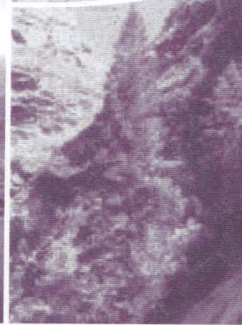


УЧЕБНАЯ  
КНИГА

Г.С. Розенберг  
Ф.Н. Рянский

# ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ И ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ



НИЖНЕВАРТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

*Серия «Учебная книга»*

Г.С.Розенберг, Ф.Н.Рянский

# **ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ И ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ**

Учебное пособие

Рекомендовано Учебно-методическим объединением  
по классическому университетскому образованию  
Российской Федерации в качестве учебного пособия  
для студентов высших учебных заведений  
по экологическим специальностям

2-е издание



Нижевартовск  
Издательство Нижевартовского  
педагогического института  
2005

**ББК 28.080.1я73**  
**Р64**

Рецензенты: доктор биол. наук, профессор *В.И. Попченко*  
(Институт экологии Волжского бассейна РАН);  
доктор биол. наук, профессор *В.И. Матвеев*  
(Самарский государственный педагогический университет)

*Серия «Учебная книга» основана в 2001 году*

**Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н.**

**Р 64**    **Теоретическая и прикладная экология:** Учебное пособие. —  
2-е изд. — Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 2005.  
— 292 с. (Учебная книга. Вып. 9).

**ISBN 5-89988-214-X (Вып. 9)**

**ISBN 5-89988-132-1**

В учебном пособии рассмотрены актуальные вопросы современной экологии: системный подход к изучению экосистем и основные концепции современной экологии, обсуждаются проблемы прикладной экологии и устойчивого развития экосистем разного масштаба.

Учебное пособие, написанное в соответствии с современными образовательными стандартами, предназначено для студентов III—V курсов, специализирующихся по экологии.

**ББК 28.080.1я73**

**ISBN 5-89988-214-X (Вып. 9)**  
**ISBN 5-89988-132-1**

© Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н., 2005  
© Издательство Нижневартовского педагогического института, 2005

# СОДЕРЖАНИЕ

<b>Часть I. ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ</b>	<b>5</b>
<hr/>	
<b>Раздел 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРЕДМЕТ</b>	<b>6</b>
<b>Тема 1. Введение в предмет</b>	<b>6</b>
1.1. Подходы к толкованию термина «экология»	6
1.2. Календарь экологических событий	18
1.3. Периодизация экологии	46
<i>Вопросы к разделу</i>	<b>48</b>
<b>Раздел 2. СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ</b>	<b>49</b>
<b>Тема 2. Системная экология</b>	<b>49</b>
2.1. Что такое «система»?	50
2.2. Что такое «сложная система»?	51
2.3. Основной объект экологии	54
2.4. Простые и сложные свойства экосистем	56
2.5. Основные принципы системологии	58
2.6. Объяснение и прогнозирование в экологии	62
2.7. О редукционизме и холистизме в экологии	64
<b>Тема 3. Система концепций современной экологии</b>	<b>66</b>
3.1. Некоторые определения	67
3.2. Сравнительный анализ теоретических понятий	69
3.3. Структура «ядра» теории (система концепций)	71
<b>Тема 4. Основные теоретические конструкции современной экологии</b>	<b>73</b>
4.1. Факториальная экология	73
4.2. Демэкология. Динамика	84
4.3. Демэкология. Структура	98
4.4. Демэкология. Взаимодействие популяций	106
4.5. Экологические ниши	120
4.6. Экологическое разнообразие	130
4.7. Экология сообществ (синэкология)	145

4.8.	Структура сообществ (общие закономерности, континуум).....	157	
4.9.	Структура сообществ (частные, пространственные закономерности).....	181	
4.10.	Динамика сообществ (сукцессии, климакс).....	187	
4.11.	Динамика сообществ (эволюция).....	204	
4.12.	Экология биосферы (энергетика, продуктивность).....	213	
<i>Вопросы</i>	<i>к</i>	<i>разделу</i> .....	238

---

**Часть П. ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ** 239

---

**Раздел 3. ИНЖЕНЕРИЯ И КАЧЕСТВО СРЕДЫ**..... 240

**Тема 5. Инженерия и качество среды. Инженерная экология**..... 240

5.1. Инженерная экология..... 240

5.2. Качество природной среды..... 244

*Вопросы к разделу*..... 253

**Раздел 4. СТРАТЕГИЯ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ**..... 256

**Тема 6. Экономика и общество**..... 256

6.1. Рост народонаселения..... 256

6.2. Экономические механизмы природопользования..... 259

6.3. Концепция устойчивого развития и ноосфера..... 262

*Вопросы* *к* *разделу*..... 271

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**..... 272

**Часть I**

**ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ  
ЭКОЛОГИЯ**

## Раздел 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРЕДМЕТ

*Введение в предмет. Подходы к толкованию термина «экология». Календарь экологических событий. Периодизация экологии*

### Тема 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРЕДМЕТ

#### 1.1. Подходы к толкованию термина «экология»

Сегодня об экологии говорят многие. Более того, сегодня ее границы раздвинуты далеко за рамки даже синтетической биологической дисциплины: говорят о «социальной экологии», «инженерной экологии», «политической экологии», «экологии культуры» (вдумайтесь — «наука о доме культуры»?) и пр. Думается, что это происходит по следующим причинам.

**Во-первых**, термин «экология» (в переводе с греческого «oikos» — дом, «logos» — наука; таким образом, «экология» — наука о доме, о взаимоотношениях между живыми организмами и окружающей их средой) оказался очень удачным с лингвистической точки зрения.

**Во-вторых**, Человек тоже живой организм, находящийся во взаимоотношениях с окружающей средой, причем его поведение оказывает очень значительное влияние на Природу. Поэтому с позиций антропоцентризма экология воспринимается в большей степени как наука, «обслуживающая» Человека в зависимости от изменения его экономического или социального статуса, чем естественно-научная дисциплина.

**В-третьих**, экология — развивающаяся наука, ее понятийный, методический и теоретический аппараты еще не устоялись (так, продолжают дискуссии даже об основном объекте изучения экологии).

Легкость, с которой сам термин «экология» и различные экологические понятия, тертя биологический смысл, вторгаются в разные отрасли знания, по-видимому, отражает назревшую необходимость их «вторичной экологизации». Такой широкий подход был традиционен для российских естествоиспытателей — сошлемся на произведения С.П.Крашенинникова, И.И.Лепехина, П.С.Папласа, К.М. фон Бэра и др. Но прежде продемонстрируем «эволюцию» понятия «экология» на протяжении 135 лет его существования [210; 217]\*.

---

\* Приведенные ниже несколько десятков определений понятия «экология» — это лишь часть «коллекции» одного из авторов данного пособия — Г.С.Розенберга. В ней есть воистину «золотые» определения (например, определение «экологии» Л.Н.Самойлова: «...понятие-символ эпохального значения, болезненный

«...Под экологией мы подразумеваем общую науку об отношении организма к окружающей среде, куда мы относим все "условия существования" в широком смысле этого слова. Они частично органической, частично неорганической природы» [Haeckel; 318, s. 286].

«...Придавая главное значение явлениям приспособления, прилагания организма к условиям его существования, мы тем самым признаем основным принципом биологического прогресса — пользу того или иного свойства,— принцип в основе *экономический*, почему Геккель и был прав, предложив для всей этой области биологии, создавшейся благодаря Дарвину, новое название — *экология* (курсив автора.— Г.Р., Ф.Р.)» [Тимирязев; 244, с. 217].

«...Экология растений, исследуя отношение растений к среде, изучает в конечном счете приспособительные черты организации растений» [Сукачев; 241, с. 30].

«...Экология — наука о закономерностях в отношении организма как целого, как вида, к среде обитания, в комплексе» [Кашкаров; 108, с. 15].

«...Содержанием экологии является изучение взаимоотношений организма (вида) со средой его обитания, изучение приспособлений и противоречий между особенностями вида и элементами этой среды, именуемой факторами; задачей экологического исследования является познание "условий существования" вида, то есть тех факторов среды, которые являются необходимыми для существования вида, дабы, зная эти условия существования, управлять жизнью вида или всего комплекса» [Кашкаров; 109, с. 10].

«...Экология — биологическая дисциплина, изучающая взаимоотношения организмов и среды, обуславливающие образ жизни: размножение, питание, выживаемость, численность и распределение животных» [Наумов; 162, с. 3].

«...Центральной задачей экологии является установление общих принципов, согласно которым действуют естественные сообщества и их компоненты..., современная экология занимается функциональной взаимозависимостью между живыми существами и их окружением» [Clarke; 300, p. 18].

«...Экология — это наука о взаимоотношениях организмов и образуемых ими сообществ, или биоценозов, с окружающей средой, о приспособленности организмов и биоценозов к условиям среды и о противоречиях организмов и биоценозов с окружающей средой (живой и мертвой)» [Раменский и др.; 193, с. 320].

---

нерв современной мировой цивилизации и культуры, ее новый животрепещущий философско-мировоззренческий ориентир» [цит. по: 27, с. 7]). Впечатляют, например, и такие «новые направления» экологической науки, как «экологическое пчеловодение» (Е.Н.Поволжский), «экологическое асбестование» (Е.П.Янин), «эколософия» (В.А.Зубаков).



«...Главной задачей экологии и биоценологии является установление общих закономерностей круговорота форм, материи и энергии в живом покрове Земли с тем, чтобы выработать такие нормы воздействия на этот круговорот, при которых создавались бы оптимальные условия для существования живого покрова планеты и человечества в его составе (вот и появился в определении "экологии" Человек! — Г.Р., Ф.Р.). Естественно, что эта задача может быть решена только в комплексе с геофизикой, геохимией, социологией и пр.» [Беклемишев; 14, с. 26].

«...Экология посвящена изучению взаимоотношений живых организмов, растительных или животных, со средой; она имеет целью выявить принципы, управляющие этими отношениями... Так что же это за выскочка среди наук, которая представляется нам набором фактов без всякой теории и которая явно страдает от избытка наблюдений и от отсутствия принципов для их классификации? А существует ли вообще такая наука — экология?.. Приходится признать, что эколог — это нечто вроде дипломированного вольнодумца. Он самовольно бродит по законным владениям ботаника и зоолога, систематика, зоопсихолога, метеоролога, геолога, физика, химика и даже социолога: он браконьерствует во всех названных и во многих других уже сложившихся и почтенных дисциплинах. Ограничить сферу деятельности эколога — действительно важная проблема, и в ее разрешении заинтересованы прежде всего сами экологи» [Макфедьен; 138, с. 15].

«...Экология — это наука об обиталищах, или, говоря более широко, об "условиях существования"... было бы правильнее придерживаться новейших идей и определить экологию как науку о строении и функциях природы (курсив автора. — Г.Р., Ф.Р.)» [Одум; 174, с. 13].

«...Я утверждаю, что экология — это изучение систем на том уровне, на котором индивиды (организмы) рассматриваются как элементы, взаимодействующие между собой либо с окружающей средой. Системы такого уровня называются экосистемами, и экология есть не что иное, как биология таких систем» [Margalef, 341; 163, с. 5].

«...Для последних десятилетий XX в. особенно подходит одно из определений, данных в полном словаре Уэбстера, а именно: "Предмет экологии — это совокупность или структура связей между организмами и их средой". Для "долгосрочных" употреблений лучшим определением этого обширного по объему понятия будет, по-видимому, наиболее краткое и наименее специальное, а именно "биология окружающей среды" (environmental biology) (курсив автора. — Г.Р., Ф.Р.)» [Одум; 175, с. 10].

«...Экология — это наука о реально происходящем в природе» [Дре; 78, с. 157].

«... "Экология": этот термин стал таким же модным, как, например, "окружающая среда" или "загрязнение". Каждый исследователь, желающий

быть современным, занимается экологией, но проблемы, которые интересуют биолога, по содержанию отличаются от проблем, рассматриваемых геофизиком, социологом, юристом или экономистом. Таким образом, каждый специалист придает этому термину до такой степени различное значение, что неспециалисту становится трудно определить, что же такое "экология"» [Агецс; 2, с. 4].

«...Экология — наука о биологических системах надорганизменного уровня...» [Наумов; 164, с. 8].

«...Экология — область биологической науки, изучающая живые системы в их взаимодействии со средой их обитания. Экологи исследуют живые системы высших уровней биологической организации: отдельные организмы, популяции, социеты (группы особей одного вида), сообщества (системы популяций обычно многих видов) и экосистемы» [Уиттекер; 249, с. 11].

«...Экология как наука о жизни природы переживает сейчас вторую молодость. Возникшая более 100 лет тому назад как учение о взаимосвязи "организм — среда", экология на наших глазах трансформировалась в науку о структуре природы, науку о том, как работает живой покров Земли в его целостности. А так как работа живого все в большей степени определяется деятельностью человека, то наиболее прогрессивно мыслящие экологи видят будущее экологии в теории создания измененного мира. Экология на наших глазах становится теоретической основой поведения человека в природе» [Шварц; 274, с. 102].

«...Экология занимается изучением растений и животных как отдельных особей и как членов популяций и биологических сообществ в их взаимодействии с окружающей средой, ее физическими, химическими и биологическими факторами... Экология стала настолько популярной, что под ее рубрику подводят все, что угодно: строительство очистных сооружений, региональное планирование землепользования, вторичную переработку бумаги и выращивание овощей на одних лишь органических удобрениях. Вся эта деятельность, пусть необходимая, по большей части представляет собой просто попытки смягчить тот удар, который нанесет нам Природа своим приговором за наше вопиющее нарушение ее законов...» [Риклефс; 201, с. 9].

«...Объект исследования экологии — биосфера» [Вальтер; 30, с. 150].

«...Экология изучает совокупность живых организмов, взаимодействующих друг с другом и образующих с окружающей средой обитания некое единство (т.е. систему), в пределах которого осуществляется процесс трансформации энергии и органического вещества» [Федоров, Гильманов; 253, с. 9].

«...Экологию следует рассматривать как биологическую науку, имеющую дело с тремя уровнями организации живых систем: организменным,

популяционным и биоценотическим. Разделение этих уровней недопустимо, так как генеральная роль живого вещества в биосфере определяется их теснейшей функциональной взаимосвязью. Изучение биосферы в целом, включая исследование ее неживых компонентов и социально-экономических процессов,— задача особой комплексной науки, формирующейся в наши дни» [Шилов; 278, с. 5].

«...Под экологией понимается наука (или комплекс наук) о взаимодействии общества и природы...» [Философский словарь; 255, с. 556].

«...Задачи экологии — поставлять знания, необходимые для объяснения наблюдаемого видового разнообразия экосистем и, в практическом отношении, для выработки стратегий регулирования состава общества в конкретных природных и искусственных экосистемах» [Абросов, Боголюбов; 1, с. 8].

«...Под экологией традиционно понимается биологическое учение о взаимоотношениях организмов и их сообществ со средой. Такого рода организмоцентрическую экологию целесообразно более строго называть *биоэкологией* (курсив наш.— Г.Р., Ф.Р.), являющейся разделом биологии. Ныне же экология выходит за пределы последней и выступает как наука о природных экосистемах, в которых интегрируются геосистемы и биосистемы как равноправные компоненты... Экология же с большой буквы объемлет не только естественные экосистемы, но и всю сферу взаимодействия природы и человечества» [Круть, Забелин; 126, с. 8].

«...Первоначально этот термин (экология.— Г.Р., Ф.Р.) применялся тогда, когда речь шла об изучении взаимосвязей между растительными и животными сообществами и окружающей средой. Но постепенно пришло понимание того, что и человек — его образ жизни, его судьба — так же неотделим от окружающей среды и составляет ее неотъемлемую часть. И его взаимоотношение с природой: воздействие на природу в процессе жизнедеятельности, прежде всего производственной деятельности, и, конечно, обратное влияние оскудевающей природы на человека и развитие общества — все это должно стать предметом специального изучения. Так начала возникать "параллельная" наука — экология человека» [Моисеев; 158, с. 4].

