёс через всю жизнь. Его магистерская диссертация, защищённая в Санкт-Петербургском университете, когда Тимирязеву было 28 лет, начинается с гимна зерну хлорофилла (Тимирязев, 1871, с. V): “В настоящее время не подлежит сомнению, что зерно хлорофилла – тот орган, в котором неорганическое вещество, углекислота и вода превращаются в органическое, что зерно хлорофилла – тот фокус, та



Климент Аркадьевич
Тимирязев,
1843–1920

точка в мировом пространстве, в которой живая сила солнечного луча, превращаясь в химическое напряжение, слагается, накапливается для того, чтобы впоследствии исподволь освобождаться в тех разнообразных проявлениях движения, которые нам предоставляют организмы, как растительные, так и животные. Таким образом, зерно хлорофилла – исходная точка всякого органического движения, всего того, что мы разумеем под словом жизнь”.

Спустя 30 лет, уже будучи профессором Московского университета, Тимирязев повторит эту мысль перед широкой аудиторией (Тимирязев, 1901, с. 35–36): “Связь между солнцем и зелёным листом приводит нас к самому широкому, самому обобщающему представлению о растении. В ней раскрывается перед нами *космическая* роль растения. Зелёный лист, или вернее микроскопическое зелёное зерно хлорофилла, является фокусом, точкой в мировом пространстве, в которую с одного конца притекает энергия солнца, а с другого берут начало все проявления жизни на земле. Растение – посредник между небом и землёю. Оно истинный Прометей, похитивший огонь с неба” (курсив Тимирязева).

Апофеозом этого отблеска вдохновения стала для Тимирязева лекция, прочитанная им в Лондонском Королевском обществе 30 апреля 1903 г., так называемая “Крунианская лекция”, по имени основателя специальных заседаний Королевского общества, где Тимирязев произнёс своё знаменитое “Космическая функция зелёного растения” (The Cosmical Function of the Green Plant). Именно так Тимирязев назвал свой доклад (Timiriaseff, 1903). В русском переводе Крунианская лекция появилась в печати в следующем, 1904 г., под несколько изменённым названием – “Космическая роль растений” (Тимирязев, 1904).

В дальнейшем на протяжении всей своей жизни Тимирязев неоднократно повторял эту мысль, в частности в собрании его статей и выступлений, известных под многозначительным названием “Солнце, жизнь и хлорофилл”, впервые вышедшем уже после его кончины, в 1923 г., и многократно переизданном (Тимирязев, 1923).

Личный вклад Тимирязева, как физиолога растений, состоял, прежде всего, в исследовании спектра поглощения хлорофилла. Он показал, что в видимой части солнечного спектра хлорофилл поглощает не самые яркие, как считалось прежде, а самые тёплые лучи, в его красной части. Именно этой проблеме была посвящена его маги-

стерская диссертация, Крунианская лекция и многие из опубликованных им работ.

Но для экологии в большей степени значимы не конкретные научные достижения Тимирязева (они оценены по достоинству), а интерпретация Тимирязевым физиологии зелёного листа, сделавшая понятным физико-химический и биохимический механизм превращения кинетической энергии солнечного света в потенциальную энергию живого вещества, как главного феномена жизни, что стало, по существу, основой всей современной экологии. Действительно, чем бы ни занимался эколог, по сути, его усилия направлены на развитие ключевой из ключевых идей, идеи космической функции зелёных растений, на исследование того, как организована реализация этой функции в экосистемах. В экологии любое исследование прямо или косвенно касается процессов, берущих своё начало от зелёного растения, “сложившего в запас”, по образному выражению Майера, луч солнца.

В своих работах Тимирязев, обращаясь к истории создания концепции космической функции зелёных растений, отдаёт должное всем тем, кто внёс заметный вклад в развитие этой великой идеи (Тимирязев, 1923, и последующие издания), называя имена Пристли, Сенебье, Майера, Гельмгольца и других.

Джозеф Пристли (Priestley Joseph, [1733–1804]) – английский естествоиспытатель, открыл способность зелёных растений выделять на свету кислород (но не сам кислород), что послужило началом изучения фотосинтеза. В серии экспериментов, посвящённых изучению различных разновидностей воздуха (*different kinds of air*), он показал (Priestley, 1775), что мышь, помещённая в закрытый сосуд, через 20–30 минут погибает, а свеча гаснет. В то же время растение (мята) продолжает жить. Более того, оно меняет *разновидность воздуха*: тлеющая свеча, помещённая в этот *исправленный* растением воздух, вспыхивает ярким пламенем.

Существенно, что Пристли показал выделение кислорода растениями именно на свету. Попытки повторить его наблюдения другими и им самим не увенчались успехом, так как условия освещённости были иными – недоставало солнечного света (Тимирязев, 1888; Полевой, 1989).

Но Пристли оставался ярым приверженцем флогистона, даже после того, как вскоре на основании его исследований кислород был открыт великим французским химиком Антуаном Лавуазье (de La-

voisier Antoine Laurent [1743–1794]), и было показано, что в горении принимает участие не весь воздух, а только кислород. *Разновидности воздуха* Пристли объясняет двумя состояниями флогистона (two states of phlogiston), которые, посредством определенной моды колебаний (mode of vibration), и создают два фиксированных состояния воздуха. А именно, эластичный, или неэластичный; плотный или текучий (the two states of fixed air, viz. elastic, or non-elastic; a solid, or a fluid) (Priestley, 1775, с. 286).

Отдавая должное проницательности Пристли, Тимирязев в заключение Крунианской лекции “реабилитирует” флогистон (Тимирязев, 1904, с. 75–76): “Чтобы схватить истинный смысл этой знаменитой теории, мы должны только подставить вместо этого злополучного слова «флогистон» более привычное нам выражение – потенциальная энергия, и мы увидим, как близки были основные представления защитников флогистона о занимающем нас явлении к нашим современным понятиям. Стоит остановиться на следующих словах Сенебье: «Наконец: этот флогистон, который солнце отлагает в растении, не будет ли он источником того, который обращается в других царствах природы?»”.

Жан Сенебье (Senebier Jean [1742–1809]) – швейцарский естествоиспытатель, назвал поглощение CO_2 на свету *углеродным питанием*, как и Пристли, оставаясь какое-то время приверженцем флогистона (Senebier, 1782). Но уже в своей знаменитой “Физиологии растений” он вполне адекватно оценивает участие кислорода в создании органического вещества, которое он называет *углем* (charbon). Например (Senebier, 1800, с. 319): “Il me paraît que les plantes reçoivent ce charbon avec l’acide carbonique dissous dans l’eau, montant dans les racines, ou pénétrant les feuilles, & s’y décomposant par la lumière, alors le carbone se précipite quand le gaz oxygène s’échappe ou se combine.” – “Мне кажется, что растения получают уголь вместе с растворенной в воде углекислотой, которая поднимается по корням или проникает в листья и здесь разлагается под действием света; углерод осаждается тогда, когда высвобождается или соединяется кислород” (перевод Е.А. Ванисовой).

Среди имён, имеющих отношение к исследованию космической функции зелёных растений и соответственно к фотосинтезу, традиционно называют имена двух французских химиков, Пьера Пельтье (Pelletier Pierre Joseph [1788–1842]) и Жозефа Каванту (Caventou Joseph Bienaimé [1795–1877]), которые выделили из листьев растений

зелёный пигмент и назвали его *хлорофилл*. Сами молодые учёные весьма скромно оценили свои заслуги.

Впервые их работа была опубликована в “Журнале фармации” в разделе “Заметки” в 1817 г. и называлась “О зеленом веществе листьев” (*Sur la matière verte des feuille*) (Pelletier, Caventou, 1817). На пяти страницах авторы называют несколько видов растений, из которых они экстрагировали “зелёное вещество”, и перечисляют разнообразные эксперименты, которым они это вещество подвергли – воздействие кислотами, щелочами, спиртами, высушивание, растворение, осаждение и т.п. И в заключение они пишут, что не открывали хлорофилл. Зелёное вещество растений было известно до них, а они лишь описали некоторые его свойства, делая упор на возможности использования этого вещества в качестве красителя или краски, и в самых скромных выражениях предложили назвать, выделенное ими вещество, хлорофиллом (Pelletier, Caventou, 1817, с. 490–491): “У нас нет никакого права давать название давно известному веществу, к истории которого мы добавили лишь несколько фактов; однако мы предложим, не придавая этому никакого значения, название *хлорофилл*, от *chloros*, цвет, и *φυλλον* – лист: это название указало бы на роль зеленого вещества в природе. Что касается возможной выгоды от использования лаков, несколько образцов которых мы приготовили, её смогут определить лишь время и область применения”. – “Nous n’avons aucun droit pour nommer une substance connue depuis long-temps, et à l’histoire de laquelle nous n’avons ajouté que quelques faits; cependant nous proposerons, sans y mettre aucune importance, le nom de *chlorophyle*, de *chloros*, couleur, et *φυλλον*, feuille: ce nom indiquerait le rôle qu’elle joue dans la nature. Quant aux avantages qu’on pourrait retirer des laques don’t nous avons préparé plusieurs échantillons, ce n’est que le temps et l’usage qui pourront les indiquer” (курсив и написание *chloros* и *φυλλον* – Пельтье, Каванту. Перевод Е.А. Ванисовой.).

В следующем, 1818 г., Пельтье и Каванту опубликовали сокращённый, двухстраничный вариант своей статьи в “Анналах химии и физики” под тем же названием, и также предлагают дать этому веществу название *хлорофилл*. Хлорофилл дословно можно перевести как “цвет листьев”.

Название оказалось настолько удачным, что стимулировало дальнейшее исследование хлорофилла, в том числе его оптических свойств и сам процесс фотосинтеза (Тимирияев, 1871; Полевой, 1989; Мокронос, Гавриленко, 1992).

Особое место в эпопее открытий, связанных с космической функцией растений, принадлежит немецким естествоиспытателям Юлиусу Майеру (von Mayer Julius Robert [1814–1878]) и Герману Гельмгольцу (von Helmholtz Hermann Ludwig Ferdinand [1821–1894]). Независимо открыв Закон сохранения энергии, сначала Майер (Mayer, 1842; цит.: Mayer, 1893), затем Гельмгольц (Helmholtz, 1854), оба пришли к выводу, что процесс превращения вещества и энергии в живых организмах подчиняется Закону сохранения.

Тимирязев, отдавая должное немецким естествоиспытателям, в предисловии к первому изданию “Солнце, жизнь и хлорофилл” неоднократно ссылается на работы Майера и Гельмгольца. Например (Тимирязев, 1923, с. 10), цитируя Гельмгольца (Helmholtz, 1854), он пишет: “Таким образом с исчезновением солнечного света в растении наблюдается появление и накопление горючего вещества, и мы вправе считать очень вероятным, что первое является причиной второго” (курсив Тимирязева).

Но основной вклад и приоритет в развитии идеи перехода энергии из одного состояния в другое в процессе жизнедеятельности растений и дальнейшее преобразование энергии в органическом мире принадлежит всё-таки Майеру.

До настоящего времени имя Майера (von Mayer Julius Robert) остаётся малоизвестным. Он не был профессиональным, или, как говорят, “цеховым” учёным. После получения медицинского образования Майер короткое время работал врачом в Париже, а затем около года – судовым врачом на голландском торговом судне “Ява”. Именно в этом недолгом плавании, наблюдая необычно яркий цвет венозной крови матросов, которых он лечил кровопусканием, Майер впервые задумался о взаимных превращениях вещества и энергии, в данном случае – о влиянии температуры окружающего воздуха на окислительные процессы в крови. Вернувшись из плавания, Майер обосновался в родном городе Гельбронне (Hellbronn, земля Баден-Вюртенберг), все оставшиеся годы, выполняя обязанности городского врача. Непричастность к цеховой науке



Юлиус Майер, 1814–1878

и тяжёлые жизненные обстоятельства послужили причиной долгого замалчивания открытий великого естествоиспытателя. Достаточно сказать, что родственники из-за увлечённости Майера наукой посчитали его сумасшедшим и обманным путём в 1853 г. крепкого, жизнерадостного, наделённого чувством юмора ещё молодого человека поместили в дом для умалишённых. Там Майер провёл целый год в одиночной палате, регулярно подвергаясь пыткам на усмирительном стуле (в то время таковы были методы лечения душевных расстройств), а некоторые газеты писали даже, что Майер скончался. Когда Майеру было 27 лет, в 1841 г., он отправил профессору Поггендорфу рукопись своей первой статьи для опубликования в журнале “Анналы физики и химии”. Профессор не ответил неизвестному в научных кругах провинциальному врачу, а спустя 36 лет, уже после смерти Поггендорфа, рукопись Майера была найдена в столе редактора “Анналов...” Две последующие основные работы Майер опубликовал в виде брошюр в своём городке Гельбронне на свои деньги. И только благодаря усилиям Джона Тиндаля (John Tyndall) и Евгения Дюринга (Eugen Dühring), особенно – Дюринга, того самого, кому Энгельс посвятил “Анти Дюринг”, имя Майера нашло достойное место в науке. В последние годы жизни он был приглашён во многие учёные собрания, ему были присуждены почётные звания и награды, издано полное собрание его трудов, а в родном Гельбронне в 1892 г. перед ратушей открыт памятник с простой надписью – “Роберту Майеру” (Маркусов, 1897; Замятин, 1921; Максимов, 1933).

Прямое отношение к экологии имеет работа Майера, изданная им в виде небольшой книжки (Mayer, 1845; цит.: Mayer, 1893), где он обосновал применимость Закона сохранения к живой природе. Работа называется “Органическое движение в его связи с обменом веществ” (Die organische Bewegung in ihrem Zusammenhange mit dem Stoffwechsel). Майер, в частности, пишет (цит.: Майер, 1933, с. 131–137): “Природа поставила перед собой задачу поймать на лету льющийся на землю свет и накопить самую подвижную силу, приведя её в неподвижное состояние. Для достижения этой цели она покрыла земную кору организмами, которые, живя, поглощают солнечный свет и при использовании этой силы порождают непрерывно возобновляющуюся сумму химических различий.

Этими организмами являются *растения*. Мир растений образует резервуар, в котором закрепляются и накапливаются в целях их использования быстро летящие солнечные лучи...

Мы знаем, что вещества, на которые растение увеличивается и которые выделяются им, в общей сумме равны поглощённым веществам. Дерево, весящее много сотен фунтов, получило каждый гран своего вещества из окружающей среды. В растении имеет место лишь превращение, а не *порождение* вещества...

Растения поглощают одну силу – свет и порождают другую силу – химическую разность...

И вот, прежде всего нужно спросить: действительно ли свет, попадающий на живое растение, находит другое применение, чем то, которое получает свет, попадающий на мёртвое тело, т.е. нагревается ли растение светом *ceteris paribus* (при прочих равных условиях – *A.H.*) *менее* сильно, чем другие тёмные поверхности?.. Напротив, повседневный опыт показывает, что ничто так не препятствует согревающему действию солнечных лучей на широкую земную поверхность, как богатая растительность, несмотря на то, что растения благодаря тёмной окраске своих листьев должны поглощать большую часть падающего на них солнечного света, чем обнажённая почва. И вот если для объяснения этого факта недостаточным является испарение растений, тогда на поставленный выше вопрос без всякого возражения должно быть отвечено утвердительно...

...В жизненном процессе происходит лишь превращение вещества и силы, а отнюдь не их создание...

Следовательно, поглощение света остаётся единственным «*conditio sine qua non*» (необходимым условием – *A.H.*) процесса редукции. Способность растения производить превращение физической силы, по-видимому, ограничивается метаморфозой света (и электричества?)” (курсив Майера).

Остроумно заданный Майером вопрос более чем актуален сегодня: “Нагревается ли растение светом *менее* сильно, чем другие тёмные поверхности?” В этом вопросе и, соответственно, положительном ответе, иллюстрирующем Закон сохранения энергии, скрывается одно из важнейших свойств зелёного покрова нашей планеты, основанного на этом универсальном законе, – способность *зелёных* растений, кроме прочего, влиять на климат планеты. Действительно, огромные площади лесов, особенно в низких широтах, переводя часть тепла, поступающего на их поверхность, в иную форму энергии, в потенциальную энергию химических связей, делают климат более ровным и мягким. Это замечание Майера содержит дополнительный довод в пользу бережного отношения к зелёному покрову нашей

планеты, и очередное предупреждение тем, для кого идея устойчивого развития стала догмой. Если бы деревья в лесу были покрыты не *живыми* зелёными листьями, а, например, зелёными долларами, которые, по мнению некоторых современных научных школ, являются эквивалентом живой природы, то вместо лесной прохлады в знойный день мы бы испытали все прелести парникового эффекта, вызванного многократным отражением тепла от стодолларовых купюр. Потрогайте в жаркий день поверхность *живого* листа, и вы почувствуете прохладу на кончике пальцев. Разность температур между, например, лежащего у нас под ногами асфальта, содержащего *мёртвый* битум – мёртвые следы былых биосфер, и *живыми* листьями, к которым мы только что прикоснулись, и есть та “химическая разность”, о которой 150 лет назад писал гениальный Майер в немецком захолустье 19-го века.

Некоторые исторические факты, имеющие отношение к идее космической роли зелёных растений, можно найти у Полевого (1989), Мокроносова и Гавриленко (1992).

Идея космической функции зелёного растения имеет не только познавательное, но и огромное практическое значение, так как, разъясняя устройство окружающего нас мира, подсказывает и то, как мы должны вести себя в этом мире, чтобы не разрушить его.

Всё сказанное в данной главе о космической функции растений на языке современной науки можно резюмировать следующими словами (Мокроносов, Гавриленко, 1992, с. 3, 5): “Фотосинтез является тем уникальным процессом, который обеспечивает введение в биосферные процессы энергии, освобождаемой при термоядерном синтезе на солнце, и составляет основу первичной биопродуктивности в природных экосистемах...”

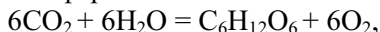
Планета Земля отличается от бесчисленного числа других планет тем, что она покрыта оболочкой универсального оптического сенсбилизатора – хлорофилла, встроенного в сопрягающие мембраны растительных клеток и обеспечивающего преобразование электромагнитной энергии солнечного излучения в химическую энергию, используемую для восстановления окислов углерода и азота в реакциях первичного биосинтеза, которыми начинается всё разнообразие биохимических превращений в живой материи.

Поскольку донором электронов для этих восстановительных превращений является вода, фотосинтез сопряжён с фотоокислением воды и освобождением молекулярного кислорода и является, таким об-

разом, единственно значимым процессом в формировании и поддержании кислородной атмосферы планеты”.

Мне трудно удержаться, чтобы не сравнить сказанное современными физиологами растений с тем, что сказал 150 лет назад провинциальный врач Роберт Майер: “Она покрыла земную кору организмами, которые, живя, поглощают солнечный свет” (Mayer, 1845); “Она покрыта оболочкой универсального оптического сенсibiliзатора – хлорофилла” (Мокроносов, Гавриленко, 1992). Смысл один – землю покрывает некоторая субстанция, способная улавливать солнечный свет и накапливать его энергию.

Общее уравнение фотосинтеза (Полевой, 1989) наглядно демонстрирует две глобальные функции зелёного покрова нашей планеты – 1) создание первичной биологической продукции и 2) контроль над газовым составом атмосферы



где в глюкозе $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$, как в первичной биологической продукции, сосредоточена потенциальная энергия живого вещества (энергия химических связей), а выделяемый в процессе фотосинтеза молекулярный кислород 6O_2 подтверждает функцию контроля зелёных растений над газовым составом атмосферы Земли, отличительное свойство которой – высокое (21%) содержание этого газа.

Осознав *абсолютную* зависимость человека от зелёного покрова нашей планеты, становится понятным, что риторика по поводу рационального природопользования и устойчивого развития так и останется риторикой, пока мы не поймём, что каждое срубленное дерево расчищает дорогу к глобальной катастрофе. Для экосистемы грубое антропогенное вмешательство не может быть рациональным именно потому, что делает её развитие *неустойчивым*.

В этой связи справедливо глубокое по своему содержанию замечание физиологов растений (Мокроносов, Гавриленко, 1992, с. 3): “Мощное развитие индустрии, основанное на сжигании топлива, в котором сконцентрированы продукты фотосинтетической активности прошлых биологических эпох, приводит к нарушению баланса CO_2 и O_2 в атмосфере, что является одной из причин глобальных нарушений экологического равновесия...”

11. Живое вещество биосферы

Особое место в истории экологии занимает книга Вернадского “Биосфера”, впервые вышедшая на русском языке в 1926 г. Я не случайно поместил главу о живом веществе после главы о космической функции зелёных растений. Книга Вернадского “Биосфера”, по сути, посвящена связи живого вещества с Космосом. Основу живого вещества, как многократно подчёркивал Вернадский, составляет зелёный покров нашей планеты, названный им *трансформатором энергии*.

Идеи Вернадского о живом веществе можно отнести к *надглобальной экологии*. Суть состоит в том, что жизнь на планете Земля и её постоянное обновление возможны только благодаря притоку энергии, непрерывно поступающей из Космоса.

Книга Вернадского состоит из двух очерков: “Биосфера в космосе” и “Область жизни”. Каждый из них включает сквозную нумерацию параграфов. Всего 158 параграфов. 15 параграфов Вернадский выделил шрифтом, распределив весь текст по ключевым идеям. Ниже я предлагаю краткий конспект книги. Исключив нумерацию параграфов, я оставляю выделения шрифтом, принятые Вернадским, тех из них, которые использую при цитировании, а также указываю соответствующие номера страниц. Курсив всюду принадлежит Вернадскому.

В “Биосфере” Вернадский использовал, по его выражению, большинство из эмпирических наблюдений, которые к тому времени стали достоянием экологии. Вернадский является в некотором смысле брендом современной российской экологии. Однако в его работах, как и в работах Тимирязева, слово *экология* практически отсутствует. В “Биосфере...” Вернадского лишь в одном месте (с. 28) я встретил выражение “ойкология зелёных растений”.



Владимир Иванович
Вернадский,
1863–1945

В разделе книги (с. 3) “От автора” Вернадский разъясняет, что он, “основываясь на точных и бесспорных фактах, пытается *описать геологическое* проявление жизни, дать картину совершающегося вокруг нас планетного процесса” (курсив мой – *А.Н.*). Для Вернадского всё, что происходит в биосфере, это прежде всего геологическая проблема, хотя, как мы увидим ниже, он использует в основном знания, накопленные экологами.

ОЧЕРК ПЕРВЫЙ. БИОСФЕРА В КОСМОСЕ

Биосфера в мировой среде

С. 8–9. “Исходя из излучения длины волн, можно различить огромную область таких излучений. Она охватывает сейчас около 40 октав. Мы можем получить ясное представление об этом числе, вспомнив, что *одной* октавой является видимая часть солнечного света.

...Образованная им (космическим излучением – *А.Н.*) земная поверхностная оболочка не может, таким образом, рассматриваться как область только вещества, это область энергии, источник изменения планеты внешними космическими силами.

Вещество биосферы благодаря им (космическим излучениям – *А.Н.*), проникнуто энергией; оно *становится активным*, собирает и распределяет в биосфере полученную в форме излучений энергию, превращает её в конце концов в энергию в земной среде свободную, способную производить работу.

Образованная им земная поверхностная оболочка не может таким образом рассматриваться как область только вещества, это область энергии, источник изменения планеты внешними космическими силами”.