«...Экология — биологическая дисциплина. Однако экологические и природоохранные задачи в настоящее время решаются преимущественно инженерными и химико-технологическими методами. Поэтому экология представляет собой не только научную базу охраны природы, но и становится неотъемлемой частью технологических дисциплин» [Стадницкий, Родионов; 238, с. 3].

«...Экология — старая наука биологического цикла — ныне переживает небывалый расцвет и приобретает все большую значимость, ибо становится одной из главных наук о биосфере — наукой о выживании, в частности

— выживании человека в нынешней экологической обстановке... Можно сказать, что глобальная экология (экология человека) — это наука о взаимодействии трех систем: природы, человеческого общества и порожденной им техники» [Шалимов; 271, с. 19].

«Когда в 1866 г. Э.Геккель впервые употребил слово "экология", обозначив им биологическую науку, он, наверное, не подозревал о том, что через сто с небольшим лет слово это, многократно повторенное газетами и журналами всего мира (не говоря уже о других неведомых ранее средствах массовой информации), станет своеобразным символом своего времени. Действительно, об экологии говорят сейчас буквально все, понимая под экологией в большинстве случаев любое взаимодействие человека и природы или ухудшение качества среды, вызванное его хозяйственной деятельностью» [Гиляров; 53, с. 5].

«...Экология:

- 1) часть биологии (биоэкология), изучающая отношения организмов (особей, популяций, биоценозов и т.п.) между собой и окружающей средой, включает экологию особей (аут(о)экология), популяций (популяционная экология, демэкология) и сообществ (синэкология);
- 2) дисциплина, изучающая общие законы функционирования экосистем различного иерархического уровня;
- 3) комплексная наука, исследующая среду обитания живых существ (включая человека);
- 4) область знаний, рассматривающая некую совокупность предметов и явлений с точки зрения субъекта или объекта (как правило, живого или с учетом живого), принимаемого за центральный в этой совокупности (это может быть и промышленное предприятие);
- 5) исследование положения человека как вида и общества в целом в экосфере планеты, его связей с экологическими системами и меры воздействия на них» [Реймерс; 197, с. 592—593].

«...Существенное значение в этих взаимоотношениях (человека с окружающей средой.— Г.Р., Ф.Р.) имеют контакты экологии с социальной сферой, здравоохранением и образованием. Само понятие "экология", которое совсем еще недавно трактовалось как весьма ограниченное, приобретает в настоящее время чрезмерно широкие рамки. Возникла необходимость обозначить эти рамки хотя бы в самой предварительной конспективной форме путем перечисления основных направлений и задач, входящих в компетенцию экологии» [Соколов, Ильичев; 234, с. 3].

«...Но что такое экология? Наука? Общественное движение? Партия "зеленых"? Инстинкт самосохранения? Мистическое учение об апокалипсисе? Не будем совершенно исключать из этого понятия ни того, ни другого, ни третьего — пусть все, что может в нем соединиться, соединяется, ведь разделение наших знаний о жизни на бесконечное число

наук и саму нашу жизнь тоже размежевано на отдельные, изолированные друг от друга части. Но, требуя глубоких специальных знаний, экология — не только знание, но и сознание, доступное каждому. Она — сама современность и злободневность всех злободневностей» [Зальгин; 87, с. 5].

«...Экология представляет собой изучение баланса» [Gore, 316; 58, с. 18].

«...Основным объектом экологии является экосистема — совокупность живых организмов (животных, растений, микроорганизмов) и среды их обитания. Кроме того, экология изучает и группы организмов одного вида, входящие в экосистемы, — популяции и отношение к среде отдельных организмов... Экология — это комплекс наук... В центре "экологического цветка" находится общая экология — наука о законах взаимоотношений организмов и условий среды. Лепестки цветка — это науки, посвященные конкретным объектам» [Миркин, Наумова; 151, с. 13—14].

«...Соответствующему термину (экология. — Г.Р., Ф.Р.) совсем уютно в прокрустовом ложе расширяющегося представления об этой науке. Языковый Прокруст со взрывной силой тянет понятие "экология" в разные стороны и грозит разорвать его на части. Но терминологический взрыв не происходит. Вместо него возникла путаница слов, понятий и самого понимания что есть что. Казалось бы, должен проявиться эффект Вавилонской башни. Однако серьезного неудобства при этом не ощущается. Каждый вкладывает в термин свой объем понятия, индивидуальные его оценки. Ситуация приблизительно такова: "моя" экология — это не "твоя" экология, но все же что-то сходное» [Реймерс; 198, с. 8]. Далее автор выделяет 62 «экологии», претендующие на статус самостоятельных научных направлений; несколько позже В.И.Булатов [27] выделил 102 (!) «экологии».

«...Попробуем все же дать определение экологии. Их много, и большинство из них не исключает, а взаимодополняет друг друга. Я приведу несколько из них. Вы сможете остановиться на любом или дать свое, главное, чтобы вы смогли аргументировать свой выбор. Итак:

1. Экология — наука, изучающая отношения организмов, популяций, биоценозов между собой и окружающей средой;
2. Наука, изучающая общие законы функционирования экосистем различного иерархического уровня;
3. Наука, изучающая некую совокупность предметов или явлений с точки зрения субъекта или объекта, принимаемого за центральный в этой совокупности ("консорсионное" определение. — Г.Р., Ф.Р.);
4. Словарь Уэбстера для студентов дает такое определение: предмет экологии — это совокупность или структура связей между организмами и их средой обитания (это определение дает Ю.Одум. — Г.Р., Ф.Р.);
5. Кребс: экология — научное познание взаимодействий, определяющих распространение и численность организмов;

6. Маргалев: предмет экологии — структура, функционирование и взаимодействие надорганизменных систем разного уровня организации.

Каждое из приведенных определений в большей или меньшей степени отражает различные стороны такого многообразного и динамичного понятия, как "экология". Последнее из них, правда, имеет в настоящее время наибольшее признание и представляется самым удачным» [Симаков; 230, с. 5—6].

«...Пора вспомнить, что экология — не часть биологии, а наука о взаимоотношении человеческого общества и среды его обитания (экология — "наука о доме", обратите внимание — даже не о "природе")... Это социально-естественная наука, социально-биологическая, если хотите» [Шубин; 284, с. 7, 13].

«...Слово "экология" приобрело в настоящее время огромную популярность, однако его значение в различных кругах воспринимается по-разному. Для ученых — это вполне определенный раздел науки, относящейся к циклу биологических наук, в то время как в непрофессиональной среде под экологией понимают нечто совсем другое — в лучшем случае изучение только гигиенических аспектов состояния окружающей среды, а нередко и просто уровень ее техногенного загрязнения» [Большаков и др.; 19, с. 165].

«...В настоящее время отмечается разнообразие толкования содержания самого термина:

- 1) экология — одна из биологических наук, изучающая живые системы в их взаимодействии со средой обитания;
- 2) экология — комплексная наука, синтезирующая данные естественных и общественных наук о природе и взаимодействии ее и общества;
- 3) экология — особый общенаучный подход к исследованию проблем взаимодействия организмов, биосистем и среды (экологический подход);
- 4) экология — совокупность научных и практических проблем взаимоотношений человека и природы (экологические проблемы)» [Вронский; 45, с. 135].

«...Слово "экология" в последнее время стало очень модным. И сфера его применения существенно расширилась с того момента, когда Э.Геккель более ста лет тому назад предложил его для обозначения конкретного научного направления, изучающего взаимоотношения животных и растений со средой их обитания... От понятия *экологии как точки зрения* (курсив наш.— Г.Р., Ф.Р.) следует отличать еще, по крайней мере, два случая употребления этого термина. Первое из них характерно для современной науки, в которой под экологией традиционно понимается раздел биологии...

Второй вариант употребления термина "экология" чаще встречается в трудах философов, географов и представителей других профессий, интересующихся соответствующей проблематикой. В этом случае имеют в виду некое синтетическое научное направление или совокупность научных направлений, изучающих проблему взаимоотношения человеческого общества со средой его обитания...» [Горелов; 59, с. 3—4].

«...Экологическая проблематика требует широкого философского осмысления, создания новых этических концепций и, возможно, послужит толчком к возникновению новых религий и двигателем формирования новых социальных систем. В экологии сложнейшие фундаментальные проблемы близко соседствуют с прикладными вопросами, которые необходимо решить сегодня, сейчас. Все это заставляет говорить, что экология — более чем научная дисциплина, она представляет собой проблемно ориентированную систему научных знаний» [Данилов-Данильян; 69, с. 6].

Развитие энвайронментологии (от англ. environmentology — биосферологии) в рамках биоэкологии имело далеко идущие последствия. Само понятие «экология» потеряло всякую определенность: уже не всегда можно определить, идет ли речь о собственно экологии (т.е. о биологической науке), о загрязнении среды или об охране природы, об общественно-политическом движении или о «духовном возрождении» — создании всеобщей религии и «космоморфологии».

Чтобы как-то упорядочить терминологическую путаницу, возьмем за основу следующую схему [216] (рис. 1.1):

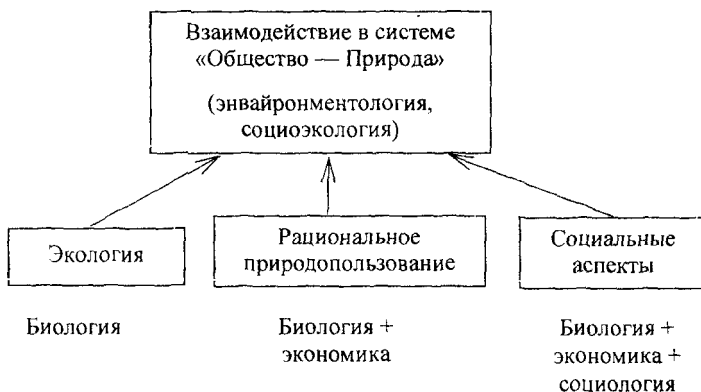


Рис. 1.1. Подходы к толкованию термина «экология»

Таким образом, «...социозэкология — это интегральная междисциплинарная наука, изучающая закономерности взаимодействия общества и природы в пределах социозкосистем различного иерархического уровня и

разрабатывающая научные принципы гармонизации этого взаимодействия посредством рационального природопользования» [Бакинский; 13, с. 16]. Тогда экология воспринимается как теоретическая (биологическая) основа взаимодействия в системе «организм(ы) — среда»; рациональное природопользование — как система эксплуатации природных ресурсов и условий в наиболее эффективном режиме, без резких изменений природно-ресурсного потенциала и сохранения здоровья людей; социальные аспекты проявляются в диапазоне от элементарной экологической безграмотности как руководителей всех уровней, так и всего населения, до восприятия биосферных процессов, исходя из идей ноосферы и концепции устойчивого развития. Во многом эти представления созвучны идеям Ю.Одума, высказанным в эпилоге его монографии «Экология»: «Когда "наука о доме" (экология) и наука о "ведении домашнего хозяйства" (экономика) сольются и когда предмет этики расширит свои границы и включит в себя наряду с ценностями, произведенными человеком, ценности, создаваемые окружающей средой, тогда мы на самом деле сможем стать оптимистами относительно будущего человечества» [176, т. 2, с. 247].

Смещение понятий «экология» и «энвайронментология» послужило также причиной низкой эффективности экологического образования в России, которое развивалось прежде всего как составляющая биологической подготовки. Народному хозяйству прошлого века до середины 80-х гг. не нужны были экологи. Потребность в них, да и то ограниченная, появилась лишь в последнее время в связи с созданием служб Госкомэкологии, «благополучно» ликвидированных на рубеже веков. В результате специалисты-экологи так и не востребованы по сей день обществом. Обратной стороной такого экологического образования стала «девальвация» самой специальности эколога. Не случайно экологическое движение конца 80-х гг. прошлого века формировалось в основном как эмоциональный всплеск «экологистов» (по определению Н.Ф.Реймерса); можно говорить даже о становлении «эмоциональной экологии». Сегодня «зеленое движение» в нашей стране переживает период своей самой низкой активности. Среди многочисленных причин сложившейся ситуации не последнее место занимает и необходимость развития самой экологической науки, подготовка высокопрофессиональных экологов. Правда, в последнее время появилось достаточно много различных учебников и пособий по экологии, но все они страдают одним общим недостатком: экология в этих книгах не представлена как комплексная биологическая научная дисциплина.

Данное учебное пособие — попытка его авторов восполнить этот пробел, объединить теорию и практику экологии. Поскольку многие положения современной экологии продолжают оставаться объектом достаточно острых дискуссий, в тексте излагается та точка зрения, которой



придерживаются авторы (соответствующие ссылки направляют читателя к другим точкам зрения). Подчеркнем, что объем экологической литературы огромен. Так, обзор В.И.Булатова [27], сделанный только по отечественным работам 1995—2000 гг., включает 1222 (!) публикации. Поэтому в список рекомендуемой литературы (см. ниже) нами включены лишь наиболее важные и доступные для студентов издания. Остальные работы студент может отыскать самостоятельно, воспользовавшись обширными списками литературы, которые приводятся в большинстве монографий по экологии.

Нумерация рисунков и таблиц в тексте индексационная (например, рис. 2.3): первая цифра индекса (2) означает номер раздела, а вторая — порядковый номер (3) рисунка или таблицы в разделе.

Авторы выражают свою благодарность всем, кто оказал авторам неоценимую помощь в написании книги, и всем, кто принял активное участие в подготовке ее к изданию. Многие положения учебника обсуждались с профессорами Башкирского университета (г.Уфа) *Б.М.Миркиным* и *И.Ю.Усмановым*, профессором Нижегородского госуниверситета *Д.Б.Гелашвили*, сотрудниками Института экологии Волжского бассейна РАН (г.Тольятти) профессорами *В.Б.Голубом*, *И.А.Евлановым* и *В.И.Попченко*, докторами биологических наук *Г.П.Краснощечковым* и *С.В.Саксоновым*, доцентом Самарского государственного университета, кандидатом биологических наук *Д.П.Мозговым*, деканом естественно-географического факультета Нижневартковского государственного педагогического института, профессором, кандидатом биологических наук *Г.Н.Гребенюк* и доцентом, кандидатом географических наук *С.Н.Соколовым*.

Наши особые слова благодарности за помощь в редактировании и оформлении рукописи — сотрудникам Института экологии Волжского бассейна РАН кандидату географических наук *Е.В.Шанеевой*, а также *О.Л.Носковой*, *Н.В.Костиной* и *Н.Г.Лифиренко*.

## СПИСОК

### рекомендуемой литературы

- Бигон М., Харпер Док., Таунсенд К.* Экология: Особи, популяции, сообщества: В 2 т. М., 1989. Т. 1. 667 с; Т. 2. 477 с.
- Гиляров А.М.* Популяционная экология. М., 1990. 191 с.
- Краснощекое Г.П., Розенберг Г.С.* Экология «в законе»: (теоретические конструкции современной экологии в цитатах и афоризмах). Тольятти, 2002. 250 с.
- Маргалев Р.* Облик биосферы. М, 1992. 214 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности: (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М., 1975. 740 с.
- Одум Ю.* Экология: В 2 т. М., 1986. Т. 1. 328 с; Т. 2. 376 с.
- Петров К.М.* Общая экология: взаимодействие общества и природы. СПб., 1998. 352 с.
- Рамад Ф.* Основы прикладной экологии: Воздействие человека на биосферу. Л., 1981. 543 с.
- Реймерс Н.Ф.* Природопользование: Словарь-справочник. М., 1990. 637 с.
- Реймерс Н.Ф.* Экология: (теория, законы, правила, принципы и гипотезы). М., 1994. 367 с.
- Риклефс Р.* Основы общей экологии. М., 1979. 424 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.* Экология: (элементы теоретических конструкций современной экологии). Самара, 1999. 396 с.
- Рянский Ф.Н.* Социальная и этническая экология: региональный компонент. Тюмень, 2003. 640 с.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М, 1980. 328 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. М., 1980. 464 с.
- Христофорова Н.К.* Основы экологии. Владивосток, 1999. 516 с.
- Шилов И.А.* Экология. М., 1998. 512 с.