Биосфера, как область превращения космической энергии

С. 14–18. “По существу, биосфера может быть рассматриваема как область земной коры, занятая трансформаторами, переводящими космические излучения в действенную земную энергию – электрическую, химическую, механическую, тепловую и т.д.

Солнцем в корне переработан и изменён лик земли, пронизана и охвачена биосфера.

Короткие световые волны, короче 180–200 мкм, разрушают все живые организмы, задерживая их нацело, стратосфера охраняет от них нижние слои земной поверхности – область жизни.

Чрезвычайно характерно, что главное поглощение этих лучей связано с озоном (озоновый экран), образование которого обусловлено существованием свободного кислорода – продуктов жизни.

Ультрафиолетовые и инфракрасные лучи солнца влияют на химические процессы биосферы только косвенным путём. Не они являются главным источником их энергии. Химическая энергия биосферы – выводится из лучистой энергии солнца совокупностью живых организмов земли – её *живым веществом*. Создавая фотосинтез – солнечным лучом – бесконечное число новых в биосфере химических соединений – многие миллионы различных комбинаций атомов, – оно непрерывно с умом непостижимой быстротой покрывает её мощной толщей молекулярных систем, чрезвычайно легко дающих новые соединения, богатые свободной энергией в термодинамическом поле биосферы...

Эта форма трансформаторов является совершенно особым механизмом по сравнению с телами земли, в которых идёт превращение в новые формы энергии коротких и длинных волн солнечной радиации”.

Эмпирическое обобщение и гипотеза

С. 23. “В чём бы явления жизни ни состояли, энергия, выделяемая организмами, есть в главной своей части, а, может быть, и целиком – лучистая энергия солнца”.

Живое вещество в биосфере

С. 27–29. “Можно говорить о всей жизни, о всём живом веществе как об едином целом в механизме биосферы, хотя только часть его – зелёная, содержащая хлорофилл растительность – непосредственно использует световой солнечный луч, создаёт через него фотосинтезом химические соединения, неустойчивые в термодинамическом поле биосферы при умирании организма или при выходе из него.

С этой зелёной частью непосредственно и неразрывно связан весь остальной живой мир. Дальнейшую переработку созданных ею химических соединений представляет всё вещество животных и бесхлорофилльных растений. Может быть, только автотрофные бактерии не являются придатком зелёной растительности, но и они генетически, так или иначе, с ней в своём прошлом связаны.

Можно рассматривать всю эту часть живой природы как дальнейшее развитие одного и того же процесса превращения солнечной световой энергии в *действенную* энергию земли. Животные и грибы

скопляют такие формы богатых азотом тел, которые являются ещё более могучими агентами изменения, центрами свободной химической энергии, когда они – при смерти и разрушении организмов или при выходе из них – выходят из их термодинамического поля, где они устойчивы, и попадают в биосферу, в иное термодинамическое поле, где они распадаются с выделением энергии.

Можно, следовательно, брать *всё живое вещество* в целом, т.е. совокупность всех живых организмов без исключения как единую, особую область накопления свободной химической энергии в биосфере, превращения в неё световых излучений солнца.

Изучение морфологии и ойкологии зелёных организмов давно указало, что весь зелёный организм и в своих сообществах и в своём движении приспособлен прежде всего к исполнению своей космической функции – к улавливанию и превращению солнечного луча.

Эмпирические наблюдения указывают нам, что в биосфере видна *неразрывная связь* между освещающим её световым солнечным излучением и находящимся в ней зелёным живым миром организованных существ... можно рассматривать это превращение энергии, как *свойство* живого вещества, как его *функцию* в биосфере.

Так же как непрерывно падает на лик земли ток солнечного света, так же непрерывно растекается по всей поверхности земли – суши и моря – зелёный аппарат его улавливания и его превращения”.

Несколько замечаний о живом веществе в механизме биосферы

С. 67–68. “...На первом месте должен быть поставлен *газовый обмен организмов – их дыхание*. Едва ли может быть сомнение в его тесной связи с газовым обменом планеты, одну из важнейших, если не важнейшую часть которого он составляет.

В 1840 годах, в замечательной лекции Дюма и Бусенго указали, что живое вещество может быть рассмотрено как *придаток атмосферы*. Оно в своей жизни строит из газов атмосферы – кислорода, углекислоты, воды, соединений азота и серы – тело организмов, переводит эти газы в горючие тела – жидкие и твёрдые, собирает в виде них космическую энергию солнца. После своей смерти и во время процесса жизни, при газовом обмене, оно отдаёт назад в атмосферу те же газообразные части.

Газы биосферы всегда генетически связаны с живым веществом, и земная атмосфера им определяется в своём основном химическом составе”.

“ОЧЕРК ВТОРОЙ. ОБЛАСТЬ ЖИЗНИ”

Биосфера – земная оболочка

С. 82 “Живые существа, взятые в совокупности, т.е. живое вещество, им отвечающее...”

Живое вещество первого и второго порядка в биосфере

С. 91–96. “В явлениях питания и дыхания организмов основным элементом является *источник*, откуда берут организмы нужные для их жизни вещества.

С этой точки зрения организмы делятся на две резко различные группы – на *живое вещество первого порядка* – автотрофные организмы, которые в своём питании независимы от других организмов, и *живое вещество второго порядка* – гетеротрофные и миксотрофные организмы. Деление организмов по их питанию на три группы было введено в 1880-х годах немецким физиологом Пфедфером и является крупным эмпирическим обобщением, богатым разнообразными следствиями. Его значение в понимании природы более велико, чем это обычно думают.

Автотрофные организмы строят своё тело целиком из веществ косной, мёртвой, природы, все их *органические* соединения, содержащие азот, кислород, углерод, водород, составляющие главную массу их тела, берутся из минерального царства. Гетеротрофные организмы используют как пищу для жизни, органические соединения, созданные другими живыми организмами. В конце концов для их существования необходима предварительная работа автотрофных организмов. В частности их углерод и азот в значительной или в полной мере получается из живого вещества. В миксотрофных организмах пищей – по отношению к углероду и азоту – источником их служат их соединения, созданные как живым веществом, так и химическими реакциями косной материи.

Несомненно, вопрос об источнике, откуда организмы получают нужные им для жизни тела более сложен, чем это представляется с первого взгляда – но думается, что указанное Пфедфером деление есть коренная черта всей живой природы.

Так, зелёные растения требуют для своего существования присутствия свободного кислорода. Этот свободный кислород создаётся

ими самими из воды и углекислоты. Он всегда является биохимическим продуктом в косной материи биосферы.

Но больше того, мы не можем утверждать, что только он один из необходимых для них тел всецело связан в своём существовании с жизнью.

Они (автотрофы – *A.H.*) производят в земной коре самую важную химическую работу – создают свободный кислород, разрушая при фотосинтезе такие стойкие кислородные тела, всюду находящиеся, каковыми являются вода и углекислота.

...Существование автотрофных, не связанных с солнечным лучом, лишённых хлорофилла бактерий было открыто в конце 19-го столетия С.Н. Виноградским и не оказало пока такого влияния на научную мысль, какое можно было ожидать. Организмы эти играют огромную роль в геохимической истории серы, железа, азота, углерода, но они не очень разнообразны; известно едва ли больше ста видов, да и по своему значению – они не сравнимы с зелёными растениями”.

Пределы жизни

С. 101. “Анаэробные организмы – характерные для нижних частей донной плёнки – все теснейшим образом зависят в своей жизни от аэробных организмов и их остатков, которыми они питаются”.

Границы живого в биосфере

С. 111–115. “Жизнь защищена в своём существовании экраном озона в 5 мм мощностью, являющимся естественной верхней границей биосферы.

Характерно, что необходимый для создания свободный кислород образуется в биосфере только биохимическим путём, он должен исчезнуть из неё при прекращении жизни. Жизнь, создавая в земной коре свободный кислород, тем самым создаёт озон и предохраняет биосферу от губительных коротких излучений небесных светил.

Живое вещество влияет на химию атмосферы, меняя тонкий, прилегающий к земле слой газа или газы, растворённые в природных водах”.

Жизнь в гидросфере

С. 121. “...Вся эта животная жизнь (в океане – *A.H.*) может существовать только при наличии растительной жизни. Она в своём рас-

пределении теснейшим образом связана с распределением зелёной растительной жизни”.

Геохимические циклы сгущений жизни и живых организмов

С. 129. “В истории всех химических элементов в областях скопления жизни имеет значение двоякого рода процесс – во-первых, *прохождение* данных химических элементов через живое вещество и, во-вторых, *выделение* их – уход из живого вещества... Скопление этих органических веществ является очагами огромной потенциальной энергии, *погребёнными лучами солнца*, по образному выражению Р. Майера, значение которого так велико в истории человека... Понятие о масштабе проявлений этого процесса можем получить, учтя количество известного нам каменного угля” (курсив мой – А.Н.).

Живое вещество суши

С. 140. “После умирания организма или отмирания его частей – вещество или немедленно – без перерыва – захватывается новыми организмами, или же уходит в атмосферу в виде газообразных продуктов. Эти биогенные газы – O_2 , CO_2 , H_2O , N_2 , NH_3 ... – вновь сейчас же захватываются в живое вещество его газовым обменом.

Мы имеем здесь очень совершенное динамическое равновесие, которое приводит к тому, что огромная геохимическая работа живого вещества суши оставляет – после десятков миллионов лет своего существования – ничтожные следы в твёрдых следах, строящих земную кору. Химические элементы живого вещества суши находятся в непрерывном движении – в форме газов и живых организмов”.

Значительное место в книге Вернадского занимает обсуждение факторов, влияющих на распространённость жизни (живого вещества) в биосфере, таких, в частности, как спектр излучения, приходящего из Космоса, температура, давление, газовый состав атмосферы. Вернадский обсуждает отдельно жизнь в океане и жизнь на суше. Рассматривая воду как внутреннюю и внешнюю среду организма, он подчёркивает, что на её состав сильное влияние оказывает живое вещество. Вернадский неоднократно возвращается к мысли о том, что почва, являясь основой среды обитания растений и животных, и атмосфера Земли созданы самими организмами.

Когда при чтении “Биосферы” впервые попадаешь на “живое вещество”, возникают ассоциации с повестью И.С. Тургенева, написанной им в

1863 г., “Призраки. Фантазия” (цит. по: Тургенев, 1962, с. 25–26): “...Этот нарост на огненной песчинке нашей планеты, по которому проступила плесень, величаемая нами органическим, растительным царством... Это нечто было тем страшнее, что не имело определённого образа. Что-то тяжёлое, мрачное, изжелта-чёрное, пёстрое, как брюхо ящерицы, – не туча и не дым, медленно, змеиным движением, двигалось над землёй. Мерное широкое колебание сверху вниз и снизу вверх... Кто ты, что ты, грозная масса?” А вот что пишет Вернадский (1926, с. 29): “Живое вещество... растекается по земной поверхности... обходит препятствия, мешающие его передвижению, или ими овладевает, их покрывает”. (В момент выхода повести Тургенева Вернадскому было 2 года.)

Однако скоро эти ассоциации исчезают – Вернадский, двигаясь от общего к частному, используя накопленные экологией знания, переходит, как и принято в традиционной экологии, к анализу структуры живого вещества и специфических функций отдельных его компонентов, таких, например, как авто- и гетеротрофы.

Здесь уместно вспомнить замечание Тэнсли. Рассуждая о методологии, которой вынужден пользоваться эколог, Тэнсли пишет (Tansley, 1935, с. 300): “...Для целей исследования системы мысленно изолируют, в результате объектами нашего изучения реально становятся серии *изолятов*, будь то солнечная система, планета, климатическая область, растительное сообщество или сообщество животных, отдельный организм, органическая молекула или атом. Фактически, мысленно изолируя отдельные системы как части более крупных систем, мы осознаём, что они перекрываются, соединяются и взаимодействуют между собой. Изоляция отчасти искусственна, но это единственно возможный путь, по которому мы можем идти”. Как видим, Вернадский также следовал этим путём, рассматривая структуру живого вещества и специфические свойства отдельных его частей.