## 1.2. Календарь экологических событий

Во многих древнейших трудах можно найти слова, как мы сказали бы сегодня, с глубоким экологическим и эволюционным смыслом: это «Тексты пирамид» эпохи первого Древнего царства в Египте (2500 лет до н.э.), аккадская мифология Древнего Вавилона («Когда бог Ану создал небо, небо создало землю, земля создала каналы, каналы создали ил, — ил создал червя»), «Одиссея» Гомера, древнекитайская книга «Гуан-цзы», эпические поэмы Древней Индии «Махабхарата» и «Рамаяна» (в которых описан образ жизни и местообитание примерно 50 видов животных), труды древнегреческих философов Фалеса, Анаксимандра, Анаксимена, Гераклита.

Поэтому нижеприведенный вариант «Календаря экологических событий» мы начинаем с трудов Эмпедокла, который одним из первых «осознанно» рассмотрел взаимосвязь растений со средой, что можно рассматривать как первый пример экологического исследования. И здесь вполне уместно процитировать Бертрана Рассела [194, с. 31] — одного из крупнейших математиков, философов XX века, Нобелевского лауреата: «Расцвет греческой цивилизации, которая породила этот взрыв интеллектуальной активности, — одно из самых захватывающих событий в истории. Ничего подобного не происходило ни до, ни после этого. За короткий отрезок времени — в два века — в области искусства, литературы, науки и философии греки явили на свет изумляющий поток шедевров, установивших основные стандарты для западной цивилизации». Добавим — и для экологии.

---

\* В данном разделе воспроизводится сокращенный вариант «Календаря экологических событий» (табл. 1.1), представленный в статье Г.С.Розенберга, опубликованной в 1992 г. в № 4 журнала «Экология» [208], и в изданных ранее учебных пособиях Г.С.Розенберга — одного из их авторов [216; 217]. Первый вариант «Календаря» получил положительную оценку большого числа экологов, в последующих вариантах были учтены некоторые замечания и дополнения, сделанные академиком Л.П.Горчаковским (Институт экологии растений и животных РАН, г.Екатеринбург), профессорами А.М.Гиляровым (Московский университет), В.В.Мазингом (Тартуский университет) и Б.М.Миркиным (Башкирский университет). Следует отметить и учебное пособие одного из крупнейших геоботаников и экологов нашей страны профессора МГУ Т.А.Работнова «История фитоценологии» [186], способствовавшее уточнению целого ряда «деталей» более поздних вариантов «Календаря». В «Календаре» преобладают указания на работы отечественных экологов (из-за чего он в известной степени носит субъективный характер), однако в нем нашли отражение практически все наиболее важные для развития экологии события (правда, не все они «равновелики» по своей значимости).

## Календарь экологических событий

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
<b>ПЕРВЫЙ ПЕРИОД</b>		
490—430 гг. до н.э. (годы жизни)	<b>Эмпедокл</b> из Акраганта, Древняя Греция	Рассмотрел связь растений со средой.
460—377 гг. до н.э. (годы жизни)	<b>Гиппократ</b> из Косса, Древняя Греция	«Отец медицины» в трактате « <b>О воздухах, водах и местностях</b> » заложил основы медицинской географии, в трактатах « <b>О болезнях</b> » и « <b>О влагах</b> » дал экологическое обоснование адаптации организма к факторам среды.
460—370 гг. до н.э. (годы жизни)	<b>Демокрит</b> из Абдер, Древняя Греция	<i>«...Первые люди произошли из воды и ипа... От животных мы путем подражания научились важнейшим делам, а именно: мы — ученики паука в ткацком и портняжном ремеслах, ученики ласточки в построении жилищ и ученики певчих птиц, лебедя и соловья, в пении».</i>
428—348 гг. до н.э. (годы жизни)	<b>Платон</b> Афинский, Древняя Греция	В диалоге « <b>Тимей</b> » дается описание картины мира, устроенного по «экосистемному принципу». В диалоге « <b>Протагор</b> » излагается миф о происхождении жизни: по повелению богов Эпиметей наделил смертные существа разными способностями, «...некоторым же позволил питаться, пожирая других животных. При этом он сделал так, что они размножаются меньше, те же, которых они уничтожают, очень плодovиты, что и спасает их род» — чем не закон Вольтера!
384—322 гг. до н.э. (годы жизни)	<b>Аристотель</b> из Стагиры, Древняя Греция	Ему принадлежит первый синтез философии («метафизики») с общим естествознанием. В трактате « <b>О возникновении животных</b> » приводятся данные по акклиматизации устриц, обсуждается приуроченность тех или иных классов организмов к главным типам географической среды. В « <b>Истории животных</b> » (рус. пер., 1937) предложил классификацию животных, которая имела экологическую окраску: «...то, что согласно с природой, приятно, а все существа преследуют наслаждение, согласно с природой». В « <b>Этике</b> » воплощено стремление человека к природе в самом широком смысле.

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
370—285 гг. до н.э. (годы жизни)	<b>Теофраст</b> (Феофраст) Эрезийский, Древняя Греция	В труде « <b>Исследования о растениях</b> » (рус. пер., 1951) описал около 500 видов растений и их группировки; заложил основы геоботаники («...своеобразие растительности создается разницей вместе»).
116—27 гг. до н.э. (годы жизни)	<b>Варрон</b> Марк Теренций, Древний Рим	В труде « <b>О сельском хозяйстве</b> » (в 3 т.) дал описание экологической системы ведения сельского хозяйства.
4—65 гг. н.э. (годы жизни)	<b>Сенека</b> Луций Анней, Древний Рим	«Я природа сохраняет образующие ее части в равновесии, словно боясь, чтобы при нарушении отношения частей не рухнул мир» — чем не принцип Б.Коммонера «Природа знает лучше» и чем не концепция экологического равновесия!
23—79 гг. (годы жизни)	<b>Плиний Старший</b> (Гай Плиний Секунд), Древний Рим	В труде « <b>Естественная история</b> » (в 37 т.) обобщил данные по зоологии, ботанике, лесному хозяйству, описал практику использования животных в различных отраслях хозяйства.
160—220 гг. (годы жизни)	<b>Тертуллиан</b> Квинт Семптимий Флоренс, Карфаген	Тема евангелической любви становится центральной в экологической этике. По Тертуллиану, природа — «ученица бога» и «учительница человека».
547 г.	<b>Индикоплов</b> Косьма, Византия	В труде « <b>Христианская топография</b> » (древнейшая русская рукопись — 1495 г.) реставрирована ветхозаветная картина мира, содержится определенный эколого-географический материал.
1202 г.	<b>Леонардо</b> из Пизы (Фибоначчи), Италия	Сформулировал первую задачу математической теории популяций (с учетом возрастной структуры). Учет смертности особей был сделан лишь в 1945 г. П.Лесли.
1452—1519 гг. (годы жизни)	<b>Леонардо да Винчи</b> , Италия	«...народившиеся, совершив естественный свой круг, дадут земле приращение, умирая и разлагаясь...». В своих естественно-научных произведениях титан Возрождения дал описание искусственных экосистем, построил аналогию Земли-организма.
12 октября 1492 г.	<b>Колумб Х.</b> , Италия	Открытие Америки.
1497—1499 гг.	<b>Васко да Гама</b> , Португалия	Огибает Африку и приплывает в Индию.

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1519— 1522 г.	<b>Фернан Магеллан</b>	Совершает первое кругосветное плавание.
1542 г.	Германия	При университете в г.Лейпциге основан первый (из известных в мире) ботанический сад.
1620 г.	<b>Бэкон Ф.</b> , Англия	В труде « <b>Великое восстановление наук</b> » выступил как приверженец идеи покорения природы, чтобы люди, «...заклучив мир между собой, объединенными силами стали на борьбу с природой, захватили итурмом ее непреступные укрепления...». Необходимо «...зорко следить за природой..., чтобы в любой момент восстановить по своей воле упомянутый ход развития и заставить природу подчиниться» — вот и задачи мониторинга!
1670 г.	<b>Бойль Р.</b> , Англия	Осуществил первый экологический эксперимент: влияние низкого атмосферного давления на различных животных.
1670 г.	<b>Менцель Х.</b> , Германия	Предложил понятие «география растений».
1700 г.	де Турнефор Ж., Франция	Одним из первых описал вертикальную поясность растительности в горах и сравнил ее с горизонтальной зональностью растительности в равнинных условиях (основой послужили данные экспедиции на гору Арарат для поиска Ноева ковчега).
1706 г.	Россия	Создан первый ботанический сад при Московском госпитале и Медико-хирургической школе (сегодня это филиал Ботанического сада МГУ).
1713 г.	Дерэм У., Англия	В труде « <b>Физико-геология</b> » впервые употребил термин «баланс» в экологическом смысле, рассмотрел вопросы регуляции численности животных.
1714 г.	Россия	По указу и при личном участии Петра I в Санкт-Петербурге основан «Аптекарский огород» для сбора, изучения и использования лекарственных растений. Сад реорганизован в 1824 г. в Императорский ботанический сад, после 1917 г.— в Главный ботанический сад РСФСР; в 1931 г. на базе сада и Ботанического музея создан Ботанический институт АН СССР. Коллекционный фонд Ботанического сада доведен до 10 тыс. таксонов.

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1714 г.	<b>Лейбниц Г.В.,</b> Германия	В труде « <b>Монадология</b> » выдвинул утверждение о том, что мир — это взаимодействие монад, что «...существует тесная связь между людьми и животными, между животными и растениями и, наконец, между растениями и ископаемыми... Закономерность естественных явлений образует цепь».
1715 г.	<b>ван Левенгук А.,</b> Голландия	Впервые изучил «пищевые цепи» и некоторые механизмы регуляции численности популяций.
1734 г.	<b>Реомюр Р.,</b> Франция	« <b>Мемуары по естественной истории насекомых</b> » (в 6 т.).
1744 г.	<b>Трамбле А.,</b> Швейцария	« <b>Мемуары к истории пресноводных полипов с руками в форме рогов</b> ».
1749 г.	<b>Линней К.,</b> Швеция	В труде « <b>Экономия природы</b> » предложил типологию местообитаний растений, а в работе « <b>Общественное устройство природы</b> » (1760) заложил основы систематики.
1749 г.	<b>де Бюффон Ж.Л.Л.,</b> Франция	В труде « <b>Естественная история</b> » (в 36 т.) развил идею изменчивости видов под влиянием среды и идею единства растительного и животного миров. « <i>Если взять все организмы вообще, то в целом количество жизни всегда то же</i> ».
1755 г.	<b>Крашенинников С.П.,</b> Россия	« <b>Описание земли Камчатки</b> » — одна из первых отечественных комплексно-экологических работ.
1763 г.	<b>Ломоносов М.В.,</b> Россия	В труде « <b>Первые основания металлургии или рудных дел (О слоях земных)</b> » высказал ряд предположений о влиянии среды на организмы, о процессах почвообразования: «...чернозем — не первообразная и не первозданная материя, но произошел от согнития животных и растущих тел со временем» (§ 125).
1771 г.	<b>Лепехин И.И.,</b> Россия	« <b>Дневные записки путешествия доктора Академии наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства</b> » (в 4 т.).
1773 г.	<b>Паллас П.С.,</b> Россия	« <b>Путешествие по различным провинциям Российского государства</b> » (в 3 т.); « <b>Описание животных российско-азиатских</b> » (1811—1831) (в 3 т.).
1775 г.	<b>Каверзнев А.А.,</b> Россия	В труде « <b>О перерождении животных</b> » сделал вывод о зависимости изменчивости организмов от влияния факторов среды.

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1777 г.	Циммерман Э., Германия	Рассмотрел зависимость географического распространения млекопитающих от климата; заложил основы зоогеографии.
1780 г.	Болотов А.Т., Россия	В труде « <b>Примечания о травах вообще и о различии их</b> » разработал экологическую классификацию местообитаний растений, заложил основы агроэкологии.
1784—1791 гг.	Гердер И.Г., Германия	Труд « <b>Идеи к философии истории человечества</b> » (в 4 т.) содержит большой объем эколого-географической информации (например, глава 7.4 называется «Генетическая сила породила все органические образования на Земле, а климат лишь содействует или противодействует этой силе». Интересна и следующая цитата: «...разнообразные соединения воды, воздуха, света предшествовали появлению семени первого растительного образования, то есть, вероятно, мха. Множество растений произведено было на свет и погибло, прежде чем создалось первое животное образование; и здесь насекомые, птицы, водяные и ночные животные предшествовали более развитым созданиям дня и земли, и только затем выступил на Земле венец органического строения — человек...»).
1786 г.	Зуев В.Ф., Россия	« <b>Начертания естественной истории</b> » — первый отечественный школьный учебник экологического профиля.
1792 г.	Вилльде-нов К.Л., Германия	Предложил гипотезу об «общественной жизни» растений.
1792 г.	Лавуазье А.Л., Франция	В докладе « <b>Круговорот элементов на поверхности земного шара</b> » фактически описал группы авто- и гетеротрофов, редуцентов.
1794 г.	Дарвин Э., Англия	В труде « <b>Зоономия, или Законы органической жизни</b> » развил своеобразные представления об эволюции организмов. В поэмах « <b>Ботанический сад</b> » (1789) и « <b>Храм природы</b> » (1803) в поэтической форме популяризировал свои естественно-научные воззрения (рус. пер., 1911).
1798 г.	Мальтус Т.Р., Англия	В труде « <b>Опыт о законе народонаселения</b> » предложил уравнение геометрического (экспоненциального) роста; первая математическая формализация роста популяции.



Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1800 г.	Грасси Дж.Б., Италия	Изучил и описал полный цикл развития малярийного плазмодия и доказал, что его переносчиком являются комары рода <i>Anopheles</i> .
1802 г.	Ламарк Ж.Б.П., Франция	В IV главе труда «Гидрогеология» заложил основы концепции биосферы, которая стала синтетическим учением после работы В.И.Вернадского 1926 г.
1805 г.	Гумбольдт А., Германия	Предложил понятие «ассоциация».
1809 г.	Ламарк Ж.Б.П., Франция	В труде «Философия зоологии» (в 11 т.) дал представления о сущности взаимодействия в системе «организм — среда».
1822 г.	Скоу Й.Ф., Дания	В труде «Основы общей географии растений» произвел первое ботанико-географическое деление растительного покрова Земли.
1824 г.	Эдварде В., Франция	«Влияние физических агентов на жизнь» — первая сводка по экологической физиологии.
1830—1833 гг.	Лайель Ч., Англия	«Принципы геологии» — классический труд по геологии, включивший ряд экологических моментов: связь организмов с разнообразием географических условий, ввел понятие «стация», близкое к биогеоценозу, рассматривал человека как геологическую силу и пр.
1832 г.	Россия	В Санкт-Петербурге основан Зоологический музей, насчитывающий сегодня более 15 млн. единиц хранения. В 1931 г. на его базе основан Зоологический институт АН СССР.
1833 г.	Глогер К., Польша	Описал закономерность смены окраски птиц под влиянием климата (правило Глогера). По мнению Н.А.Северцова (1855), эта работа заложила основы «зоологической географии».
1835 г.	Кетлэ А., Ферхюльст П., Бельгия	Предложили уравнение логистического роста. В 1920 г. уравнение было переоткрыто Р.Пирлом и Л.Ридом (США); известно как уравнение Ферхюльста — Пирла.
1836 г.	Дарвин Ч.Р., Англия	Кругосветное путешествие на корабле «Бигль»; наблюдения обобщены в «Дневнике изысканий» (1839).

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1837 г.	фон Бэр К.М., Россия	Экспедиция на Новую Землю — один из первых примеров регионально-экологического исследования.
1840 г.	Морран Ш., Бельгия	Закрепил термин «фенология» за учением о сезонных явлениях в природе.
1840 г.	Либих Ю., Германия	В труде «Химия в приложении к земледелию и физиологии» (рус. пер., 1936) сформулировал закон минимума (лимитирующих факторов).
1841 г.	Рулье К.Ф., Россия	«Сомнения в зоологии как науке», «О влиянии наружных условий на жизнь животных» (1845), популярная лекция «Жизнь животных по отношению ко внешним условиям» (1852). Обосновал метод экологического изучения животных. В более чем 160 работах описал воздействие среды на развитие организмов.
1845 г.	Гумбольдт А., Германия	В труде «Космос» (в 5 т.) заложил основы ботанической географии и ландшафтоведения.
1852 г.	Лейкарт Р., Германия	Предложил первое определение «паразитизма».
1854 г.	Жоффруа Сент-Илер И., Франция	В труде «Естественная история органического мира» заложил основы этологии — науки о «взаимотношениях организмов внутри семейств и групп, в скоплениях, в сообществе». Ряд исследователей считают его, а не Геккеля, «крестным отцом» современной экологии, рассматривая «этологию» как синоним «экологии».
1854 г.	фон Бэр К.М., Россия	Заложил основы теории динамики популяций рыб.
1855 г.	Северцов Н.А., Россия	«Периодические явления в жизни зверей, птиц и гадов Воронежской губернии».
1855 г.	де Кандоль А., Франция — Швейцария	В труде «Ботаническая география» (в 2 т.) изучил закономерности расселения растений в зависимости от среды и геологической истории, создал основы учения о происхождении культурных растений.
1859 г.	Дарвин Ч.Р., Англия	«Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь».
1859 г.	Россия	Академиком К.М. фон Бэром основано Русское Императорское энтомологическое общество.

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1860 г.	<b>Миддендорф А.Ф.</b> , Россия	Книга «Путешествие на север и восток Сибири» (в 2 т.) стала итогом экспедиций на Кольский полуостров (1840), на Таймыр и в Якутию (1842—45).
1860 г.	<b>Пастер Л.</b> , Франция	Заложил основы экологического направления в микробиологии (в 1922 г. С.Н.Виноградский оформил это научное направление).
1861 г.	<b>Сеченов И.М.</b> , Россия	В публичных лекциях « <b>Так называемые растительные акты в животной жизни</b> » высказал принцип единства: «... <i>Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен; поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него.</i> ».
1862 г.	<b>Пастер Л.</b> , Франция	В докладе « <b>Роль брожения в природе</b> » отметил приоритет А.Лавуазье в описании продуцентов, консументов и редуцентов.
1863 г.	<b>Брем А.</b> , Германия	« <b>Жизнь животных</b> » (в 6 т.).
1863 г.	<b>Гексли Т.Г.</b> , Англия	« <b>Место человека в природе</b> ».
1863 г.	<b>Лоренц И.</b> , Германия	Предложил понятие «фация», тождественное по содержанию понятию «биоценоз» К.Мёбиуса.
1864 г.	<b>Марш Дж.П.</b> , США	В труде « <b>Человек и природа. Физическая география и ее изменение под воздействием человека</b> » (рус. пер., 1866) привел большое число примеров негативного воздействия человека на природу.
1866 г.	<b>Рупрехт Ф.И., Гризебах А.</b> , Россия, Германия	Независимо друг от друга предложили понятие «геоботаника».
14 сентября 1866 г.	<b>Геккель Э.</b> , Германия	В труде « <b>Всеобщая морфология организмов. Общие основы науки об органических формах, механически основанной на теории эволюции, реформированной Чарльзом Дарвиным</b> » (в 2 т.) предложил понятие «экология»: <i>а...биология смешивается с экологией, с наукой об экономике, об образе жизни, о внешних жизненных отношениях организмов друг с другом и т.д.</i> » (т. 1, с. 8).

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
<b>ВТОРОЙ ПЕРИОД</b>		
1868 г.	<b>Уоллес А.</b> , Англия	В труде « <b>Малайский архипелаг — отечество орангутанга и райской птицы</b> » предложил понятие «биологическая ниша», обосновал методы биогеографического анализа (рус. пер., 1872).
1869 г.	<b>Геккель Э.</b> , Россия	« <b>Учение об органических формах, основанное на теории превращения видов</b> » — конспективный перевод на русский язык работы Э.Геккеля (под ред. И.И.Мечникова), закрепивший термин «экология» в России.
1870 г.	<b>Спенсер Г.</b> , Англия	« <b>Изучение социологии</b> ». Совместно с Т.Гексли (1863) и Дж.П.Маршем (1864) заложил основы экологии человека.
1 марта 1872 г.	США	Создан первый в мире Йеллоустонский национальный парк.
1872 г.	<b>Реклю Э.</b> , Франция	В труде « <b>Жизнь на Земле</b> » (в 10 т.) дал большое число чисто экологических примеров (вертикальная поясность растительности).
1875 г.	<b>Зюсс Э.</b> , Австрия	В труде « <b>Лик Земли</b> » ввел понятие «биосфера».
1877 г.	<b>Мёбиус К.</b> , Германия	В труде « <b>Устрицы и устричное хозяйство</b> » предложил понятие «биоценоз». В отечественной науке биоценологические исследования начаты С.А.Зерновым в 1913 г., комплексные исследования — В.Н.Беклемишевым в 1923 г.
1879 г.	де <b>Бари А.</b> , Германия, Бельгия	Предложил понятие «симбиоз».
1879 г.	<b>Лейкарт Р.</b> , Германия	« <b>Общая естественная история паразитов, особенно видов, водящихся у человека</b> » (рус. пер., 1881).
1883 г.	<b>Докучаев В.В.</b> , Россия	« <b>Русский чернозем</b> » — учение о почвах (почвоведение) и о ландшафтах (« <b>Наши степи прежде и теперь</b> », 1892).
1884 г.	<b>Мак-Лиод Дж.</b> , Англия	Первым рассмотрел вопрос о существовании у растений разных типов эколого-ценологических стратегий, различив виды-«капиталисты» и виды-«пролетарии». Впоследствии изучение типов стратегий связано с именами Л.Г.Раменского, Т.А.Работнова, Р.Уиттекера, Э.Пианки, Б.М.Миркина и др.
1885 г.	<b>Пфедфер В.</b> , Германия	Провел деление организмов по способу питания на автотрофы и гетеротрофы.

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1887 г.	<b>Гензен В.,</b> Германия	В труде « <b>Об определении планктона или носимого морем материала из животных и растений</b> » предложил понятие «планктон» и продемонстрировал необходимость количественного изучения сообществ водных организмов.
1887 г.	<b>Форбс С.,</b> США	Предложил понятие «микрокосм». Впервые рассмотрел озеро как микрокосм, заложил основы учения об экосистеме.
1892 г.	<b>Форель Ф.А.,</b> Швейцария	В серии работ создал основы озероведения (по результатам изучения Женевского озера). Ввел понятие «лимнология».
1894 г.	<b>Флао Ш.,</b> Франция	Создал геоботаническую карту Южной Франции (1:200 000); в 1903 г. Г.И.Танфильев создал первую русскую геоботаническую карту (1:25 000 000).
1895 г.	<b>Варминг Е.,</b> Дания	В труде « <b>Экологическая география растений</b> » (рус. пер., 1901) впервые использовал термин «экология» по отношению к растениям. Предложил понятие «жизненные формы».
1896 г.	<b>Хэдсон У.,</b> Англия	Ввел понятие «волны жизни» для описания динамики численности животных (переоткрыто в 1905 г. С.С. Четвериковым).
1896 г.	<b>Шретер К.,</b> <b>Кихнер О.,</b> Германия, Швейцария	Предложили различать аут- и синэкологию (в 1910 г. это предложение было закреплено решением III Международного ботанического конгресса).
1899 г.	<b>Докучаев В.В.,</b> Россия	<b>«К учению о зонах природы. Горизонтальные и вертикальные почвенные зоны».</b>
1900 г.	<b>Кеппен В.П.,</b> Россия, Германия	Предложил понятие «биоклиматология» и развил основы этого научного направления.
1901 г.	<b>Каулес Г.,</b> США	Создал учение о сукцессионных сериях, одновременно с Г.Уитфордом (США) предложил понятие «климакс».
1902 г.	<b>Жаккар П.,</b> Швейцария	Разработал количественный метод сравнения флор, заложив основы статистического направления в изучении экосистем.
1903 г.	<b>Иогансен В.Л.,</b> Дания	Заимствовал из демографии и ввел в экологию понятие «популяция».
1903 г.	<b>Раункьер Х.,</b> Дания	Создал учение о жизненных формах растений (на основе понятия, введенного Е.Вармингом).

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1907 г.	Раковицэ Э., Румыния	Предложил понятие «биота».
1908 г.	Кожевников Г.А., Россия	В статье «О необходимости устройства заповедных участков для охраны русской природы» впервые поставил вопрос о создании заповедников как эталонов природы.
1909 г.	Кольквитц Р., Марсон М., Германия	Разработали основы биоиндикации загрязненных водоемов.
1909 г.	Митчерлих Э.А., Германия	Предложил концепцию совокупного действия факторов на биоценозы. В 1918 г. Б.Бауле отредактировал концепцию, которая получила название «закона совокупного действия факторов Митчерлиха—Бауле»,
29 декабря 1909 г. — 6 января 1910 г.	Россия	XII съезд естествоиспытателей и врачей России (г.Москва) — программные доклады Г.Ф.Морозова, В.Н.Сукачева, Л.Г.Раменского, Б.А.Келлера, И.П.Бородина и др.
1910 г.	Раменский Л.Г., Россия	В докладе «О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ» на XII съезде естествоиспытателей и врачей России сформулировал принцип непрерывности. В настоящее время принцип Раменского и гипотеза Глисона объединены концепцией континуума. Позднее эти же принципы независимо друг от друга были описаны Г.Негри (Италия, 1914) и Ф.Леноблем (Франция, 1926).
1910 г.	Глизон Г., США	Сформулировал индивидуалистическую гипотезу, заключающуюся в признании неповторимости экологии каждого вида.
1910 г.	Бельгия	III Международный ботанический конгресс (г.Брюссель). Доклад Ш.Флао и К.Шретера по фиксации основной геоботанической терминологии, дано определение понятия «ассоциация»; разделены понятия «аутэкология» и «синэкология».
1910 г.	Россия	При Русском географическом обществе основана Постоянная биогеографическая комиссия (председатель — П.П.Семенов-Тянь-Шанский).
1911 г.	Петерсен К., Экман С., Дания, Швеция	Впервые осуществили количественные исследования бентоса с помощью дночерпателя (К.Петерсен предложил и само понятие «бентос»).

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1911г.	<b>Шелфорд В., США</b>	Сформулировал закон максимума (толерантности).
1912 г.	<b>Келлер Б.А., Россия</b>	Предложил понятия «экологическая группа видов», «экологические ряды».
1912 г.	<b>Морозов Г.Ф., Россия</b>	В труде «Учение о лесе» заложил научные основы лесоведения.
1913 г.	Англия	Основано Британское экологическое общество; начал издаваться первый экологический журнал « <b>Journal of Ecology</b> ».
1913 г.	<b>Адаме Ч., США</b>	« <b>Руководство к изучению экологии животных</b> ».
1913 г.	<b>Браун-Бланке Ж., Швейцария Франция</b>	Положил начало разработке метода классификации растительности (можно говорить и о классификации экосистем, маркируемых растительными сообществами) на основе эколого-флористических критериев. Иногда этот подход называется «сигматизмом» — от первых букв Института в г.Монпелье (Франция), в котором работал Ж.Браун-Бланке (Station Internationale de Geobotanique Mediterraneenne of Alpine — Международная геоботаническая средиземноморская и альпийская станция). В настоящее время этот метод получил самое широкое распространение в мире.
1913 г.	Швейцария	I Международный съезд по охране природы (г.Берн). Россию представляли ботаник И.П.Бородин и зоолог Г.А.Кожевников.
1915 г.	<b>Алехин В.В., Россия</b>	Сформулировал правило предвращения (которое было переоткрыто Г.Вальтером в 1951 г. и в современной экологии известно как правило Вальтера — Алехина). Сходный принцип смены стадий для насекомых предложил Г.Я.Бей-Биенко в 1959 г. Теоретические работы В.В.Алехина переизданы в 1986 г. в виде отдельной монографии « <b>Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения</b> ».
1915 г.	<b>Высоцкий Г.Н., Россия</b>	Предложил понятие «экотоп».
1915 г.	<b>Пачоский И.К., Россия</b>	Ввел понятие «флуктуация» для обозначения ненаправленных изменений компонент экосистем из года в год (Т.А.Работнов определил флуктуации как изменения по длительности не более 10 лет). Предложил понятие «фитоценоз».

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1915 г.	Сукачев В.Н., Россия, СССР	<p>«Введение в учение о растительных сообществах». Книга переиздавалась в 1922 г. под названием «О растительных сообществах», в 1926 и 1928 гг. — под названием «Растительные сообщества (введение в фитоценологию)». Этот труд стал первой монографией по теории фитоценологии; оказал большое влияние на развитие фитоценологии и долго служил учебным пособием по этой специальности в СССР. Определил основные признаки растительного сообщества:</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• взаимоотношения между сообществом и средой и между особями в сообществе;</li> <li>• определенное постоянство сообщества, связанное с непрерывным возобновлением его компонентов;</li> <li>• динамичность сообщества, его изменчивость.</li> </ul>
1915 г.	Бердж Э., США	Целостное рассмотрение озера как системы «черный ящик» (альтернатива подходу С.Форбса).
20—21 декабря 1915 г.	Россия	Учредительный съезд Русского ботанического общества (г.Петроград); председателем бюро этого общества стал И.П.Бородин.
1916 г.	Клементс Ф., США	В труде «Сукцессии растительности» развил представление о моноклимаксе [Д.Найколс (США, 1917) и А.Тенсли (Англия, 1920) — о поликлимаксе, Р.Уиттекер (США, 1973) — о климакс-мозаике], предложил понятие «биом». Известны системы биомов Г.Вальтера, Р.Уиттекера, Ю.Одума.
1916 г.	США	Основано Американское экологическое общество.
1917 г.	Гринелл Дж., США	Предложил понятие «пространственная экологическая ниша».
1918 г.	Гамс Х., Швейцария Австрия	Разделил биологию на идиобиологию (изучение организмов) и биоценологию (изучение сообществ организмов), ввел понятия «фитоценология», «синузия» (термин использовал в своих лекциях в 1917 г. швейцарский геоботаник Э.Рюбель; большой вклад в изучение синузий внес эстонский эколог Т.М.Липпмаа), независимо от И.К.Пачоского предложил понятие «фитоценоз».



Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
4 июня 1920 г.	<b>Вавилов Н.И.,</b> РСФСР	На III Всероссийском съезде селекционеров (г.Саратов) доложено об открытии закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. В 1939—1940 г. написана книга <b>«Пять континентов»</b> (издана в 1962 г.), в которой обоснованы семь основных географических центров происхождения культурных растений (тропический, восточно-азиатский, юго-западно-азиатский, средиземнозорский, абиссинийский, центрально-американский, андийский).
1920 г.	США	Создан журнал <b>«Ecology»</b> .
1921 г.	<b>Берроуз Х.,</b> США	В труде <b>«География как человеческая экология»</b> в президентском адресе Американской ассоциации географов сформулировал задачу изучения взаимоотношений человека и территории, на которой он проживает; эту работу можно считать одной из первых теоретических работ по региональной экологии.
1921 г.	<b>Парк Р.,</b> <b>Бюргесс Э.,</b> США	Предложили понятие «экология человека».
1922 г.	<b>Рюбель Э.,</b> Швейцария	Предложил гипотезу замещения экологических факторов.
1923 г.	<b>Скрябин К.И.,</b> РСФСР	<b>«Симбиоз и паразитизм в природе».</b>
1924 г.	<b>Раменский Л.Г.,</b> РСФСР	<b>«Основные закономерности растительного покрова и их изучение».</b> По мнению Т.А.Работнова [186, с. 64–65], <i>«эта небольшая работа (в издании 1925 г.— 37 с.) с полным правом может быть отнесена к числу самых, выдающихся публикаций в мировой литературе по "теоретической фитоценологии"».</i> Предложил метод прямого градиентного анализа (в 1930 г. этот метод переоткрыл исландским экологом Х.Хансеном).
1924 г.	<b>Гессе Р.,</b> Германия	Труд <b>«Зоогеография на экологической основе»</b> — об использовании экологических принципов в зоогеографии.
1925 г.	<b>Пачоский И.К.,</b> СССР	В труде <b>«Социальный принцип в растительном царстве»</b> ввел понятие «биоэкологический потенциал вида» (способность вида к расселению и дальнейшей эволюции).
1925 г.	<b>Тинеман А.,</b> Германия	Ввел понятие «продукция».