Неожиданным выглядит то, что Вернадский, практически дословно цитируя Тимирязева (Вернадский, 1926, с. 28), – “Весь зелёный организм... приспособлен прежде всего к исполнению своей космической функции – к улавливанию и превращению солнечного луча” – ни разу не ссылается на своего старшего современника, который задолго до выхода в свет “Биосферы” предложил и многократно повторил яркий образ “космической функции зелёного растения”.

12. Экологическое наследование в биологическом сигнальном поле



Николай Павлович
Наумов, 1902–1987

Идея экологического наследования в биологическом сигнальном поле принадлежит выдающемуся российскому (советскому) экологу Николаю Павловичу Наумову, профессору Московского университета. Основные положения концепции, включая её дальнейшее развитие, подробно изложены в недавних публикациях (Никольский, 2003, 2014; Ванисова, Никольский, 2012). Блестящий, иллюстрированный уникальными фотографиями очерк о жизни и творчестве Наумова написан внуком Николая Павловича Поярковым Андреем Дмитриевичем с соавторами (Поярков и др., 2013).

Основная суть концепции состоит в том, что животные, оставляя в пространстве биогеоценоза следы своей жизнедеятельности, которые Наумов (1973, с. 808) называл “долгоживущими сигналами” (норы, тропы, скопления помёта и т.п.), формируют запахово-зрительный образ пространства, облегчая каждому новому поколению использование территории с находящимися на ней ресурсами.

Принципиально важным шагом в развитии концепции биологического сигнального поля (далее – сигнальное поле) стало введение понятий “стабильные элементы” и “матрица стабильных элементов”. Этот фундаментальный аспект проблемы разработан Наумовым совместно с его учениками (Наумов и др., 1981) на примере медновского песка (*Alopex lagopus semenovi*). В этой большой работе, используя результаты конкретных наблюдений, впервые удалось подтвердить, что информация заключена не только в “долгоживущих сигналах”, отдельных элементах сигнального поля, но и в характере их распределения. И что “менее стабильные элементы «привязываются» к бо-

лее стабильным”. Стабильные элементы являются “постоянной матрицей, на которую накладываются сменяющиеся системы нестабильных элементов” (Наумов и др., 1981, с. 45). Было показано, что в поселении песка функцию стабильных элементов выполняют норы, тропы, сигнальные кочки, наблюдательные лёжки, временные убежища. Нестабильными элементами могут быть, например, поеди, фекалии песцов, сосредоточенные у стабильных элементов, или звуковые сигналы, регулярно подаваемые около нор и, таким образом, привязанные к этим стабильным элементам.

Особое место в структуре матрицы стабильных элементов медновского песка занимают сигнальные кочки вдоль его троп (рис. 26). Для формирования такого сложного образования, каким являются сигнальные кочки, требуется длительное время и смена многих поколений песцов. В образовании кочек принимают участие не только песцы, но и сложный почвенно-растительный комплекс, свойственный островному биоценозу. Эти невысокие холмики образуются в результате разрастания дерновины злаков, вызванного составом почвы, изменённой экскрементами песцов. Кочки хорошо заметны на местности и, являясь объектом преимущественно запахового маркирования, становятся, таким образом, самостоятельным зрительно-запаховым ориентиром.

Дальнейшим развитием понятий “стабильные элементы” и “матрица стабильных элементов” является предложенное М.Е. Гольцманом и Е.П. Крученковой понятие “аттрактор” как объект привязанности, связь с которым организует поведение в рассматриваемом масштабе времени. Термин заимствован из математики, с английского *to attract* – привлекать, притягивать. “Аттракторами могут быть участки обитания и их части, убежища, тропы и норы, сигнальные метки... – т.е. самые разнообразные элементы окружения, создающие структуру поведения животного” (Гольцман, Крученкова, 1999, с. 61).

Существуют различные классы аттракторов, вся взаимосвязанная совокупность которых образует информационное поле биогеоценоза. Элементы ландшафта, не затронутые следами жизнедеятельности организмов, но привлекающие внимание животных, являются аттракторами *первого порядка*, базовыми аттракторами. Они характеризуют экологическую специфику биогеоценоза, его пригодность или непригодность для использования теми или иными видами животных. Следы жизнедеятельности млекопитающих, наложенные на эти базовые аттракторы, становятся аттракторами *второго порядка*, в совокупности с ними образуя сигнальное поле (Никольский, 2011).



Рис. 26. Сигнальные кочки (аттракторы, стабильные элементы) вдоль песочной тропы на щебнистой тундре (по: Наумов и др., 1981)

Сигнальное поле не является особой формой материи, подобно физическим полям, а представляет собой *пространство событий*, ранее происходивших с множеством поколений животных на данной территории. В следах их жизнедеятельности закодирован опыт использования территории, накопленный предыдущими поколениями. Оставляя следы своей жизнедеятельности, популяции, некогда населявшие данную территорию, передают каждому новому поколению информацию о специфике экологической ниши, “опробованной” множеством поколений. Таким образом, сигнальное поле представляет собой механизм, посредством которого каждое новое поколение наследует информацию об экологической нише вида и реализует ее в пространстве занимаемой популяцией территории.

По сути, Наумов открыл новую форму наследования информации в органическом мире. Учитывая специфику хранения и передачи информации в сигнальном поле, эту форму наследования я предложил называть “*экологическим наследованием*” (Никольский, 2014).

В неявной форме идея экологического наследования высказывалась и до создания концепции сигнального поля. Например, незадолго до выхода первой публикации Наумова (1971), посвященной сигнальным полям, Е.В. Ротшильд (1968, с. 169) заметил, что "...Старые колонии песчанок служат для зверьков своего рода сигналами пригодности места для обитания". Позднее Наумов, хорошо знавший экологию большой песчанки (*Rhombomys opimus*), неоднократно использовал этот пример в своих работах. В литературе в форме попутных наблюдений встречается множество аналогичных примеров в отношении различных видов млекопитающих (Никольский, 2003; Ванисова, Никольский, 2012). Можно предположить, что экологическое наследование распространено не только среди млекопитающих, на примере которых Наумов разрабатывал концепцию сигнального поля, но и в других группах как позвоночных, так и беспозвоночных животных.

В органическом мире известны две формы передачи информации от одного поколения к другому: генетическое наследование и культурные традиции. Генетическое наследование, как процесс передачи генетического материала от одного поколения организмов к другому, осуществляется посредством генетического кода, системы записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот (Биологический энциклопедический словарь, 1986). Культурные традиции, или заимствование приобретенных поведенческих навыков, передаются от одного поколения организмов другому благодаря способности животных к обучению, имитированию и подражанию. Таковы, например, перемешничество у птиц, или новые навыки кормодобывания у птиц и млекопитающих, передаваемые через подражание (Меннинг, 1982).

Наумов (1977, с. 96) подчеркивал, что передача информации в сигнальном поле от одного поколения к другому представляет собой явление того же порядка, что и названные выше генетическое наследование и культурные традиции: "Активная роль популяции в формировании сигнальных полей выражается в накоплении длинным рядом генераций фиксированной в среде информации и её использование последующими поколениями. Этот способ передачи биологической информации универсален и по своему биологическому значению, видимо, равен *кодированию информации в геноме или воспитанию потомства родителями* (выделено мной – А.Н.) у высших животных. Он присущ всем организмам, свойствен надорганизменным системам и возможен только в популяциях". Тем не менее, экологическое наследование, несмотря на внешнее сходство с генетическим

наследованием и культурными традициями, где передаётся информация от одного поколения к другому, отличается от них способом кодирования и передачи информации.

Материальным носителем информации в сигнальном поле являются стабильные элементы, следы жизнедеятельности, оставляемые многими поколениями животных. Они кодируют информацию, а их совокупность, образуя матрицу стабильных элементов, управляет структурой поведения животных в пространстве биогеоценоза. В результате каждое новое поколение повторяет (наследует) траекторию использования территории предыдущими поколениями, что подтверждают наблюдения за мечеными животными (Nikol'skii et al., 1990; Nikol'skii, Mukhamediev, 1997; Никольский и др., 2012).

Способность выделять из фона стабильные элементы, несущие видоспецифическую информацию, и адекватно на нее реагировать животные, вероятнее всего, наследуют генетически, так же как они наследуют генетически способность к обучению и подражанию. В обоих случаях негенетического наследования (экологическое наследование и культурные традиции) в основе лежит генетическое *наследование способности*: в случае культурных традиций – наследование способности к обучению и подражанию, в случае экологического наследования – способность адекватно реагировать на стабильные элементы сигнального поля.

Экологическое наследование доступно, вероятно, только тем видам животных, которым свойственна опосредованная коммуникация, т.е. коммуникация, осуществляемая в отсутствие оставивших следы своей жизнедеятельности особей (Рожнов, 2011). По сути, экологическое наследование является одной из форм опосредованной коммуникации, и между ними, вероятно, существует эволюционная преемственность. Отличие от актуальной опосредованной коммуникации состоит главным образом в том, что следы жизнедеятельности оставлены не одной особью, а многими поколениями животных, некогда населявших данную территорию.

Передача информации по каналам опосредованной коммуникации и соответственно, – экологическое наследование, возможно с использованием двух сенсорных модальностей – обонятельной и зрительной. Акустический и тактильный каналы связи в экологическом наследовании исключены. Но в одной из ранних работ Наумов (1971, с. 663) дал расширительное толкование сигнального поля относительно каналов связи: "...Под «биологическим полем» (полями)

мы предлагаем подразумевать совокупность оптических, акустических и иных физических и химических явлений, своим возникновением связанных с обитающими в данном месте организмами...” Очевидно, что, например, с помощью акустических сигналов можно передать только актуальную информацию о текущих событиях или текущем мотивационном состоянии источника сигнала, но эта информация не может быть объектом экологического наследования. Данное высказывание Наумова противоречит тому, что он писал позднее (Наумов, 1977). Это противоречие вполне объяснимо новаторским характером самой концепции, когда ее основные положения только зарождались в трудах Наумова.

Объектом экологического наследования является информация о территории с находящимися на ней ресурсами. Кодирование такой информации осуществляется посредством следов жизнедеятельности, специфических для каждого вида, длительно сохраняемых во внешней среде, а с учетом их постоянного обновления каждым новым поколением – неограниченно долго: например, для многих видов грызунов это норы и тропы, для копытных млекопитающих – тропы, скопления помёта и т.п.

Наумов (1973, с. 809) специально подчеркивал, что структуру и функционирование популяций животных характеризуют как вещественно-энергетические, так и коммуникативные процессы: “Через атмосферу, воду, грунт и почву биотопа от одних особей к другим передаются не только вещества и энергия, но и информация, накопление которой увеличивает *устойчивость* надорганизменных систем” (курсив мой – А.Н.). Выделенное мной замечание существенно. Здесь мы видим прямую аналогию со свойствами климаксной стадии экологической сукцессии (Никольский, 1999). Согласно одной из распространённых в экологии концепций (Clements, 1916), на зрелой стадии сукцессии экологические системы наиболее устойчивы. Они достигают на неограниченно длительное время при данном потоке энергии, приходящем от Солнца, относительно стабильного и относительно высокого уровня биологической продуктивности и видового разнообразия (Одум, 1975). Одним из признаков устойчивости являются, конечно, стабильные элементы биологического сигнального поля, ключевая функция которых, экологическое наследование, обеспечивает передачу из поколения в поколение информацию о территории с имеющимися на ней ресурсами, и, таким образом, способствуя реализации видами экологической ниши.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всё сказанное выше относится, прежде всего, к истории развития *ключевых* концепций в экологии. Я не ставил перед собой задачу охватить бесконечное разнообразие проблем, стоящих перед экологией. Многие из них существенны и актуальны, но не являются *ключевыми*, так как не порождают принципиально новую методологию.