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1925 г.	<b>Фишер Р., Англия</b>	Разработал метод дисперсионного анализа, ставший одним из основных при статистической обработке экологических данных.
1925 г.	<b>Лотка А., США</b>	В труде « <b>Основы биофизики</b> » заложил основы математической экологии (совместно с В.Вольтерра).
1926 г.	<b>Вольтерра В., Италия</b>	В труде « <b>Математическая теория борьбы за существование</b> » (рус. пер., 1976) разработал математические модели роста отдельных популяций и популяций, связанных отношениями конкуренции и хищничества (модели Лотки — Вольтерра).
1926 г.	<b>Вернадский В.И., СССР</b>	В труде « <b>Биосфера</b> » (в 2 т.) развил представления о планетарной геохимической роли живого вещества: «...можно говорить о всей жизни, о всем живом веществе как о едином целом в механизме биосферы».
1927 г.	<b>Догель В.А., СССР</b>	В статье « <b>Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев</b> » теоретически обосновал новое экологическое направление в паразитологии. Эти исследования были обобщены в монографии « <b>Курс общей паразитологии</b> » (1947).
1927 г.	<b>Демоль Р., Германия</b>	Предложил понятие «биомасса».
1927 г.	<b>Фрайдерикс К., Германия</b>	В труде « <b>Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии</b> » выдвинул гипотезу, согласно которой регуляция численности популяции есть следствие воздействия всех факторов (абиотических и биотических) на уровне биоценоза (рус. пер., 1932).
1927 г.	<b>Элтон Ч., Англия</b>	В труде « <b>Экология животных</b> » (рус. пер., 1934) оформил новое научное направление «популяционная экология», предложил закон «пирамиды чисел», ввел понятия «цепи питания» и «циклы питания», «трофическая экологическая ниша». Эта книга дала сильный импульс развитию экологии.
1927 г.	<b>Леруа Э., Франция</b>	Предложил понятие «ноосфера» как «духовный пласт жизни» (аналогичная трактовка была принята П.Тейяром де Шарденом в 1930 г.).

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1928 г.	Беклемишев В.Н., СССР	В работах « <b>Организм и сообщество (к постановке проблемы индивидуальности в биоценологии)</b> » и « <b>Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ</b> » (1931) предложил концепцию Геомериды, согласно которой все живое вещество биосферы рассматривается как некоторое системное единство.
1928 г.	<b>Чепмен Р., США</b>	Предложил понятие «биотический потенциал» (максимальное репродуктивное усилие; ср. с «биоэкологическим потенциалом» И.К.Пачоского).
1929 г.	<b>Кашкаров Д.Н., Станчинский В.В., СССР</b>	В учебнике «Курс биологии позвоночных» [НО, с. 457] дано одно из первых определений понятия «сообщество»: « <i>Комплекс животных и растений, живущих совместно под влиянием одних и тех же физических условий, комплекс, в котором число особей зависит от физических условий жизни биотопа и от составляющих комплекс организмов, комплекс, члены которого прямо или косвенно связаны между собой, носит название сообщества или биоценоза</i> ».
1930 г.	СССР	Организована лаборатория эволюционной морфологии АН СССР (заведующий лабораторией — А.Н.Северцов); впоследствии — Институт морфологии животных АН СССР.
1931 г.	Олли У., США	Предложил принцип агрегации особей. Совместно с А.Эмерсоном, О. и Т. Парками и К.Шмидтом в 1949 г. издал монографию « <b>Принципы экологии животных</b> ».
1931 г.	СССР	Стал издаваться «Журнал экологии и биоценологии». Редакторы-основатели — В.В.Станчинский, М.Л.Левин, Б.А.Келлер (вышел один номер; затем журнал преобразован в сборник «Вопросы экологии и биоценологии»; в 1934—1939 г. вышло 7 выпусков, в 1968 г.— выпуск 8-й).
1931 г.	Станчинский В.В., СССР	Развил представления о трофических уровнях и пирамиде энергий, которые позже были переоткрыты Р.Линдеманом и Дж.Хатчинсоном (США).
1931 г.	США	Создан журнал «Ecological monographs».
1932 г.	Англия	Создан журнал « <b>Journal of Animal Ecology</b> ».

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1932 г.	<b>Винберг Г.Г., СССР</b>	Цикл работ по учету продуктивности водных сообществ по интенсивности фотосинтеза.
1933 г.	<b>Кашкаров Д.Н., СССР</b>	«Среда и сообщество (основы синэкологии)»; «Основы экологии животных» (1938) — первые отечественные монографии по экологии.
1933 г.	<b>Леополд О., США</b>	Ввел понятие «краевой эффект».
1933 г.	<b>Николсон А., Австралия</b>	Выдвинул гипотезу зависимой от плотности регуляции численности популяции (саморегулирующийся процесс).
13—14 января 1934 г.	СССР	Дискуссия « <b>Основные установки и пути развития советской экологии</b> » (г. Ленинград); докладчики — Б.А.Келлер и Д.Н.Кашкаров.
1934 г.	<b>Гаузе Г.Ф., СССР</b>	В книге « <b>Борьба за сосуществование</b> » (издана в США, в 1935 г.— во Франции) изложил принципы конкурентного исключения; описал первое экспериментальное исследование взаимоотношений видов. Одна из наиболее часто цитируемых работ по экологии.
1935 г.	<b>Костицын В.А., СССР, Франция</b>	« <b>Эволюция атмосферы</b> » (рус. пер., 1984) — одна из первых работ по математическому моделированию эволюции атмосферы, биосферы и климата.
1935 г.	<b>Тенсли А., Англия</b>	Ввел основополагающее для современной экологии понятие «экосистема».
<b>ТРЕТИЙ ПЕРИОД</b>		
1937 г.	<b>Молиш Г., Германия</b>	Ввел понятие «аллелопатия».
1938 г.	<b>Вильяме В.Р., СССР</b>	В труде « <b>Почвоведение</b> » предложил гипотезу незаменимости фундаментальных экологических факторов: «...растения для своей жизни требуют одновременно и совместного наличия или такого же притока всех без исключения условий или факторов своей жизни».
февраль 1938 г.	СССР	I Всесоюзное экологическое совещание (г. Ленинград).
1938 г.	<b>Станчинский В.В., СССР</b>	« <b>Задачи, содержание, организация и методы комплексных исследований в заповедниках</b> » — одна из первых теоретических работ по заповедному делу.

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1938 г.	Раменский Л.Г., СССР	«Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель» — этапная работа по теории геоботаники.
1938 г.	СССР	Организовано Всесоюзное общество почвоведов (на основе созданной в 1888 г. В.В.Докучаевым Почвенной комиссии).
1939 г.	Клементс Ф., Шелфорд В., США	«Биоэкология» — одна из первых и наиболее полных сводок по экологии, сыгравшая заметную роль в становлении американской и англоязычной экологии.
1939 г.	Трольк К., Германия	Определил новое научное направление — «экология ландшафтов» (опираясь на работы К.Д.Глинки и Л.С.Берга [СССР] 1927—1929 гг.).
1940, 1950, 1954, 1962, 1973 гг.	СССР	I—IV Всесоюзные экологические конференции (г.Киев), V Всесоюзная экологическая конференция (г.Москва).
1940 г.	Вернадский В.И., СССР	Предложил фундаментальный принцип (аксиому) биогенной миграции элементов.
1941 г.	Северцов С.А., СССР	Связал экологию с эволюционными идеями и определил ее как науку о механизмах борьбы за существование.
1942 г.	Бичер В., США	Одним из первых описал краевой эффект — увеличение разнообразия и плотности организмов на границах сообществ.
1942 г.	Линдеман Р., США	В статье «Трофико-динамическое направление в экологическом исследовании» описал закон пирамиды энергий (правило 10%) и методы расчета энергетического баланса экосистем.
1942 г.	Сукачев В.Н., СССР	Ввел понятие «биогеоценоз».
1944 г.	Вернадский В.И., СССР	В статье «Несколько слов о ноосфере» высказал мнение о том, что «...биосфера XX столетия превращается в ноосферу, создаваемую прежде всего ростом науки, научного понимания и основанного на ней социального труда человека».
1949 г.	Дания	Создан журнал «Oikos».
1949 г.	Гиляров М.С., СССР	«Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых».

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1949 г.	Леопольд О., США	В труде «Этика Земли» особо подчеркнул важность экосистемного подхода в деле охраны природы.
1949 г.	Тишлер В., ФРГ	В труде «Основы экологии наземных животных» впервые использовал понятие «закон» в экологии.
1950 г.	Работнов Т.А., СССР	Начат цикл работ по изучению популяций растений (в 60-х гг. исследования были продолжены А.А.Урановым и его школой, а позднее — английским ученым Дж.Харпером и его школой).
1951 г.	Беклемишев В.Н., СССР	Предложил понятие «консорция» (в 1952 г. это понятие независимо от Беклемишева В.Н. предложил Л.Г.Раменский). Большой вклад в развитие представлений о консорциях внес В.В.Мазинг.
1951 г.	Маргалев Р., Испания	Впервые предложил использовать информационные энтропийные меры для оценки экологического разнообразия и стабильности экосистем; впоследствии развил представления о сообществах как о самоорганизующихся (кибернетических) системах.
1952 г.	Беркхолдер П., США	Предложил классификацию биотических взаимодействий по количественным эффектам («+», «0», «-»).
1953 г.	Польша	Основан журнал « <b>Ekologia polska</b> ».
1954 г.	Япония	Основан журнал « <b>Japanese Journal of Ecology</b> ».
1954 г.	Григорьев А.А., СССР	Разработал (с 1962 г. совместно с М.И.Будыко) концепцию периодической географической зональности.
1954 г.	Кларк Дж., США	« <b>Элементы экологии</b> » — наиболее полная сводка сведений по общей экологии.
1956 г.	Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А., СССР	В труде « <b>Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову</b> » представлены экологические шкалы (балльные оценки отношения видов растений к факторам среды), которые являются хорошим источником знаний об экологии видов и могут использоваться в биоиндикации. Получили развитие в работах как отечественных (Л.Н.Соболев, Д.Н.Цыганов), так и западно-европейских экологов (Д. де Фриз, Р.Хундт, Г.Элленберг).

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1957 г.	Хатчинсон Дж., США	Обобщил определения понятия «ниша» Дж.Гринелла и Ч.Элтона и предложил понятия «многомерная или гиперпространственная экологическая ниша» и «реализованная экологическая ниша». Одновременно с Р.Мак-Артуром разработал формальную систему математических соотношений для описания экологического разнообразия.
1958 г.	Куражковский Ю.Н., Формозов А.Н., Бурдин Г.Е., СССР	Ввели понятие «природопользование».
1959 г.	СССР	В составе АН СССР создано Отделение общей биологии; академиками-секретарями ООБ были член-корреспондент АН СССР Б.Е.Быховский, академики Я.В.Пейве, М.С.Гиляров, В.Е.Соколов.
1961 г.	Петровский В.В., СССР	Ввел понятие «ценопопуляция».
1961 г.	Хатчинсон Дж., США	Описал «парадокс планктона» и выступил одним из первых противников представлений о конкуренции как об основной силе, формирующей сообщество.
1962 г.	США	На XVII сессии Генеральной Ассамблеи ООН принята резолюция « <b>Экологическое развитие и охрана природы</b> ».
1962 г.	Кэрсон Р., США	« <b>Безмолвная весна</b> » — этапная научно-публицистическая работа об охране природы.
1963 г.	Наумов Н.П., СССР	« <b>Экология животных</b> » (2-е изд.) — наиболее полная на данный период сводка сведений по экологии.
1963 г.	Сочава В.Б., СССР	Ввел понятие «геосистема».
1964 г.	Англия	Основан журнал « <b>Journal of Applied Ecology</b> ».
1964 г.	Грейг-Смит П., Англия	« <b>Количественная экология растений</b> » (рус. пер., 1967) — монография, впервые обобщившая и определившая основные направления статистических методов анализа экосистем.
1964 г.		Создана МБП — Международная биологическая программа ЮНЕСКО.
1964 г.	Беклемишев В.Н., СССР	В статье « <b>Об общих принципах организации жизни</b> » рассмотрел возможности системного подхода к анализу экологических объектов.

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1964 г.	СССР	При Отделении общей биологии АН СССР создан научный совет экологического профиля, который сегодня называется «Научный совет по проблемам экологии биологических систем».
1965 г.	СССР	Создан Институт экологии растений и животных АН СССР (г.Свердловск, директор-организатор — С.С.Шварц).
1965 г.	<b>Родин Л.Е., Базилевич Н.И., СССР</b>	<b>«Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара»</b> — уникальная сводка сведений о продуктивности различных биомов.
1965 г.	<b>Уиттекер Р., США</b>	Разработал концепцию экологического разнообразия (включая альфа-, бета- и гамма-разнообразие, кривые значимости видов и пр.)
1966 г.	<b>Мак-Артур Р., США</b>	В трудах <b>«Биология популяций»</b> (совместно с Дж.Коннелом) и <b>«Теория островной биогеографии»</b> (совместно с Э.Уилсоном, 1967) утвердил детерминированную точку зрения на экологические процессы, примат стабильности и конкуренции в формировании сообществ, что способствовало становлению математической (аналитической) экологии; ввел понятие «минимальная жизнеспособная популяция» (1967). В 1972 г. издал книгу <b>«Географическая экология»</b> .
1967 г.	<b>Уиттекер Р., США</b>	Статья <b>«Градиентный анализ растительности»</b> — этапная работа по методам ординации.
31 марта 1967 г.	СССР	На базе Института морфологии животных АН СССР (1948 г.) создан Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР им. А.Н.Северцова (г.Москва; директор-организатор — В.Е.Соколов); с 1994 г.— Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н.Северцова.
1968 г.	ФРГ	Основан журнал <b>«Oecologia»</b> .
1968 г.	Франция	МАБ — научная программа («Человек и биосфера»), принятая в Париже на Межправительственной конференции ЮНЕСКО по рациональному использованию и охране ресурсов биосферы; «преемница» МБП. В 1975 г. организован Советский комитет по программе МАБ при Президиуме АН СССР.



Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1968 г.	<b>Печчи А.,</b> Италия	Основал «Римский клуб» — международную научную (неправительственную) организацию для разработки стратегий по разрешению глобальных (в том числе и экологических) проблем. «Римский клуб» дал толчок процессу построения имитационных моделей глобальных процессов в биосфере.
1969 г.	<b>Шварц С.С.,</b> СССР	« <b>Эволюционная экология животных</b> ».
1969 г.	<b>Пилу Э.,</b> Канада	« <b>Введение в математическую экологию</b> », « <b>Экологическое разнообразие</b> » (1975) и « <b>Математическая экология</b> » (1977).
1970 г.	СССР	Основан журнал « <b>Экология</b> » (г.Свердловск).
<b>ЧЕТВЕРТЫЙ ПЕРИОД</b>		
1971 г.	<b>Одум Ю.,</b> США	« <b>Основы экологии</b> » (рус. пер., 1975), « <b>Экология</b> » (в 2 т.) (1983; рус. пер., 1986).
<b>1971 г.</b>	СССР	Создан первый в СССР Национальный парк « <b>Лахемма</b> » (Эстонская ССР).
5 июня 1972 г.	Швеция	Конференция ООН по вопросам охраны природы (г.Стокгольм), принята Декларация об охране окружающей среды, <b>5 июня</b> объявлен <b>Международным днем охраны окружающей среды</b> .
1972 г.	<b>Рамсей В.,</b> <b>Андерсен К.,</b> США	Ввели понятие «экология» (экономические методы управления качеством окружающей среды); иногда это направление называют «эко-эко».
1973 г.	<b>Лавлок Дж.,</b> <b>Маргулис Л.,</b> США	Выдвинули «гипотезу Геи», согласно которой Земля рассматривается как единая кибернетическая система с микробиологическими механизмами регуляции. В 1979 г. Лавлок публикует книгу « <b>Гея: новый взгляд на жизнь на Земле</b> ».
1973 г.	<b>Снит П.,</b> <b>Сокэл Р.,</b> США	В труде « <b>Количественная таксономия: принципы и практика количественной классификации</b> » обобщены методы статистического анализа экосистем.
1973 г.	<b>Тимофеев-Ресовский Н.В.,</b> <b>Яблоков А.В.,</b> <b>Готов Н.В.,</b> СССР	« <b>Очерк учения о популяциях</b> ».
1973 г.	<b>Харпер Дж.,</b> Англия	« <b>Популяционная биология растений</b> ».

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1973 г.	СССР	В структуре АН СССР создан Научный совет по проблемам биосферы.
1974 г.	Голландия	I Международный конгресс экологов (г.Гаага). Основано международное общество экологов (ИНТЭКОЛ).
1975 г.	<b>Коди М., Диамо Дж. (отв. редакторы), Англия</b>	« <b>Экология и эволюция сообществ</b> » — сборник докладов симпозиума, посвященного памяти Р.Мак-Артура. Представлены теоретические работы Дж.Хатчинсона, Г.Хорна, Дж.Коннела, Р.Мея и др.
1975 г.	<b>Уиттекер Р., США</b>	« <b>Сообщества и экосистемы</b> » (рус. пер., 1980).
1977 г.	<b>Будыко М.И., СССР</b>	В труде « <b>Глобальная экология</b> » заложены основы нового научного направления.
1977 г.	<b>Шилов И.А., СССР</b>	« <b>Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных</b> ».
1978 г.	<b>Сочава В.Б., СССР</b>	« <b>Введение в учение о геосистемах</b> ».
1978 г.	<b>Свирижев Ю.М., Логофет Д.О., СССР</b>	« <b>Устойчивость биологических сообществ</b> » — наиболее полное изложение проблем математической экологии.
1978 г.	<b>Хатчинсон Дж., США</b>	« <b>Введение в популяционную экологию</b> ».
1978 г.	<b>Пианка Э., США</b>	« <b>Эволюционная экология</b> » (рус. пер., 1981).
1979г.	<b>Грайм Дж., США</b>	« <b>Стратегии растений и процессы в растительности</b> ».
1979 г.	<b>Гумилев Л.Н., СССР</b>	В ВИНИТИ* депонирована рукопись монографии « <b>Этногенез и биосфера Земли</b> » (вышла в свет только в 1990 г.).
1979 г.	<b>Андерсон Р., Тернер Б., Тэйлор Л. (отв. редакторы), Англия</b>	« <b>Популяционная динамика</b> » — сборник статей, составленный из работ наиболее выдающихся полевых исследователей-экологов - Дж.Диамо, Дж.Харпера, Дж.Грайма, М.Ушера и др.).
5 марта 1980 г.		Торжественно оглашена Всемирная стратегия охраны природы (ВСОП), состоящая из 20 разделов, в которых сформулированы общие задачи охраны природы Земли.

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1980 г.	Симберлоф Д., США	В статье «Сукцессия парадигм в экологии» рассмотрел замену детерминистских представлений о взаимодействиях популяций на стохастические (антитеза подходу Р.Мак-Артура); выступил инициатором очередной смены парадигм в экологии.
1980 г.	Федоров В.Д., Гильманов Т.Г., СССР	В труде «Экология» дано развернутое системное и модельное представление об экосистемах.
1981 г.	Мей Р. (отв. редактор), Англия	«Теоретическая экология. Принципы и приложения» — сборник теоретических работ по дем- и синэкологии.
1982 г.	Крапивин В.Ф., Свирежев Ю.М., Тарко А.М., СССР	«Математическое моделирование глобальных биосферных процессов».
1982 г.	Тильман Д., США	«Конкуренция за ресурсы и структура сообщества» и «Стратегии растений и динамика и структура растительных сообществ» (1988).
1983 г.		На основе резолюции 38/161 Генеральной ассамблеи ООН создана МКОСР — Международная комиссия по окружающей среде и развитию (комиссия Брундтланд), начало деятельности по концепции устойчивого развития.
29 июля 1983 г.	СССР	Создан Институт экологии Волжского бассейна АН СССР (г.Тольятти, директор-организатор — С.М.Коновалов) — третий экологический институт в системе АН СССР.
1984 г.	Джиллер П., Ирландия	«Структура сообществ и экологическая ниша» (рус. пер., 1988).
1985 г.	Моисеев Н.Н., Александров В.В., Тарко А.М., СССР	В труде «Человек и биосфера: Опыт системного анализа и эксперименты с моделями» освещены результаты глобального моделирования с помощью модели «Гея», созданной в Вычислительном Центре АН СССР.
1985 г.	Макинтош Р., США	В труде «Предпосылки экологии. Концепция и теория» дан общий очерк происхождения, становления и развития современных экологических концепций.

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
<b>ПЯТЫЙ ПЕРИОД</b>		
1986 г.	<b>Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., США</b>	« <b>Экология: Особи, популяции, сообщества</b> » (в 2 т.) (рус. пер., 1989).
27 августа 1986 г.		Образовано мировое экологическое движение «Экофорум за мир».
1987 г.	<b>Яблоков А.В., СССР</b>	« <b>Популяционная биология</b> ».
1987 г.	<b>Брундтланд Г.Х. (председатель комиссии и отв. редактор), Норвегия</b>	<b>В Докладе Международной комиссии по окружающей среде и развитию (МКОСР) «Наше общее будущее»</b> (рус. пер., 1989) дано описание основных принципов формирования концепции устойчивого развития цивилизации.
1988 г.	СССР	Впервые создано Министерство по охране окружающей среды и сеть комитетов во всех субъектах Российской Федерации (впоследствии Государственный комитет РФ по охране окружающей среды; 17 мая 2000 г. ликвидирован указом 1 [резидента РФ и сохранен в качестве департамента в Министерстве природных ресурсов РФ).
1988 г.	<b>Быков Б.А., СССР</b>	« <b>Экологический словарь</b> » (содержит около 1500 терминов и понятий по экологии).
1988 г.	<b>Вайнер (Уинер) Д., США</b>	« <b>Экология в Советской России. Архипелаг свободы: заповедники и охрана природы</b> » (рус. пер., 1991) — интересное исследование о трудном становлении заповедного дела в нашей стране.
1988 г.	<b>Ревель П., Ревель Ч., США</b>	« <b>Среда нашего обитания</b> » (в 4 т.) (рус. пер., 1995) — полезное пособие справочного характера.
1988 г.	<b>Чернова Н.М., Былова А.М., СССР</b>	« <b>Экология</b> » — один из наиболее удачных учебников по общей экологии для вузов.
1988 г.	СССР	Создан Экологический фонд СССР — общественный денежный фонд для финансирования природоохранных программ (первый президент фонда - доктор философских наук Э.В.Гирусов).
1989 г.	<b>Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г., СССР</b>	« <b>Словарь понятий и терминов современной фитоценологии</b> » (содержит более 1000 терминов и понятий по геоботанике и экологии).

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
ноябрь 1989 г.	Франция	Создана Федерация профессиональных экологов Европы — объединяет около 7 тысяч специалистов Бельгии, Великобритании, Германии, Испании, Италии, Люксембурга, Португалии, Франции и Швейцарии; имеет своих представителей в Румынии, России и Финляндии.
1990 г.	Гиляров А.М., СССР	« <b>Популяционная экология</b> ».
1990 г.	Дедю И.И., СССР	« <b>Экологический энциклопедический словарь</b> » (содержит более 8 000 терминов и понятий по экологии).
1990 г.	Рей мерс Н.Ф., СССР	« <b>Природопользование: Словарь-справочник</b> » (содержит более 5000 терминов и понятий по экологии и природопользованию).
1990 г.	Миллер Т., США	« <b>Жизнь в окружающей среде</b> » (в 3 т.) (рус. пер., 1993-1995).
1990 г.	Небел Б., США	« <b>Наука об окружающей среде: Как устроен мир</b> » (в 2 т.) (рус. пер., 1993); первое издание — в 1981 г.
1991 г.	Коласа Дж., Пикет С. (отв. редакторы), США	Сборник « <b>Экологическая гетерогенность</b> », в котором собраны работы Р.Макинтоша, П.Кэди, Б.Милне, Т.Оллена и др., развивающие современные идеи о существенной гетерогенности экологического пространства и времени.
1992 г.	Маргалев Р., Испания	« <b>Облик биосферы</b> » — теоретическая монография, право на первое издание которой было предоставлено автором издательству «Наука». Рассмотрены информационные аспекты функционирования экосистем, предложен индекс зрелости экосистем, показана связь сукцессий экосистем и эволюции входящих в нее популяций.
июнь 1992 г.	Бразилия	На Конференции ООН по окружающей среде и развитию (г.Рио-де-Жанейро) принята Декларация по окружающей среде и развитию, Повестка дня на XXI век, Конвенция по сохранению биологического разнообразия и другие документы. Делегацию России возглавлял вице-президент А.В.Рущкой.
6 января 1993 г.	Россия	Создана Российская экологическая академия (президент— академик А.Л.Яншин).
1993 г.	Россия	Создан Центр экологической политики России (руководитель — член-корреспондент РАН А.В.Яблоков).

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1994 г.	Россия	Начало работ по Государственной научно-технической программе «Биологическое разнообразие».
1994 г.	Реймерс Н.Ф., Россия	« <b>Экология: Законы, правила, принципы и гипотезы</b> » — одна из первых монографических работ, в которой систематизированы теоретические конструкции в экологии.
4-5 июня 1995 г.	Россия	Первый Всероссийский съезд по охране природы (г.Москва)*. Рассмотрены различные варианты Концепции перехода России на путь устойчивого развития.
1 августа 1995 г.	Россия	Создан Неправительственный экологический фонд им. В.И.Вернадского с целью формирования экологического мировоззрения, поддержки экологических инициатив и пропаганды научного наследия В.И.Вернадского.
1995 г.	Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Россия	« <b>Экология России</b> » — один из наиболее удачных отечественных школьных учебников по экологии.
1 апреля 1996 г.	Россия	Президент России Б.Н.Ельцин своим указом № 440 утвердил Концепцию перехода России на путь устойчивого развития.
1997 г.	де Стейгер Дж.Э., США	« <b>Возраст науки об охране окружающей среды</b> » — книга о становлении американского энвайронментализма.
23 июня 1997 г.	США	Межправительственная конференция на специальной сессии Генеральной Ассамблеи ООН « <b>5 лет после Рио (Рио+5)</b> » (г.Нью-Йорк). Делегацию России возглавлял премьер-министр В.С.Черномырдин.
1998 г.	Одум Ю., США	« <b>Экология: Мост между наукой и обществом</b> » — интересная работа, в которой дано эколого-теоретическое обоснование необходимости создания «зеленого движения».
1998 г.	Шилов И.А., Россия	« <b>Экология</b> » — современный учебник для вузов по биоэкологии.
3-5 июня 1999 г.	Россия	Второй Всероссийский съезд по охране природы (г.Саратов).
17 мая 2000 г.	Россия	Президент России В.В.Путин своим указом ликвидировал органы Госкомэкологии и передал их функции Министерству природных ресурсов РФ.

\* В действительности Первый Всероссийский съезд по охране природы состоялся в г.Москве 23 сентября 1929 г. (см. выше).

### 1.3. Периодизация экологии

В этом разделе предлагается вариант периодизации экологии. Безусловно, непрерывный временной ряд можно «нарезать» на различные «куски», и эта периодизация, как и любая другая, будет субъективна. Однако она представляется достаточно удобной, так как «привязана» к значимым для экологии датам и отражает смену в ней парадигм.

**Первый период** — с древнейших времен до 1866 г. (дано определение понятия «экология» и обоснование ее в качестве самостоятельной научной дисциплины). Это *подготовительный* период, период «*наивной экологии*», когда ее элементы появляются в трудах ботаников, зоологов и других естествоиспытателей. Характерная черта этого периода — отсутствие собственного для экологии понятийного аппарата. Этот период завершается определением понятия «экология», которое дал в 1866 г. немецкий ученый Эрнст Геккель. Несколько позже Э.Геккель конкретизировал это понятие [Haeckel, 319, s. 365]: «...Под экологией мы подразумеваем науку об экономии, о домашнем быте животных организмов. Она исследует общие отношения животных как к их неорганической, так и к органической среде, их дружественные и враждебные отношения к другим животным и растениям, с которыми они вступают в прямые и непрямые контакты, или, одним словом, все те запутанные взаимоотношения, которые Дарвин условно обозначил как борьбу за существование. Эта экология... до сих пор представляла главную составную часть так называемой естественной истории в обычном смысле слова».

**Второй период** — с 1866 г. по 1935 г. (дано определение понятия «экосистема»). Это период формирования *факториальной экологии*, вскрытие закономерностей отношения животных или растений к разнообразным абиотическим факторам. А.М.Гиляров называет этот период «аутэкологическим редукционизмом» [52, с. 96—103].

**Третий период** — с 1936 г. до начала 1970-х гг. Это период *синэкологических исследований*, когда на первый план вышло изучение взаимоотношений популяций в экосистемах. Основой методологии становится системный подход (правда, в своем детерминированном варианте: развитие математической экологии, разнообразие аналитических и имитационных моделей экосистем). Основу исследований этого периода составляли семь положений:

- оформление экологии как фундаментально-теоретической дисциплины,
- представление о преимущественном нахождении природы в равновесии,
- синэкологический подход,
- примат конкурентных отношений,

- малый «вес» эволюционных факторов в развитии экосистем,
- стремление к классификации эволюционных факторов (т.е. представление о дискретности экосистем),
- превалирование детерминированных (строго функциональных) представлений о взаимосвязях компонент в экосистемах.

**Четвертый период** — с начала 1970-х до середины 1980-х гг.

В это время семи «тезам» третьего периода были противопоставлены соответствующие «антитезы»:

- трудности в выявлении каких-то общих законов развития сообществ,
- постоянные нарушения равновесных состояний,
- вновь возросший интерес к популяционным (демэкологическим) исследованиям,
- отказ от конкуренции как от основного фактора формирования сообщества,
- изучение экосистем в их развитии (включая и эволюционные факторы),
- превалирование концепции континуума над концепцией дискретности экосистем,
- возросшая роль случайных факторов в объяснении структуры и динамики экосистем [Simberloff, 358].

**Пятый период** — последние 15—20 лет, когда наметилась тенденция объединения представлений детерминированно-популяционного второго периода, детерминированно-синэкологического третьего и стохастическо-популяционного четвертого периодов, что позволило говорить о начале становления **истинно системного подхода к изучению экологических объектов**. Наиболее удачным примером такого подхода может служить вышедшая в 1986 г. и переведенная на русский язык в 1989 г, книга М.Бигона с соавторами «Экология» [17].

Заметим, что включение в «Календарь» событий пятого этапа — задача трудная и деликатная: для объективной оценки исторической роли той или иной работы в развитии экологии требуется некоторая временная дистанция. Поскольку авторам «Календаря» более доступными в то время были монографии только отечественных экологов, в «Календаре» событий этого периода численно преобладают именно эти работы.