В этом легко убедиться, если мы попытаемся перечислить *ключевые* термины *ключевых* концепций. Их не так много: экосистема, биоценоз, экологическая ниша, сукцессия, трофические уровни, экологические факторы, экологическая толерантность, сигнальное поле. Каждое из этих понятий, усвоенных экологией, порождает множество импульсов для развития науки.

Большинство из *ключевых* понятий разветвляются, образуя самостоятельные, хотя и связанные между собой направления исследований. Например, понятие экосистема включает такие подразделения, как локальные экосистемы (консорция, биоценоз, биогеоценоз), зональные экосистемы (природные зоны) и глобальную экосистему – биосферу. Понятие трофические уровни включает три основных уровня, нуждающихся в специальном рассмотрении – продуценты, консументы, редуценты. В свою очередь, каждое подразделение включает множество *конкретных объектов*, таких, как конкретные популяции, конкретные виды, конкретные экосистемы, которые и составляют предмет большинства экологических исследований. Или *конкретные процессы*, специфику которых легко продемонстрировать на примере названных выше трофических уровней: процесс создания зелёными растениями органического вещества из неорганических веществ, принципиально отличается от потребления готового органического вещества консументами, или его разложения редуцентами.

Я сознательно исключил из обсуждения истории *ключевых* концепций такое важнейшее для экологии понятие, как *популяция*, хотя неоднократно его использую, что связано с двумя причинами. Во-первых, это понятие занято генетикой, что уже создаёт неудобства. В

очень многих случаях отделить, где начинается генетика и где кончается популяционная экология (или демография), не представляется возможным. Причём и там, и там часто не удаётся определить границы популяций, если речь идёт не о популяциях в пробирках, или не об островных популяциях, да и само понятие “граница” во многих случаях спорно, независимо от того, о каких границах идёт речь: пространственных, генетических, демографических. Тем более, что каждая из них может поглощать две другие.

Во-вторых, мои попытки найти первоисточник понятия популяция как ключевой идеи в экологии натолкнулись на непреодолимые трудности. Поэтому пока я ограничусь замечанием, что понятие популяция в экологии действительно является одним из ключевых и активно эксплуатируется экологами на протяжении уже около 100 лет, несмотря на очевидные противоречия в его толковании.

В ряде случаев приоритет той или иной концепции остаётся спорным. Иногда ключевая идея появлялась одновременно или почти одновременно независимо у разных авторов. Некоторым авторам свойственно неполное цитирование, когда называется автор без ссылки на его конкретную публикацию, а иногда и не называется, что, к сожалению, у невнимательного читателя создаёт ложные представления о приоритетах в развитии науки.

Нельзя не отметить, что преемственность ключевых идей и концепций в экологии не всегда очевидна. Наиболее выразительный пример – идея о космической функции зелёных растений. В её основе лежит Закон сохранения энергии, усвоенный в контексте экологии людьми, далёкими от этой науки – Майером, Гельмгольцем, Тимирязевым.

В силу различных причин некоторые источники я мог пропустить, например, из-за их отсутствия в библиотеках. Но, несмотря на все перечисленные недостатки, я надеюсь, что проделанная мной работа небесполезна, прежде всего потому, что многое из того, что, являясь классикой современной экологии, стало забываться и нуждается в напоминании о себе.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболин Р.И.* Опыт эпигенетической классификации болот // Болотоведение. 1914. № 3-4. С. 230–287.
- Афанасьева Н.Б., Березина Н.А.* Введение в экологию растений: учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ, 2011. 800 с.
- Беркнер Л., Маршалл Л.* Кислород и эволюция // Земля и вселенная. 1966. № 4. С. 32–9.
- Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.
- Богданов А.П.* Карл Францович Рулье и его предшественники по кафедре Зоологии в Императорском Московском университете. Библиографический очерк // Изв. О-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. 1885. Т. 43. Вып. 2. 215 с.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные произведения. Т. 1. Л.: Наука, 1967. С. 7–61.
- Ванисова Е.А., Никольский А.А.* Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биол. 2012. Т. 73. № 6. С. 403–417.
- Варминг Е.* Ойкологическая география растений. Введение в изучение растительных сообществ. М.: Типогр. И.А. Баландина, 1901. 542 с.
- Вернадский В.И.* Биосфера. Л.: Научн. хим.-тех изд-во, 1926. 147 с.
- Вернадский В.И.* Биосфера. М.: Мысль, 1967. 374 с.
- Винберг Г.Г.* Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества // Тр. лимнологической станции в Косине, 1934. Вып. 18. С. 5–18.
- Виноградский С.Н.* О роли микробов в общем круговороте жизни. С.-П.: Типогр. Императорской АН, 1897. 27 с.
- Вольтерра В.* Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976. 287 с.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Кривошук Д.А., Мяло Е.Г.* Биогеография с основами экологии. М.: Изд-во МГУ, 1999. 392 с.
- Вульф Е.В.* Александр Гумбольдт. Биографический очерк // Гумбольдт А. География растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. С. 15–46.
- Высоцкий Г.Н.* Учение о лесной пертиненции. Курс Лесоведения, ч. III. – приложение к журналу “Лесное хозяйство и лесная промышленность”. Л.: Сельхозгиз, 1930. 131 с.
- Высоцкий Г.Н.* Избранные труды. М.: Сельхозгиз, 1960. 435 с.
- Гаузе Г.Ф.* Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. 1935. Т. 14. Вып. 2. С. 243–270.

- Геккель Э.* Красота форм в природе. 100 таблиц с описательным текстом. Спб.: Книгоиздательское т-во «Просвещение», 1907. 246 с.
- Герцен А.И.* Былое и думы. Собр. соч. в 30 т., т. 8. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 124.
- Гиляров А.М.* Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи совр. биол. 1978. Т. 85. № 3. С. 431–446.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П.* Аттракторы в социальном поведении // Шестой съезд Териол. общ. Тез. докл. (Москва, 13–16 апр. 1999 г.). М.: ИПЭЭ РАН, 1999. С. 61.
- Гумбольдт А.* Космос. Опыт физического мироописания. Ч. 1. С.-П.: Французская типография, 1848. 332 с.
- Гумбольдт А.* Космос. Опыт физического мироописания. Ч. 2. Изд. 2-е. С.-П.: Типогр. Александра Семена, 1862а. 244 с.
- Гумбольдт А.* Картины природы. С научными объяснениями. Ч. 1. Изд. 2–3-е. М.: Типография Смирновой, 1862б. 223 с.
- Гумбольдт А.* География растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. 230 с.
- Гумбольдт А.* Путешествие в равноденственные области Нового Света в 1799–1804 гг. Страны Центральной и Южной Америки. Остров Куба. М.: Мысль, 1969. 438 с.
- Дарвин Ч.* Образование почвенного слоя дождевыми червями и наблюдения над образом их жизни / Собрание сочинений. Т. 5. Ч. 2. СПб.: Изд-во “Вестник Знания”, 1912. С. 276–444.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов путём естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. М.; Л.: Изд-во биол. и мед. лит-ры, 1937. 762 с.
- Дарвин Ч.* Действие перекрёстного опыления и самоопыления в растительном мире. М.-Л.: Сельхозгиз, 1939. 339 с.
- Дементьев Г.П.* Николай Алексеевич Северцов // Люди русской науки. М.: Изд-во физ.-мат. лит-ры, 1963. С. 126–131.
- Длусский Г.М.* Значение конкуренции за опыление в формировании структуры комплекса энтомофильных растений // Журн. общ. биол. 2013. Т. 74. № 6. С. 434 – 449.
- Дылис Н.В.* Основы биогеоценологии (Учеб. пособ. для геогр. специальностей ун-тов). М.: Изд-во МГУ, 1978. 151 с.
- Замятин Е.* Роберт Майер. Берлин; Петербург: Изд-во З.И. Гржебина, 1921. 72 с.
- Кашкаров Д.Н.* Среда и сообщество (основы синэкологии). М.: Медгиз, 1933. 244 с.
- Кашкаров Д.Н.* Основы экологии животных. Л.: Медгиз, 1938. 602 с.
- Кашкаров Д.Н., Коровин Е.П.* Жизнь пустыни. Введение в экологию и освоение пустыни. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. 250 с.

- Кашкаров Д.Н., Станчинский В.В.* Курс биологии позвоночных. 2-е изд. М.; Л.: Гос. изд-во, 1929. 576 с.
- Либих Ю.* Химия в приложении к земледелию и физиологии растений. СПб., 1864. 787 с.
- Либих Ю.* Химия в приложении к земледелию и физиологии. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. 407 с.
- Майер Р.* О количественном и качественном превращении сил // *Майер Р.* “Закон сохранения и превращения энергии”. М.: Гос. тех.-теор. изд-во, 1933. С. 61–71.
- Максимов А.А.* Краткая биография и обзор работ Майера // *Майер Р.* “Закон сохранения и превращения энергии”. М.: Гос. тех.-теор. изд-во, 1933. С. 283–290.
- Маргалев Р.* Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.
- Маркусев Н.Н.* Роберт Майер. М.: Типо-Лит. И.Н. Кушнерев, 1897. 103 с.
- Меннинг О.* Поведение животных. Вводный курс. М.: Мир, 1982. 360 с.
- Микулинский С.Р.* Карл Францович Рулье // *Люди русской науки.* М.: Изд-во физ.-мат. л-ры, 1963. С. 89–104.
- Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф.* Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты: Учебник. М.: Изд-во МГУ, 1992. 320 с.
- Наумов Н.П.* Экология животных. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 533 с.
- Наумов Н.П.* Уровни организации живой материи и популяционная биология // *Журн. общ. биол.* 1971. Т. 32. № 6. С. 651–666.
- Наумов Н.П.* Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // *Журн. общ. биол.* 1973. Т. 34. № 6. С. 808–817.
- Наумов Н.П.* Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // *Вопросы териологии. Успехи совр. териол.* М.: Наука, 1977. С. 93–110.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова, Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М.* Социальное поведение песка на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // *Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих.* М.: Наука, 1981. С. 31–75.
- Небел Б.* Наука об окружающей среде: Как устроен мир. В 2 т. Т. 1. Пер. с англ. М.: Мир, 1993. 424 с.
- Нетрусов А.И., Бонч-Осмоловская Е.А., Горленко В.М. и др.* Экология микроорганизмов. М.: Академия, 2004. 272 с.
- Нечаева Н.Т., Станчинский-младший В.В.* Первый эколог страны // *Природа.* 1991. № 12. С. 90–95.
- Никольский А.А.* Биологическое сигнальное поле млекопитающих // *Шестой съезд Териол. общ-ва: Тез. докл. (Москва, 13–16 апр. 1999 г.).* М.: ИПЭЭ РАН, 1999. С. 178.
- Никольский А.А.* Экологические аспекты биологического сигнального поля млекопитающих // *Зоол. журн.* 2003. Т. 82. № 4. С. 443–449.