Границы обозначенных периодов весьма условны, и в недрах каждого из них появлялись работы, становившиеся «фундаментом» следующих периодов. Например, количественные исследования П.Жаккара, А.Лотки и В.Вольтерра во втором периоде заложили основы математической экологии третьего периода, исследования Л.Г.Раменского и Г.Глизона (второй период) «перекинули мостик» в период четвертый, Дж.Хатчинсон (третий период) выступил противником представлений о конкуренции



как о ведущем факторе формирования сообщества, что окончательно оформилось в четвертом периоде, А.Уоллес на рубеже первого и второго периодов, КМёбиус, Дж.Гринелл и Ч.Элтон (второй период) развитием представлений о биоценозе и нише подготовили «синэкологичность» третьего периода. Еще одна особенность данного варианта периодизации — это сокращение длительности периодов, что отражает общую закономерность для наук, находящихся в процессе развития [248, с. 199].

Наконец, первые три периода можно объединить в рамках одного этапа, где преобладали *детерминистские представления* о структуре и динамике экологических объектов, последующие периоды — в этап *стохастических представлений*.

Данный «Календарь» и предложенная схема периодизации экологии заставляют рассматривать ее современное состояние (пятый период) как очень важный этап синтеза наиболее плодотворных идей всех предшествующих периодов. А.М.Гиляров [52, с. 101] вслед за В.А.Энгельгардтом называет этот период *интегративным* (думается, можно говорить и о становлении системной экологии именно в том качестве, в каком она понимается в следующих разделах).

## Вопросы к разделу

### 1. Что такое «экология»?

- а) традиционное определение экологии как биологической науки от Э.Геккеля;
- б) современное представление об экологии как о социально-естественной науке.

2. Как понимают энвайроментологию (или социальную экологию) Г.С.Розенберг и Ф.Н.Рянский — авторы данного пособия?

### 3. Раскройте основное содержание:

- а) первого периода развития экологии (от Древней Греции до Э.Геккеля);
- б) второго периода — от перевода работы Э.Геккеля И.И.Мечниковым на русский язык до работ Г.Ф.Гаузе (СССР) и А.Тенсли (Англия);
- в) третьего периода — от работ В.Р.Вильямса и Л.Г.Раменского (СССР) до работ Римского клуба и С.С.Шварца (СССР);
- г) четвертого периода — от работ Ю.Одума (США) до работ Н.Н.Моисеева (СССР);
- д) пятого периода — от работ А.В.Яблокова и доклада Международной комиссии по окружающей среде и развитию (Комиссии Г.Х.Брундтланд) до утверждения Указа № 440 «Концепция перехода России на путь устойчивого развития»;
- е) тенденций нынешнего периода: от Указа Президента России о ликвидации органов Госкомэкологии до Международной конференции по проблемам потепления климата в г.Москве в начале октября 2003 г.

## Раздел 2. СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ

***Системная экология.** Что такое «система»? Что такое «сложная система»? Основной объект экологии. Простые и сложные свойства экосистем. Основные принципы системологии. Объяснение и прогнозирование в экологии. О редукционизме и холистизме в экологии. Система концепций современной экологии. Некоторые определения. Сравнительный анализ теоретических понятий. Структура «ядра теории» (система концепций). Основные теоретические конструкции современной экологии. Факториальная экология. Дэмэкология. Динамика. Структура. Взаимодействие популяций. Экологические ниши. Экологическое разнообразие. Экология сообществ (синэкология). Структура сообществ (общие закономерности, континуум; частные, пространственные закономерности). Динамика сообществ (сукцессия, климакс, эволюция). Экология биосферы (энергетика, продуктивность)*

### Тема 2. СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Изданная в 1971 г. и переведенная на русский язык в 1975 г. книга Юджина Одума «Основы экологии» [175] стала первой монографической работой, в которой системный подход был поставлен «во главу угла» экологии. В 1983 г. вышло в свет написанное с системных позиций двухтомное издание работы Ю.Одума «Экология» [176], которое было переведено на русский язык в 1986 г. Один из авторов настоящего учебного пособия — Г.С.Розенберг— в 1984 г. опубликовал монографию «Модели в фитоценологии» [205], в которой целая глава была посвящена описанию методов системного анализа. Наконец, в первом издании пособия [216] и учебнике [217] изложение экологии также велось с использованием методов системологии.

Отметим при этом, что системный подход не всеми экологами признается базовым для экологии. Американский эколог Роберт Макинтош [Mcintosh, 343] называет системную экологию «браком под ружьем» инженерии и экологии, а академик В.Е.Соколов [233, с. 5—9] отмечает: «...иногда приходится читать о преимуществах системного подхода перед всеми другими способами научного исследования.., приходится констатировать, что системный подход — это предвзятый подход». Б.М.Миркин и Л.Г.Наумова [152, с. 404] считают, что «...понятие "системный подход" сегодня изрядно затаскано и стало обыденным научным клише, которое уже приносит скорее вред, чем пользу».

Вообще говоря, системный подход не является строго методологической концепцией, что отмечал еще в 1970 г. А.А.Ляпунов: этот подход выполняет эвристические функции, ориентируя конкретные экологические исследования в двух основных направлениях:

- во-первых, его содержательные принципы позволяют фиксировать недостаточность старых, традиционных методов изучения экосистем для постановки и решения новых задач целостного исследования этих экосистем;
- во-вторых, понятия и принципы *конструктивного системного подхода* (некоторые из них описаны далее, что существенным образом отличает этот подход от просто «терминологических изысков») помогают создавать новые программы изучения, ориентированные на раскрытие сущности процессов трансформации энергии, передачи вещества и информации в экосистемах.

## 2.1. Что такое «система»?

С середины XX века понятие «система» (от греч. *systema* — целое, составленное из частей) становится одним из ключевых философско-методологических и специально-научных понятий. Правда, это понятие в системологии сложилось еще не до конца, и многие авторы, трактуя его, вводят в определение свои критерии. Традиционным является следующее определение: **система — совокупность элементов со связями между ними**. Следует сразу оговорить относительность этого определения. Так, элемент системы из-за иерархической структуры мира сам оказывается системой со своими элементами. Фиксация системы делит мир на две части — на систему и среду. При этом подчеркивается большая сила связей элементов внутри системы по сравнению с силой связей с элементами среды.

Однако это определение не является полным: согласно ему, в класс однотипных систем могут попасть значительно различающиеся объекты. Приведем простой пример, заимствованный из работы Ю.А.Урманцева [251, с. 60]. Пусть элементами интересующей нас системы будут атомы углерода С и водорода Н, отношением, связывающим их, будет отношение химического сродства (это отношение отражает сущностные свойства химических элементов и не является надуманным). На этой основе можно построить систему углеводородов, в которую будут включены подсистемы *предельных* (метан, этан, пропан, бутан и т.д.) и *непредельных углеводородов* (метил, этил, пропилен, бутил и т.д.). Теснота связей между химическими элементами внутри этой системы будет отличаться от связей между, например, углеродом и кислородом ( $\text{CH}_2$  и  $\text{CO}_2$ ) или серой и кислородом ( $\text{CH}_2$  и  $\text{SO}_2$ ). Однако выделенная только по этим критериям группа углеводородов оказывается состоящей из

двух самостоятельных систем с различными свойствами. Для их идентификации совершенно необходимо задать *еще один критерий*, который ЮА.Урманцев [251] назвал **законом композиции**. Если указать один из законов ( $C_n H_{2n+2}$  или  $C_n H_{2n}$ ), то систему предельных или непредельных углеводов можно выделить однозначно.

Аналогичный пример можно найти и в экологических (геоботанических) работах. Так, рассматривая классификацию степной растительности Урало-Илекского междуречья [60], построенную на доминантной основе, нетрудно увидеть, что сообщества со сходным флористическим составом (*Poa stepposa*, *Helictotrichon desertorum*, *Stipa zalesskii*, *Phleum phleoides*, *Anemone sylvestris* и пр.) и, по-видимому, с достаточно сходным взаимодействием видов отнесены не только к разным ассоциациям, но и к разным формациям (овсецево-степномятликовая и степномятликово-залесскоковылковая) по доминированию в сообществе того или иного вида. В данном случае «доминирование» и выступает в качестве **закона композиции**, что позволяет авторам выделить и ограничить различные системы растительных сообществ. Выбор другого закона композиции (например, флористических критериев в духе школы Браун-Бланке) даст возможность объединить те же объекты в другую систему.

Таким образом, **знание законов композиции при определении системы играет очень важную роль, особенно при построении теории данного класса систем**. Формализация законов композиции способствует строгости и корректности при определении «более сильных» отношений между элементами системы по сравнению с отношениями с другими элементами или системами.

## 2.2. Что такое «сложная система»?

Каждая система определяется некоторой *структурой* (элементы и взаимосвязи между ними) и *поведением* (изменение системы во времени). Для системологии они являются такими же фундаментальными понятиями, как «пространство» и «время» для физикализма (кстати, для последнего они являются изначально неопределяемыми понятиями). В системологии **под структурой понимается инвариантная во времени фиксация связей между элементами системы, формализуемая, например, математическим понятием «графа»**. **Под поведением системы понимается ее функционирование во времени**. Изменение структуры системы во времени можно рассматривать как ее сукцессию и эволюцию. Различают **неформальную структуру** системы (в качестве элементов которой фигурируют «первичные» элементы, вплоть до атомов) и **формальную структуру** (в качестве элементов этой структуры фигурируют системы нижестоящего иерархического уровня).

Сложность системы на «структурном уровне» задается числом ее элементов и связей между ними. Дать определение «сложности» в этом случае крайне трудно: исследователь сталкивается с так называемым «эффектом кучи» (один шар — не куча, два шара — не куча, три — не куча, а вот сто шаров — куча, девяносто девять — куча; так где же граница между «кучей» и «не кучей»?). Кроме того, относительность понятия «структура» (деление на формальную и неформальную структуры) заставляет вообще отказаться от него при определении сложности системы. Определить, что такое «сложная система» на «поведенческом уровне» представляется более реалистичным.

Б.С.Флейшман [257] предложил *пять принципов усложняющегося поведения систем* (рис. 2.1).

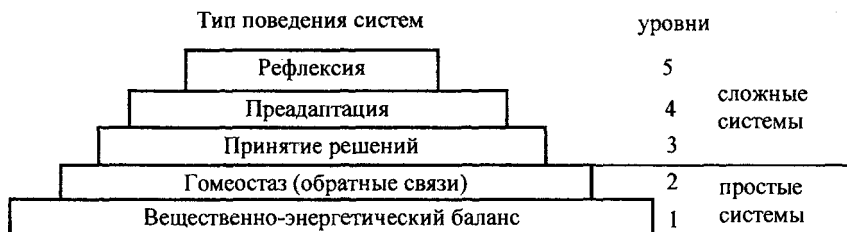


Рис. 2.1. Принципы усложняющегося поведения систем

На *первом уровне* находятся системы, сложность поведения которых определяется только *законами сохранения* в рамках вещественно-энергетического баланса (например, камень, лежащий на дороге); *такие системы изучает классическая физика*. Этот самый низкий уровень сложности сохраняется для всех систем, вплоть до систем высших уровней сложности, но уже не является для них определяющим.

На *втором уровне* располагаются системы с более сложным поведением. Они тоже состоят из вещества и энергии, и для них справедливы законы первого уровня, но их особенностью является наличие обратных связей, что и задает более сложное поведение (примером является кибернетическая «мышь Шеннона», способная «находить» путь в лабиринте); *функционирование таких систем изучает кибернетика*. *Принцип гомеостаза* сохраняется для всех систем, более сложных по поведению, чем автоматические системы второго уровня, но он уже не является для них определяющим.

Еще более сложным поведением обладают системы *третьего уровня*: они состоят из вещества и энергии, обладают обратными связями, но их особенностью является способность «принимать решение», т.е. способность осуществлять некоторый выбор (случайный, оптимальный или иной) из ряда вариантов поведения («стимул — реакция»). Так,

Н.Г.Шаумов [163] показал, что возможен опосредованный через среду обитания обмен опытом между особями, поколениями одного вида и разными видами, т.е., по существу, обмен информацией.

Системы *четвертого уровня* выделяются по способности осуществлять перспективную активность или проявлять опережающую реакцию («реакция — стимул»). Этот тип поведения возникает на уровне биосистем, более сложных, чем простейшие биосистемы, но еще не таких, которые обладают интеллектом. Уровень их сложности должен превосходить уровень сложности среды, и они должны обладать достаточно мощной памятью (например, генетической). «Помня» исходы своих взаимодействий со средой до данного момента времени и «полагаясь» на то, что «завтра будет примерно то же, что и сегодня», такие биосистемы могут заранее подготовить свою реакцию на возможное будущее воздействие среды. Для особой этот принцип известен как *эффект перспективной активности* [16], для популяций — как *эффект преадаптации* [50; 127]. В последнем случае хорошим примером может служить «колоколовидный» характер распределения численности популяции вдоль некоторого градиента среды: большая часть популяции, близкая к модальному классу, «помнит» о типичных изменениях данного фактора, крайние (малочисленные) классы — о более резких и значительных изменениях.

Наконец, высший (на сегодняшний день) — *пятый — уровень* сложности объединяет системы, связанные поведением интеллектуальных партнеров, основанные на рассуждениях типа «он думает, что я думаю» и т.д. (классический пример — шахматная партия и просчет соперниками возможных вариантов ее развития). По-видимому, непосредственно к экологии этот тип поведения не имеет отношения, но он становится определяющим при рациональном природопользовании и особенно при принятии во внимание социальных аспектов взаимодействия «Человек — Природа».

**Системы, включающие в себя в качестве хотя бы одной подсистемы решающую систему (поведению которой присущ акт решения), будем называть сложными** (системы 3—5-го уровней; *такие системы изучает системология*). Стремление системы достигнуть предпочтительного для нее состояния будем называть *целенаправленным поведением*, а это состояние — ее *целью*. Целями обладают лишь сложные системы.

Сложные системы, в отличие от простых, имеют большое число взаимосвязанных качеств. Поэтому аналитические модели отдельных их качеств неадекватны им, а имитационные модели достаточно большой совокупности их качеств сложны и недостаточно общи (в этой ситуации возникает вопрос: что же тогда можно считать законами системологии и, как следствие, экологии?).

### 2.3. Основной объект экологии

**Концепция экосистем** по Ю.Одуму [175, 176] является главенствующей в современной экологии — именно на изучении свойств структуры и динамики экосистем должны быть сконцентрированы усилия экологов. Представляет интерес проанализировать ряд определений природных объектов, которые, по мнению исследователей, могут претендовать на роль основных изучаемых объектов в экологии.

Приведенные в таблице 2.1 структурные формулы\* позволяют единообразно представить сравниваемые понятия:  $P_i$  — популяция  $i$ ,  $B$  — биоценоз,  $E$  — экотоп,  $S$  — некоторая область пространства,  $Ph$  — пространство в границах фитоценоза,  $R$  — характеризующие объект потоки энергии и вещества (кстати, существенную роль в организации и экосистемы, и биогеоценоза будут играть и потоки информации) и, наконец,  $\cap$ ,  $\in$ ,  $\rightarrow$ ,  $\cup$  — знаки для описания взаимодействия, принадлежности, характеристики и объединения объектов.

Исходя из этого, легко увидеть различия между двумя главными претендующими на роль основного объекта экологии понятиями: **экосистема (сообщество)** и **биогеоценоз**. Ясно, что группа взаимодействующих популяций  $P_i$  будет некоторой подсистемой системы биоценоза и экотопа ( $B \cap E$ ) в одной и той же области  $S$ , т.е. что любое сообщество является экосистемой.

Таблица 2.1

Системы, претендующие на роль основного объекта экологии

Термин	Определение	Структурная формула
Экосистема	Любая единица (биосистема), включающая все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество) на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные биотические структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями [Одум, 176, с. 24].	$(B \cap E) \in S \rightarrow R$

\* Структурные формулы в данном контексте представляют собой символическую запись определений понятий «сообщество», «экосистема», «биогеоценоз» с использованием некоторых математических символов и буквенных обозначений.