- Никольский А.А.* Биологическое сигнальное поле млекопитающих как аттрактор второго порядка в пространстве биогеоценоза // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общ-ва при РАН). М.: КМК, 2011. С. 331.
- Никольский А.А.* Экологическое наследование в биологическом сигнальном поле млекопитающих // Экология. 2014. № 1. С. 70–73.
- Никольский А.А., Степанов Д.А.* Эрнст Геккель – основоположник науки экологии // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия Экология и безопасность жизнедеятельности, 2011. № 1. С. 5–11.
- Никольский А.А., Терёхин А.Т., Сребродольская Е.Б., Арбузова Т.Л., Бродский Л.И., Формозов Н.А., Дюбина О.И., Пасхина Н.М.* Популяционная структура и звуковая активность северной пищухи (*Ochotona hyperborea* Pall.) // Математика и реальность: Конфронтация строгости и сложности: Статьи, воспоминания об А.Т. Терёхине. М.: Солитон, 2012. С. 138–174.
- Новиков Г.А.* Сто лет экологии Эрнста Геккеля // Очерки по истории экологии. М.: Наука, 1970. С. 22–76.
- Новиков Г.А.* Очерки истории экологии животных. Л.: Наука, 1980. 299 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Пачоский И.К.* Описание растительности Херсонской губернии. I. Леса. Херсон: Первая Типо-Литогр. С.Н. Ольховскова и С.А. Ходушина, 1915. 205 с.
- Пачоский И.К.* Основы фитосоциологии. Курс, читаемый на агрономическом факультете Политехнического института. Херсон: Изд-во Студенческого комитета Сельскхозтехникума, 1921. 346 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.
- Полевой В.В.* Физиология растений. Учеб. для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк., 1989. 464 с.
- Поярков А.Д., Симкин Г.Н., Поярков Н.Д.* Николай Павлович Наумов: Творческая жизнь // Биологическое сигнальное поле млекопитающих. Коллективная монография / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: КМК, 2013. С. 250–279.
- Пузанов И.И., Гольд Т.М.* Выдающийся натуралист И.К. Пачоский. М.: Наука, 1965. 86 с.
- Работнов Т.А.* Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
- Райков Б.Е.* Русский биолог-эволюционист Карл Францевич Рулье. Его жизнь и деятельность // Райков Б.Е. “Русские биологи-эволюционисты до Дарвина”. Т. 3. М.; Л.: АН СССР, 1955. С. 9–427.
- Розенберг Г.С.* О периодизации экологии // Экология. 1992. № 4. С. 3–19.
- Розенберг Г.С.* Экология в картинках. Учеб. пособие. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 218 с.
- Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н., Шустов М.В.* Краткий курс современной экологии. Ульяновск: УлГТУ, 2002. 228 с.

- Рожнов В.В.* Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: КМК, 2011. 288 с.
- Ротшильд Е.В.* Азотолобивая растительность пустыни и животные. М.: МГУ, 1968. 204 с.
- Рулье К.Ф.* О животных Московской губернии. Речь, произнесённая в торжественном собрании Императорского Московского университета. 16-го июня 1845 г. М.: Университетская типография. 96 с.
- Рулье К.Ф.* Жизнь животных по отношению ко внешним условиям. М.: Университетская типография, 1852. 121 с.
- Рулье К.Ф.* К портрету Гумбольдта // Вестник естественных наук, 1856а. Т. 3. № 1. С. 1–5.
- Рулье К.Ф.* Удод, или пустошка // Вестник естественных наук, 1856б. Т. 3. № 7. С. 194–202.
- Рулье К.Ф.* Сомнения в зоологии как науке // *Рулье К.Ф.* “Избранные биологические произведения”. М.: АН СССР, 1954а. С. 9–29.
- Рулье К.Ф.* Общая зоология // Там же. М.: АН СССР, 1954б. С. 76–134.
- Рулье К.Ф.* О влиянии наружных условий на жизнь животных // Там же. М.: АН СССР, 1954в. С. 30–56.
- Рулье К.Ф.* Зообиология // *Райков Б.Е.* “Русские биологи-эволюционисты до Дарвина”. Т. 3. М.; Л.: АН СССР, 1955. С. 437–604.
- Рысин Л.П.* В.Н. Сукачев и лесная типология // Идея биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: К 125-летию со дня рождения акад. В.Н. Сукачева (отв. ред. С.Э. Вамперский); Ин-т лесоведения РАН. М.: Наука, 2006. С. 19–31.
- Северцов А.С.* Соотношение фундаментальной и реализованной экологических ниш // Журн. общ. биол. 2012. Т. 73. № 5. С. 323–333.
- Северцов Н.А.* Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии // 2-е изд. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 308 с.
- Северцов Н.А.* Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных // 2-е изд. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 271 с.
- Станчинский В.В.* О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов // Журнал экологии и биоценологии. 1931а. Т. 1. № 1. С. 88–98.
- Станчинский В.В.* К методике количественного изучения биоценозов травянистых ассоциаций // Журнал экологии и биоценологии. 1931б. Т. 1. № 1. С. 133–137.
- Сукачев В.Н.* Терминология основных понятий фитоценологии // Советская ботаника. 1935. № 5. С. 11–21.
- Сукачев В.Н.* Идея развития в фитоценологии. // Советская ботаника. 1942. № 1–3. С. 5–17.
- Сукачев В.Н.* О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биол. 1944. Т. 5. № 4. С. 213–226.

- Сукачев В.Н.* Биогеоценология и фитоценология // Докл. Акад. наук. 1945. Т. 47. № 6. С. 447–449.
- Терентьев П.В.* Памяти Д.Н. Кашкарова // Природа. 1948. № 5. С. 70–72.
- Тимирязев К.А.* Спектральный анализ хлорофилла. СПб.: Т-во Общественная польза, 1871. 67 с.
- Тимирязев К.А.* Публичные лекции и речи. М.: Типогр. Карцева, 1888. 287 с.
- Тимирязев К.А.* Столетние итоги физиологии растений. Речь, произнесённая на акте Московского университета 12 января 1901 г. М.: Т-во Кушнерев и Ко, 1901. 68 с.
- Тимирязев К.А.* Космическая роль растения // Научное слово. 1904. Кн. 3. С. 32–77.
- Тимирязев К.А.* Солнце, жизнь и хлорофилл. М.; Птр.: Гос. изд-во, 1923. 325 с.
- Тургенев И.С.* Призраки. Фантазия // Собр. соч. в 10 томах. Т. 7. М.: Изд-во худож. лит-ры, 1962. С. 5–28.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
- Хармац И.С.* География растений в трудах Гумбольдта // Гумбольдт А. “География растений”. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. С. 209–213.
- Шилов И.А.* Экология: Учеб. для биол. и мед. спец. вузов. М.: Высш. шк., 1997. 512 с.
- Элтон Ч.* Экология животных. М.; Л.: Изд-во биол. и мед. лит-ры, 1934. 83 с.
- Adams Ch.C.* The ecological succession of birds // The Auk: a quarterly journal of ornithology. 1908. V. 25. No 2. P. 109–153.
- Aveling E.B.* Biological Discoveries and Problems. London: Freethought Publishing Co, 1881. 89 p.
- Berkner L.V., Marshall L.C.* On the Origin and Rise of Oxygen Concentration in the Earth's Atmosphere. // J. Atmos. Sci., 1965. V. 22. 225–261.
- Clements F.E.* Plant Succession: analysis of the development of vegetation, Publ. Carnegie Inst., Wash., No 242, 1916. 512 p.
- Clements F.E.* Plant Succession and Indicators: A Definitive Edition of Plant Succession and Plant Indicators. N.Y.: Hefner Publishing Co., 1963. 453 p.
- Clements F.E., Shelford V.E.* Bio-Ecology. N.Y.: John Willey a. Sons Inc, 1939. 425 p.
- Cowles H.C.* The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan // Bot. Gaz., 1899. No 27. P. 95–391.
- Cowles H.C.* The physiographic ecology of Chicago and vicinity // Bot. Gaz. 1901. No 31. P. 73–108.
- Cowles H.C.* The causes of vegetative cycles // Bot. Gaz., 1911. No 51. P. 161–183.
- Elton Ch.* Animal ecology. N.Y.: Macmillan Co, 1927. 207 p.
- Frank A.B.* Lehrbuch der Botanik. Erster Band. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1892. 131 S.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 1, 2. Berlin: Verlag von Georg Reimer, 1866. 574, 462 S.

- Haeckel E.* Über Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. Rede, gehalten beim Eintritt in die philosophische Facultät zu Jena am 12. Januar 1869 // *Jenaische Z. Med. Naturwiss.* 1870. Bd. 5, S. 353–370.
- Haeckel E.* Kunstformen der Natur. Leipzig und Wien: Verlag des Bibliographischen Instituts, 1904.
- Hardy A.C.* The herring in relation to its animate environment, part I // Ministry of Agriculture and Fisheries, Fishery Investigations, 1924. Ser. 2. V. 7. No 3. P. 1–39.
- Heinrich B.* Foraging specializations of individual bumble-bees // *Ecological Monographs.* 1976. V. 46. P. 105–128.
- Helmholtz H.* Ueber die Wechselwirkung der Naturkräfte und die bezüglichen neuesten Ermittlungen der Physik. Königsberg: Verlag von Gräfe und Unser, 1854. 46 S.
- Hesse R.* Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena: Gustav Fischer, 1924. 613 S.
- Hutchinson G.E.* Limnological studies in Connecticut. VII. A critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in lake waters // *Ecology.* 1944. V. 25. No 1. P. 3–26.
- Hutchinson G.E.* Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1957. V. 22. No 2. P. 415–427.
- Hutchinson G.E.* An Introduction to Population Ecology. New Haven, L.: Yale Univ. Press, 1978. 260 p.
- Gause G.F.* Experimental studies on the struggle for existence. I. Mixed population of two species of yeast // *Journ. Exp. Biol. (British),* 1932. V. 9, P. 389–402.
- Gause G.F.* The Struggle for Existence. Baltimore: The Williams and Wilkins Company, 1934. 163 p.
- Grinnell J.* The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee // *Auk.* 1904. V. 21. P. 364–382.
- Grinnell J.* The niche-relationship of the California thrasher // *Auk.* 1917. V. 34. P. 427–433.
- Grinnell J.* Geography and evolution // *Ecology.* 1924. V. 5. P. 225–229.
- Grubb P.J.* The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche // *Biol. Rev.* 1977. V. 52. P. 107–145.
- Johnson R.H.* Determinate evolution in the color-pattern of the Lady-Beetles. Wash.: Carnegie Institution of Washington, Publ. No 122, 1910. 104 p.
- Johnstone J.* Conditions of life in the sea. A short account of quantitative marine biological research. Cambridge: The University Press, 1908. 332 p.
- Liebig J.* Organic chemistry in its applications to agriculture and physiology. L.: Taylor and Walton, 1840. 387 p.
- Lindeman R.L.* The trophic-dynamic aspect of ecology // *Ecology.* 1942. V. 23, No 4. P. 399–414.
- Lotka A.J.* Elements of physical biology. Baltimore: Williams and Wilkins Co., 1925. 460 p.

- Lotka A.J.* The growth of mixed populations: Two species competing for a common food supply // Journ. Wash. Ac. Sci. 1932. V. 22, No 2. P. 461–469.
- Mayer R.* Bemerkungen über die Kräfte der unbelebten Natur (1842) // Die Mechanik der Wärme. Stuttgart: Verlag der Cotta'schen Buchhandlung, 1893. S. 23–30.
- Mayer R.* Die organische Bewegung in ihren Zusammenhänge mit dem Stoffwechsel (1845) // Die Mechanik der Wärme. Stuttgart: Verlag der Cotta'schen Buchhandlung, 1893. S. 39–128.
- Moebius K.A.* Die Auster und die Austernwirthschaft. Berlin: Verlag von Wiegandt, Hempel and Parey, 1877. 136 S.
- Naumann E.* Einige Hauptprobleme der modernen Limnologie Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. IX. Teil 2. 1925. S. 555–588. (Auf Thienemann, 1926b).
- Naumann E.* Über einige produktionsbiologische Fragestellungen der limnologischen Forschung // Fischereizeitung. 1922. Bd. 25. S. 357–360, 368–371. (Auf Thienemann, 1926b).
- Nikol'skii A.A., Mukhamediev T.D.* Territoriality in the Altai pika (*Ochotona alpina*) // Gibier Faune Sauvage. 1997. V. 14. No 3. P. 359–383.
- Nikol'skii A.A., Teryokhin A.T., Srebrodolskaya Ye.B., et al.* Correlation between the Spatial Structure of Population and Acoustic Activity of Northern Pika, *Ochotona hyperborea* Pallas, 1811 (Mammalia) // Zoologischer anzeiger. 1990. B 224. Ht.5/6. S. 342–358.
- Nixon S.W., Buckley B.A.* “A Strikingly Rich Zone” – Nutrient Enrichment and Secondary Production in Coastal Marine Ecosystems // Estuaries. 2002. V. 25, No 4b. P. 782–796.
- Odum E.P.* Fundamentals of Ecology. Philadelphia, London: W.B. Saunders Company, 1954. 365 p.
- Odum E.P.* Fundamentals of Ecology (Third Edition). Philadelphia, London, Toronto: W.B. Saunders company, 1971. 574 p.
- Pearl R., Reed L.J.* On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation // Proceedings of the National Academy of Sciences. 1920. V. 6. No 6. P. 275–288.
- Pearl R., Reed L.J., Kish J.F.* The logistic curve and the census count of 1940 // Science. 1940. V. 92. No 2395. P. 486–488.
- Pelletier P.J., Caventou J.B.* Sur la matière verte des feuilles // Journal de Pharmacie. 1817. No 11. P. 486–491.
- Pelletier P.J., Caventou J.B.* Sur la Matière verte des Feuilles // Annales de Chimie et de Physique. 1818. No 3. P. 194–196.
- Pfeffer W.* Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch des Stoffwechsels und Kraftwechsels in der Pflanze. Erster Band, Leipzig: Verlag von Wikhelm Engelmann, 1881. 383 S.

- Pfeffer W.* Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre vom Stoffwechsel und Kraftwechsel in der Pflanze. Zweite völlig umgearbeitete auflage. Erster Band, Leipzig: Verlag von Wikhelm Engelmann, 1897. 620 S.
- Pfeffer W.* The physiology of plants. A treatise upon the metabolism and sources of energy in plants. Second fully revised edition. Oxford: At the Clarendon Press, 1900. 630 p.
- Priestley J.* Experiments and observations on different kinds of air. L.: Printed for J. Johnson, No 72, 1775. 324 p.
- Ruttner F.* Grundriss der Limnologie (Hydriobiologie des Süßwassers). Berlin: Walter de Gruyter and Co., 1952. 232 S.
- Ruttner F.* Grundriss der Limnologie (Hydriobiologie des Süßwassers). Berlin: Walter de Gruyter and Co., 1962. 332 S.
- Schmidt O.* The doctrine of descent and Darwinism. London: Henry S. King and Co. 2nd edition, 1916. P. 132–133.
- Senebier J.* Mémoires physico-chimiques, sur l'influence de la lumière solaire pour modifier les états des trois regnes de la nature, et surtout ceux du règne végétal. Genève: B. Chirol, 1782. 3 V.
- Senebier J.* Physiologie végétale. T. 2. Genève: J.J. Paschoud, 1800. 472 p.
- Shelford V.E.* Physiological animal geography // J. of Morphology. 1911. V. 22. Issue 3. P. 551–618.
- Shelford V.E.* Animal communities in temperate America. As illustrated in the Chicago region. A study in animal ecology // The geographic society of Chicago. Bulletin. No 5. Chicago: The University Chicago Press, 1913a. 362 p.
- Shelford V.E.* The reactions of certain animals to gradients of evaporating power of air. A study in experimental ecology // Biological bulletin, 1913b. V. 25. No 2. P. 79–120.
- Shelford V.E.* Principles and problems of ecology as illustrated by animals // Journal of Ecology, 1915. V. 3. No 1. P. 1–23.
- Summerhayes V.S., Elton C.S.* Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island // Journal of Ecology, 1923. V. 11. No 2. P. 214–286.
- Tansley A.G.* The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. 1935. V. 16. No 3. P. 284–307.
- Tansley A.G.* The British Isles and Their Vegetation. V. 1. Cambridge, 1939. 494 p.
- Taylor W.P.* The status of the beavers of Western North America, with a consideration of the factors in their speciation // Univ. Calif. Publ. Zool. 12. 1916. P. 413–495.
- Thienemann, A.* Der See als Lebensinheit // Die Naturwissenschaften. 1925. Jahr. 13. H. 27. S. 589–600.
- Thienemann A.* Das Leben im Süßwasser. Breslau: Ferdinand Hirt, 1926a. 108 S.
- Thienemann A.* Der Nahrungskreislauf im Wasser // Verhandlungen Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 1926b. Bd. 31. No 2. S. 29–79.
- Timiriacheff C.* Croonian Lecture: The Cosmical Function of the Green Plant // Proceedings of the Royal Society of London, 1903. V. 72. P. 424–461.

- Uschmann G., Wedekind K.* Über den Kaukasus nach Tiflis Ausgewählte eisebiefe von Ernst Haeckel (In *Meskhia S.* Ernst Haeckel). Jena: Friedrich Schiller Universität, 1972. S. 77–96.
- Vandermeer J.H.* Niche Theory // Annual Review of Ecology and Systematics. 1972. V. 3. No 1. P. 107–132.
- Verhulst P.F.* Recherches mathematiques sur la loi d'accroissement de la population // Mémoires de l'Académie Royale des Belgique. 1845. V. 18. No 1. P. 1–38. (Цит.: Hutchinson, 1978).
- Verworn M.* General physiology. An outline of the science of life. L: Macmillan and Co., 1899. 615 p.
- Volterra V.* Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi // Mem. R. Accad. Naz. Dei Lincei. Ser. VI, V. 2. 1926. P. 3–113.
- Volterra V.* Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species living together // J. Cons. int. Explor. Mer. 1928. V. 3. No 1. P. 3–51.
- Volterra V.* Lecons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie. Paris: Gauthier-Villars et Co, 1931. 214 p.
- Warming E.* Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie: eine Einführung in die Kenntnis der Pflanzenvereine. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1896. 412 S.
- Worster D.* A History of Ecological Ideas. – Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 507 p.

Авторский указатель на русском языке

- Аболин Р.И. 107–109, 170
Адамс (Adams Ch.C.) 111, 138
Арбузова Т.Л. 173
Афанасьева Н.Б. 8, 170
Бакли (Buckley В.А.) 120
Березина Н.А. 8, 170
Беркнер (Berkner L.V.) 144, 170
Богданов А.П. 49, 50, 53, 170
Бонч-Осмоловская Е.А. 172
Бродский Л.И. 173
Вавилов Н.И. 33, 108, 110, 170
Вандермир (Vandermeer J.H.) 26
Ванисова Е.А. 162, 165, 170
Варминг (Warming E.) 108, 110, 170
Вернадский В.И. 5, 6, 35, 117, 136, 137, 154, 161, 170
Винберг Г.Г. 130, 139, 170
Виноградский С.Н. 114–116, 159, 170
Вольтерра (Volterra V.) 23, 72, 73, 82, 170
Воронов А.Г. 30, 170
Вульф Е.В. 31, 33, 38, 170
Высоцкий Г.Н. 95, 107, 170
Гавриленко В.Ф. 148, 152, 153, 172
Гаузе Г.Ф. (Gause G.F.) 23, 72, 73, 76, 79, 81–86, 170
Геккель (Haeckel E.) 5, 8, 10, 11, 14, 17–20, 25, 26, 30, 39, 41, 44, 45, 108, 171
Гельмгольц (Helmholtz H.) 8, 146, 149, 169
Герцен А.И. 38, 171
Гессе (Hesse R.) 65, 70
Гильманов Т.Г. 8, 55, 66, 75, 175
Гиляров А.М. 75, 76, 79, 84, 171
Гольд Т.М. 70, 173
Гольцман М.Е. 163, 171, 172
Горленко В.М. 172
Гринелл (Grinell J.) 26, 80
Грубб (Grubb P.J.) 89
Гумбольдт А. 5, 8, 15, 30–38, 45, 46, 56, 111, 171
Дарвин (Darwin Ch.) 5, 8, 10, 16, 18, 21–31, 171
Дементьев Г.П. 39, 171
Джонсон (Johnson R.H.) 80
Джонстоун (Johnstone J.) 59, 60, 62, 117–121, 131
Длусский Г.М. 25, 171
Дроздов Н.Н. 170
Дьблис Н.В. 97, 171
Дюбина О.И. 173
Замятин Е. 150, 171
Каванту (Caventou J.B.) 147, 148
Кашкаров Д.Н. 8, 17, 55, 81, 91, 92, 94, 102, 104, 121, 129, 139, 171
Киш (Kish J.F.) 88
Клементс (Clements F.E.) 33, 102–106, 108, 142
Коровин Е.П. 92, 121
Коулс (Cowles H.C.) 102, 103

- Криволицкий Д.А. 170
Крученкова Е.П. 163, 172
Либих (Liebig J.) 5, 8, 55–59, 62, 172
Линдеман (Lindeman R.L.) 130, 131, 135, 137, 141, 142
Лотка (Lotka A.J.) 72, 76, 82, 86
Майер (Mayer R.) 8, 130, 146, 149–151, 153, 160, 169, 172
Максимов А.А. 150, 172
Маргалев Р. 112, 113, 172
Маркусов Н.Н. 150, 172
Маршалл (Marshall L.C.) 144, 170
Мёбиус (Möbius K.A.) 92–94
Меннинг О. 165, 172
Микулинский С.Р. 39, 46, 172
Мокроносов А.Т. 148, 152, 153, 172
Мухамедиев Т.Д. (Mukhamediev T.D.) 177
Мяло Е.Г. 170
Наумов Н.П. 8, 162–167, 172
Науманн (Naumann E.) 133
Небел Б. 89, 172
Нетрусов А.И. 116, 172
Нечаева Н.Т. 172
Никольский А.А. (Nikol'skii A.A.) 10, 162–167, 170, 172, 173
Никсон (Nixon S.W.) 120
Новиков Г.А. 8, 91, 92, 173
Овсяников Н.Г. 172
Одум Ю. (Odum E.P.) 26, 57, 66, 68, 69, 112, 167, 173
Пасхина Н.М. 173
Пачоский И.К. 70, 94, 106–108, 110, 173
Пельтье (Pelletier P.J.) 147, 148
Пианка Э. 66, 173
Пирл (Pearl R.) 84, 86–88
Полевой В.В. 148, 152, 153, 173
Попов С.В. 172
Пристли (Priestley J.) 146, 147
Поярков А.Д. 162, 173
Поярков Н.Д. 162, 173
Пузанов И.И. 70, 173
Пфеффер (Pfeffer W.) 34, 116, 117, 158
Работнов Т.А. 89, 173
Райков Б.Е. 41, 46, 173
Рид (Reed L.J.) 88
Рожнов В.В. 166, 174
Розенберг Г.С. 8, 173
Ротшильд Е.В. 165, 174
Рулье К.Ф. 5, 8, 39–53, 174
Руттнер (Ruttner F.) 67, 68
Рысин Л.П. 97, 174
Рянский Ф.Н. 8, 173
Саммерхейс (Summerhayes V.S.) 123
Северцов А.С. 76, 174
Северцов Н.А. 39, 48, 174
Сенебье (Senebier J.) 146, 147
Симкин Г.Н. 173
Смирин В.М. 172
Сребродольская Е.Б. (Srebrodolskaya Ye.B.) 173
Станчинский В.В. 92, 130, 134–139, 141, 172, 174
Станчинский-младший В.В. 139, 172
Степанов Д.А. 10, 173
Сукачев В.Н. 8, 94–97, 101, 107, 174, 175
Тейлор (Taylor W.P.) 80
Терентьев П.В. 92, 175
Терёхин А.Т. (Teryokhin A.T.) 173
Тимирязев К.А. (Timiriyaev K.A.) 8, 143–149, 161, 169, 175

Тинеманн (Thienemann A.) 65,
130–134, 141
Тургенев И.С. 160, 161
Тэнсли (Tansley A.G.) 8, 97–100,
103, 104, 142, 161
Уиттекер Р. 89, 175
Уорстер (Worster D.) 21
Федоров В.Д. 8, 55, 66, 75, 175
Ферворн (Verworn M.) 61
Ферхульст (Verhulst P.F.) 83, 86,
87
Формозов Н.А. 173
Франк (Frank A.B.) 116
Хармац И.С. 33, 175
Харди (Hardy A.C.) 123
Хатчинсон (Hutchinson G.E.) 8,
72–79, 81, 87, 88, 142
Шелфорд (Shelford V.E.) 5, 59–
67, 91, 111, 121, 122, 138
Шилов И.А. 8, 94, 104, 112, 175
Шустов М.В. 8, 173
Эвелинг (Aveling E.B.) 124–126
Элтон Ч. (Elton Ch.) 26, 79–81,
92, 122, 124, 126–129,
142, 175

Авторский указатель иностранных авторов на языке оригинала

- Adams Ch.C. 111, 138, 175
Aveling E.B. 124, 175
Berkner L.V. 144, 175
Buckley B.A. 120, 177
Caventou J.B. 147, 148, 177
Clements F.E. 33, 97, 102, 104–106, 108, 142, 167, 175
Cowles H.C. 102, 103, 175
Elton Ch. 34, 79–82, 122, 124–129, 142, 175, 178
Frank A.B. 116, 117, 175
Haeckel E. 10–12, 14, 17–19, 21, 26, 108, 175, 176, 179
Hardy A.C. 123, 124, 176
Heinrich B. 90, 176
Helmholtz H. 149, 176
Hesse R. 65, 70, 176
Hutchinson G.E. 8, 72, 73, 75–81, 86–88, 176, 179
Grinnell J. 80, 176
Grubb P.J. 89, 176
Johnson R.H. 80, 176
Johnstone J. 59, 62, 117–120, 131, 176
Kish J.F. 86–88, 177
Liebig J. 5, 55, 58, 59, 176
Lindeman R.L. 130, 131, 135, 137, 141, 142, 176
Lotka A.J. 72, 76, 82, 86, 176, 177
Moebius K.A. 92–94, 177
Mayer R. 130, 149, 150, 153, 177
Marshall L.C. 144, 175
Naumann E. 133, 177
Nixon S.W. 120, 177
Odum E.P. 68, 177
Pearl R. 84, 86–88, 177
Pelletier P.J. 147, 148, 177
Pfeffer W. 34, 116, 117, 177, 178
Priestley J. 178
Reed L.J. 86–88, 177
Ruttner F. 67, 68, 178
Schmidt O. 25, 178
Senebier J. 147, 178
Shelford V.E. 5, 34, 59–66, 97, 111, 121, 122, 175, 178
Summerhayes V.S. 123–125, 178
Tansley A.G. 97–101, 103, 104, 142, 161, 178
Taylor W.P. 80, 178
Thienemann A. 130–134, 177, 178
Timiriacheff C. 145, 178
Vandermeer J.H. 26, 179
Verhulst P.F. 83, 86, 179
Verworn M. 61, 62, 179
Volterra V. 23, 72, 73, 76, 82, 179
Warming E. 108, 179
Worster D. 8, 21, 179

Предметный указатель

- автотрофы 114–117, 131, 138, 144, 158, 159
- агроценоз 37
- адаптации 7, 13, 22, 24, 25, 55, 66, 67, 80, 89, 110, 127, 139
- аллотрофные растения 116
- ареал 16, 25, 63, 72
- аттрактор 163, 164
- аутэкология 55
- биогенные газы 160
- биогеография 30, 31, 41, 70
- биогеохимические циклы 35
- биогеоценоз 8, 28, 30, 42, 92, 94–97, 101, 162, 163, 166, 168
- биологическое сигнальное поле 162–167
- биом 97–100
- биомасса 7, 82, 83, 85, 89, 141, 142
- биосфера 5–7, 30, 58, 108, 112, 117, 135–137, 152, 154–161, 168
- биотоп 42, 43, 48, 69, 72, 95, 132, 167
- биоценоз 7, 22, 30, 42, 55, 92–96, 104, 114, 132, 134–138, 163, 168
- биоценология 91, 92, 108, 110, 111, 134, 138, 140
- борьба за существование 16, 21–25, 31, 73, 81–83, 85, 97
- вещество
 - видовое 137
 - живое 5, 117, 125, 137, 154, 156–161
- высотная поясность 36
- геоценоз 95, 96
- гетеротрофы 6, 7, 34, 114, 116, 117, 131, 135, 161
- гидробионты 34, 122
- гиперобъем 73–76, 78, 79
- демографический взрыв 87, 89
- дивергенция 110, 123
- долгоживущие сигналы 162
- естественный отбор 5, 13, 15, 16, 21–23, 25, 73
- жизненная форма 41, 103, 104, 108, 110, 117

закон

- минимума 5, 57–60, 62, 63, 65, 66
- сохранения энергии 130, 149–151, 169
- толерантности 5, 62, 63, 65

зона

- оптимума 63, 75
- пессимума 75

зообиология 41, 43, 45, 47, 49

зоофаги 135, 136

зооценоз 94–96, 111

изотермы 35, 37, 46

климакс 7, 26, 99–101, 104–107, 111–113, 142, 167

климатоп 95, 96

коадаптации 7, 22, 24, 26, 27

коакции 96, 97

конкуренция 72, 73, 75, 76, 80, 82, 84, 85, 89, 90

консорция 168

консументы 6, 34, 114, 117–120, 130–133, 142, 143, 168

космическая роль зелёных растений 6, 8, 32, 144–147, 149, 152, 154, 161, 169

коэволюция 7, 25, 27

кривая

- логистическая 87, 88
- процветания 67–69
- толерантности 61–64, 66, 67, 69, 75
- экспоненциальная 87

матрица стабильных элементов 162, 163, 166

миграция 48

надорганизменные системы 165, 167

наследование

- генетическое 165, 166
- экологическое 162, 164–167

ниша

- реализованная 76, 78
- фундаментальная 74, 75, 77, 78
- экологическая 6, 8, 11, 18, 22–26, 64, 67, 71–81, 83, 85, 89, 90, 122, 123, 127, 128, 164, 167, 168

озоновый экран 156

опосредованная коммуникация 166

организмы

- анаэробные 159
- аэробные 159
- миксотрофные 117, 158
- сапрофагные 131
- стеногалинные 70
- стеногидрические 70
- стеноойкные 70
- стенотермные 68–70
- стенотопные 69, 70
- стенофагные 70
- эвригалинные 70
- эвригидрические 70
- эвриойкные 70
- эвритермные 68–70
- эвритопные 69, 70
- эврифагные 70

орнитоценоз 94

первичная биологическая продукция 6, 58, 114, 134, 144, 153

пирамиды чисел 80, 122, 128, 129, 142

пищевая цепь 80, 120, 122–124, 126, 128, 129

пищевой цикл 122–126, 130–133, 143

поток вещества и энергии 6, 7

пределы толерантности 74, 77

принцип

– Вольтерры-Гаузе 23, 72, 74, 76

– конкурентного исключения 7, 23–25, 72, 73, 76, 80, 81

природная зональность 30, 32

продуктивность 26, 87, 112, 134, 143, 152, 167

продуценты 6, 34, 114, 117–120, 130, 132, 133, 142, 143

разнообразии

– биологическое 10

– видовое 7, 26, 27, 35, 37

редуценты 6, 114, 117, 130–133, 142, 143, 168

рост

– логистический 83, 84, 86, 87

– экспоненциальный 87

сериальные стадии 103

сеть

– питания 6, 7, 23, 34, 114, 120, 121, 133

– трофическая 120, 121

симбионты 89

симпатрия 76

синэкология 55, 91, 92

сукцессия 7, 26, 33, 44, 99–108, 111, 112, 142, 143, 167, 168

трофические связи 117, 118, 120–122, 127, 141

трофический уровень 6, 7, 34, 43, 114, 119, 120, 130, 134, 142–144, 168

факторы

– абиотические 17, 26, 43, 72, 91

– антропогенные 43, 112, 113

– биотические 17, 26, 43, 91, 111

– лимитирующие 7, 59, 60, 64, 74

– экологические 11, 32, 43, 44, 55, 63, 64, 67, 71, 74, 76, 77, 79, 95, 108, 110, 168

физиогномика 32, 34, 37, 111

фитосоциология 70, 106, 110

фитофаги 135, 136, 138

фитоценоз 94, 95, 111

флогистон 146, 147

фотосинтез 6, 131, 141, 144, 146–148, 152, 153, 156, 159

хемосинтез 114, 115, 141

хлорофилл 116, 144, 145, 148, 149, 152, 153, 156, 159

хорология 10, 11, 13–17

цепь питания 6, 7, 11, 23, 34, 43, 60, 80, 114, 117–120, 123, 126, 128, 129, 142, 144, 148

эдатоп 95

экологическая амплитуда 71

экологическая валентность 65, 66

экологические параллелизмы 41, 110

экологический оптимум 64

экология

– глобальная 30–33

– поведенческая 28

– популяционная 42, 74, 79, 87, 168

– факториальная 55, 56

– эволюционная 5, 18, 21–23, 25–28

экосистема

– глобальная 30, 168

– зональная 7, 168

– локальная 28

экотип 119

экотоп 95, 100

элементы

– нестабильные 163

– стабильные 162–164, 166, 167

энергия

– кинетическая 114, 131, 144, 146, 147

– потенциальная 114, 131, 144, 146, 147, 151, 153, 160

энтомоценоз 94

Источники изображений портретов учёных, использованных в книге

- Дарвин Ч.* Воспоминания о развитии моего ума и характера. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 251 с.
- Микулинский С.Р.* К.Ф. Рулье и его учение о развитии органического мира. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 355 с.
- Новиков Г.А.* Очерки истории экологии животных. Л.: Наука, 1980. 299 с.
- Поярков А.Д., Симкин Г.Н., Поярков Н.Д.* Николай Павлович Наумов: творческая жизнь / Биологическое сигнальное поле млекопитающих. Коллективная монография. Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: КМК, 2013. С. 250–279.
- Тимирязев К.А.* Сочинения, т. 1. М.: Гос. изд-во колхозной и совхозной л-ры, 1937. 499 с.
- Тимирязев К.А.* Сочинения, т. 2. М.: Сельхозиздат, 1957. 947 с.
- Hutchinson G.E.* An Introduction to Population Ecology. New Haven, L.: Yale Univ. Press, 1978. 260 p.
- Uschmann G.* Ernst Haeckel. Forscher, Künstler, Mensch. Leipzig/Berlin^ Urania-Verlag, 1961. 276 S.
- <http://www.biologylib.ru/books/item/f00/s00/z0000008/st010.shtml>
- <http://www.campus.belgrano.ort.edu.ar/cienciasnaturales1/articulo/437821/arthur-tansley>
- <http://www.journal.spbu.ru/?p=9912>
- <http://www.myshared.ru/slide/411492/>
- http://www.rasl.ru/science/11_Exhibitions/Gauze_GF.php

Научное издание

Александр Александрович Никольский

**ВЕЛИКИЕ ИДЕИ
ВЕЛИКИХ ЭКОЛОГОВ:
ИСТОРИЯ КЛЮЧЕВЫХ КОНЦЕПЦИЙ
В ЭКОЛОГИИ**

Редактор издательства *Г.М. Орлова*

Электронный макет *А.Н. Кураленко*

Подписано к печати 06.12.2014.

Формат 60×90 1/16. Бумага офсетная.

Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Уч.-изд. л. 13,0.

Тираж 500 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета
в ООО “Чебоксарская типография № 1”
428019, г.Чебоксары, пр. И.Яковлева, 15.