Термин	Определение	Структурная формула
Биогеоценоз	Биокосная открытая система, являющаяся частью биосферы, находящаяся под воздействием внешних по отношению к ней факторов, характеризующаяся свойственным ей взаимодействием слагающих ее биотических (автотрофных, в основном фототрофных, и гетеротрофных организмов) и абиотических компонентов и определенным типом обмена веществом и энергией между ними и компонентами других биокосных и косных систем, границы которой определяются границами свойственного ей фитоценоза [Работнов, 185, с. 8].	$(B \cap E) \in Ph \rightarrow R$

Более последователен в различии сообщества и экосистем Роберт Уиттекер [249], чья монография так и называется: «Сообщества и экосистемы». Под сообществом он понимает «...живую систему взаимодействующих между собой видовых популяций» [249, с. 70], а «...градиент среды вкупе с соответствующим градиентом сообществ — это есть градиент экосистемы» [249, с. 191].

Что касается понятий «экосистема» и «биогеоценоз», то лучше всего привести определение Е.М.Лавренко и Н.В.Дылиса [129, с. 159]: «Биогеоценоз — это экосистема в границах фитоценоза», что полностью соответствует структурным формулам при конкретизации пространства  $S$  площадью фитоценоза  $Ph$ . Т.А.Работнов [184, с. 49] отмечает, что «...основное различие между экосистемой и биогеоценозом в том, что экосистема — безразмерное образование, а биогеоценоз — хронологическая единица, имеющая определенные границы». Нетрудно привести пример экосистемы, которая не является биогеоценозом: кабина пилотируемого космического корабля.

Приведенное в таблице 2.1 определение понятия «биогеоценоз» является уточненным по отношению к исходному понятию, предложенному В.Н.Сукачевым [241]. Еще одно определение, «сужающее» рамки исходного понятия путем уточнения границ биогеоценоза, было предложено Н.В.Тимофеевым-Ресовским и А.Н.Тюрюкановым [246]: биогеоценоз ограничен не только фитоценозом, но и должен быть однороден по почвенно-геохимическим, микроклиматическим и геоморфологическим параметрам, т.е. среда  $S$  в этом случае задается пересечением однородных участков растительности ( $Ph$ ), почвы ( $So$ ), климата ( $Cl$ ) и геоморфологии ( $G$ ):

$$S = Ph \cap So \cap Cl \cap G.$$



Понятно, что в этом случае площадь биогеоценоза будет меньше (или, в крайнем случае, равна) площади биогеоценоза по Сукачеву.

Подводя итог этому краткому сравнению, отметим, что все рассмотренные объекты являются системами взаимодействующих биоценологических и экотопических составляющих, а различия наблюдаются лишь в определении границ этих систем в природе. Конкретизация границ экосистемы во многом зависит от целей исследования (вплоть до выделения групп сопряженных видов для анализа их взаимодействия в рамках моделей Лотки — Вольтерра или при построении флористической классификации растительности). С другой стороны, точное задание границ, например, биогеоценоза, подразумевает разделение непрерывного по своей природе пространства экоценологических факторов на своеобразные дискретные «соты», что отражает организменные аналогии в противовес современным континуальным представлениям об экологических объектах.

**Все это заставляет рассматривать понятие «экосистема» в определении Ю.Одума как основной объект экологического исследования.** И теоретически, и операционально можно определить только нижнюю границу экосистемы: ее масштаб задается основной функцией — биогенным круговоротом вещества, сопровождаемым потоками энергии и информации. Биом (ландшафтная зона) или биосфера в целом также выполняют ту же функцию, поэтому верхняя граница экосистемы устанавливается условно. В свою очередь, понятием «экосистема» задается верхняя граница по градиенту объектов экологии: особь — популяция — экосистема (соответственно, **экология как наука подразделяется на аутоэкологию, демэкологию и синэкологию**).

## 2.4. Простые и сложные свойства экосистем

Важное следствие системного подхода к изучению экологических феноменов — различение простых и сложных свойств экосистем. В системологии под **целостными (сложными) параметрами** понимают такие характеристики, которые присущи целой системе, но либо отсутствуют у составляющих ее элементов, либо имеются и у элементов, и у системы в целом, но невыводимы для последней из значения ее элементов. Это и есть **принцип эмерджентности** [197], важную роль которого в экологии особо подчеркивает Ю.Одум [176, с. 17]: «...принцип несводимости свойств целого к сумме свойств его частей должен служить первой рабочей заповедью экологов». К сожалению, собственно сложные параметры экосистем анализируются нечасто, исключение составляет анализ устойчивости [см. обзор: 227] и живучести экосистем [121; 258]. Основное внимание экологов сконцентрировано на энергетических аспектах функционирования экосистем.

Энергетические концепции в современной экологии занимают главенствующее положение. При этом энергетический подход сводится к детализации физических законов сохранения вещества и энергии в **форме балансовых соотношений**, т.е. в *аддитивной форме*, и, следовательно, служит для характеристики **простых свойств сложных систем** (совокупных свойств). Для этих целей действительно плодотворным является язык, например, дифференциальных уравнений, с помощью которого в основном и создаются многочисленные математические модели экосистем. Для построения теории простых параметров **такой** подход является не только необходимым, но и достаточным, а вот для исследования сложных параметров такие рассмотрения, будучи необходимыми, явно недостаточны. Так, например, биомассу некоторого растительного сообщества (совокупное свойство) можно узнать путем взвешивания и суммирования веса каждого растения. Однако, как справедливо подчеркивает К.А.Куркин [128], знание биологической продуктивности хотя и представляет известный интерес, не содержит полной информации об интегральных качествах (например, замкнутости или целостности растительного сообщества). Таким образом, в противоположность оценке вещественно-энергетических параметров (простых характеристик экосистем) системный подход ориентирует на исследование сложных (функциональных) характеристик.

С этих позиций проясняется роль теоретических построений в экологии. **Законы теоретической экологии должны быть направлены на вскрытие именно отношений между экосистемами и слагающими их компонентами, с одной стороны, и их целостными характеристиками — с другой.** Иными словами, должны быть получены ответы на такие вопросы: какие экосистемы обладают теми или иными целостными характеристиками и какие целостные свойства присущи экологическим объектам (например, для растительного сообщества такими целостными характеристиками будут устойчивость, сложность, непрерывность, а такая характеристика, как замкнутость, имеется у фитоценоза и отсутствует у пионерной группировки). Наконец, множество отношений между экологическими объектами определяет многообразие экологических явлений и процессов (например, непрерывный характер изменения растительности в пространстве и во времени).

Таким образом, роль системного подхода в создании экологической теории сводится к заданию «полного списка» экосистем (множество I), их целостных характеристик (множество II) и построению формализованных отношений (законов) как между этими двумя множествами, так и между элементами первого из них. Сложные системы, в отличие от простых, имеют большое число существенно взаимосвязанных качеств, и потому сама категория «закона» для системологии отличается от таковой

для теории простых систем. Прежде чем рассмотреть эти различия, сформулируем основные принципы системологии.

## 2.5. Основные принципы системологии

Среди принципов системологии можно выделить несколько основных [259; 205].

**Принцип иерархической организации** (или *принцип интегративных уровней*; [175]) позволяет соподчинить друг другу как естественные, так и искусственные системы. На рис. 2.2 иерархическая организация систем представлена достаточно условно (например, такой объект, как почва, должен рассматриваться в виде объединения объектов иерархий А, В и С, а промыслово-хозяйственные системы — как объединение объектов иерархий С, D и E). Несмотря на это, принцип иерархической организации оказывается весьма полезным при изучении сложных систем (ниже будет рассмотрен еще один связанный с этим принцип — принцип рекуррентного объяснения).

На примере этого принципа хорошо иллюстрируются **отказ от редукционизма как методологии изучения сложных систем и возможность использования редукции как метода** (схема иерархической организации мира основана на редукции; более подробно соотношение редукционизма и холистизма рассмотрено в разделе 2.7).

**Принцип несовместимости Лотфи Заде** [86]: чем глубже анализируется реальная сложная система, тем менее определены наши суждения о ее поведении. Иными словами, сложность системы и точность, с которой ее можно анализировать, связаны обратной зависимостью: «...исследователь постоянно находится между Сциллой усложненности и Харибдой недостоверности. С одной стороны, построенная им модель должна быть простой в математическом отношении, чтобы ее можно было исследовать имеющимися средствами. С другой стороны, в результате всех упрощений она не должна утратить и "рациональное зерно", существо проблемы» [221, с. 28].

**Принцип контринтуитивного поведения Джея Форрестера** [261]: дать удовлетворительный прогноз поведения сложной системы на достаточно большой промежуток времени, опираясь только на собственный опыт и интуицию, практически невозможно. Это связано с тем, что наша интуиция «воспитана» на общении с простыми системами, где связи элементов практически всегда удается проследить. Контринтуитивность поведения сложной системы состоит в том, что она реагирует на воздействие совсем иным образом, чем это нами ожидалось.

Остальные принципы относятся к моделям сложных систем и составляют основу *конструктивной системологии*.

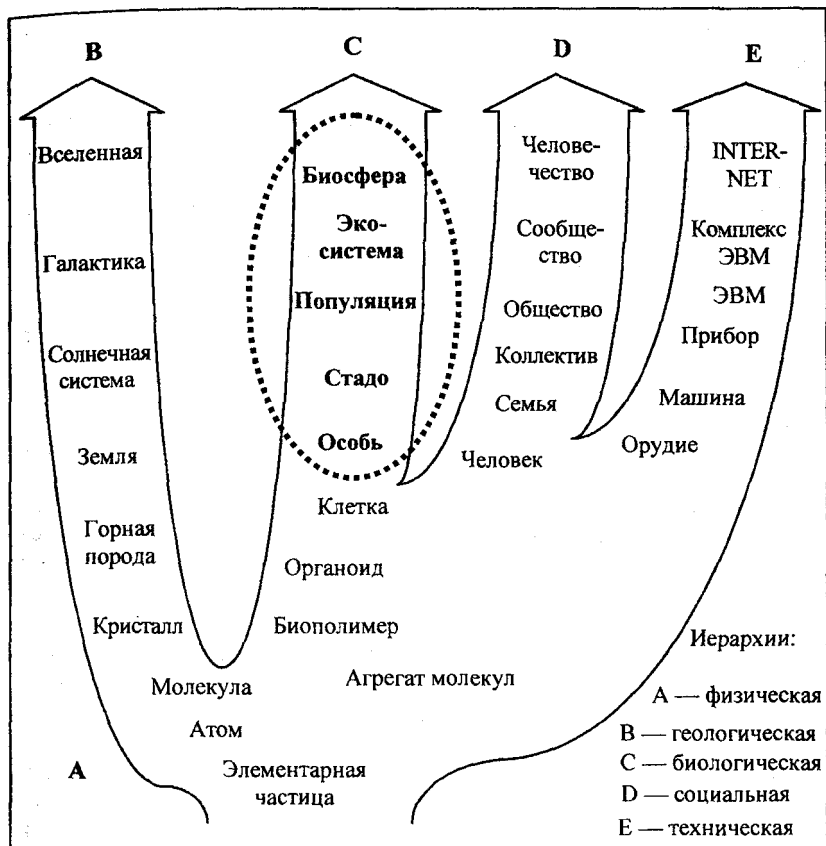


Рис. 2.2. Иерархическая организация систем (пунктиром отмечена часть биологической иерархии, исследуемая экологией)

**Принцип множественности моделей Налимова** [161]: для объяснения и предсказания структуры и (или) поведения сложной системы возможно построение нескольких моделей, имеющих одинаковое право на существование (более подробно этот принцип обсуждается в разделе 2.6).

Проиллюстрируем этот принцип примерами. Первый из них заимствован из монографии А.М.Гилярова [54, с. 18—19] и демонстрирует **различие механизмов явления**, которые могут быть положены в основу построения моделей. На вопрос, почему соловей (*Luscinia luscinid*), как и большинство других насекомоядных птиц, гнездящихся в умеренной зоне, осенью улетает на юг, можно дать четыре (не исключающих друг друга) ответа:

- потому что не способен найти зимой достаточного для своего пропитания количества насекомых (условно назовем такой ответ *экологическим*);

- потому что такие же перелеты совершали его предки; миграционное поведение этих птиц есть результат заложенной в них генетической программы (*генетический* ответ);

- организм соловья реагирует на сокращение светлого времени суток рядом физиологических изменений, в результате чего возникает предмиграционное беспокойство и готовность к началу перелета (*физиолого-генетический* ответ);

- отлет соловьев в данной местности и в конкретный год начинается потому, что резкое похолодание накануне стимулирует дополнительное повышение миграционной активности (*физиолого-экологический* ответ).

Каждому из этих механизмов можно поставить в соответствие определенную модель, и тогда один процесс (отлет соловьев на юг) будет описан несколькими моделями.

Второй и третий примеры заимствованы из работ П.М.Брусиловского [22, 24]. Динамика и прогноз среднегодовой численности водорослей *Melosira baicalensis* в озере Байкал описываются (***различие методов моделирования***):

- разными типами имитационных моделей [97; 76; 146; 9];
- самоорганизующейся моделью метода группового учета аргументов [93; 24];
- с помощью эволюционного моделирования [23];
- с помощью процедуры «модельного штурма» [25].

Третий пример демонстрирует ***различие целей моделирования*** одного и того же экологического процесса. Пусть имеет место динамика численности популяции некоторого грызуна (например, обыкновенной полевки *Microtus arvalis*). Эта динамика представляет интерес для разных специалистов, которые при построении моделей будут пользоваться различной (как априорной, так и апостериорной) информацией. Сведения о динамике численности популяции того или иного грызуна можно найти в различных исследованиях:

- в фундаментальных исследованиях академического ученого, направленных на вскрытие генетико-экологических механизмов динамики популяции (полевка — традиционный объект рассмотрения в таких работах);
- в исследованиях специалистов сельского хозяйства, для которых популяция грызунов является вредителем зерновых культур и которым с помощью моделирования необходимо предсказать вспышки численности популяции и дать рекомендации по проведению защитных мероприятий;
- в исследованиях специалистов-гигиенистов, для которых популяция грызунов является возможным источником возникновения эпизоотий.

Таким образом, для достижения этих целей можно построить множество различных моделей (различных как по используемой информации, так и по методам построения): имитационную [82], вербальную [66; 230], статистическую методом главных компонент [83] и др.

**Принцип осуществимости Флейшмана** [257, 258] позволяет отличить модели сложных систем от обычных математических моделей. Математические модели требуют только указания необходимых и достаточных условий существования решения (логическая непротиворечивость: *что есть на самом деле?*). Модели конструктивной математики дополнительно к этому требуют указания алгоритма нахождения этого решения (например, путем полного перебора всех возможных ситуаций; *как надо это сделать?*). Системология рассматривает только те модели, для которых этот алгоритм осуществим, т.е. когда решение может быть найдено с заданной вероятностью  $p_0$  за время  $t_0$  ( $p_0, t_0$  [осуществимость]). Таким образом, имеется в виду преодоление сложности или ответ на вопрос: *что мы можем сделать?*. Иными словами, принцип осуществимости может быть сформулирован следующим образом: *мы не надеемся на везение, и у нас мало времени.*

**Принцип формирования законов:** постулируются осуществимые модели, а из них в виде теорем выводятся законы сложных систем. При этом законы касаются имеющих место или будущих естественных и искусственных систем. Законы могут объяснить структуру и поведение первых и индуцировать построение вторых. Таким образом, **законы Системологии несут дедуктивный характер, и никакие реальные явления** не могут опровергнуть или подтвердить их справедливость. Последнее утверждение следует понимать так [258, с. 21]: несоответствие между экспериментом над реальной сложной системой и законом может свидетельствовать лишь о несоответствии реальной системы тому классу осуществимых моделей, для которых выведен закон; с другой стороны, соответствие эксперимента закону никак не связано с его подтверждением (он в этом не нуждается, будучи дедуктивным) и позволяет оставаться исследователю в рамках принятых при выводе закона допущений и гипотез.

**Принцип рекуррентного объяснения:** свойства систем данного уровня иерархической организации мира выводятся в виде теорем (объясняются), исходя из постулируемых свойств элементов этой системы (т.е. систем непосредственно нижестоящего уровня иерархии) и связей между ними. Например, для вывода свойств экосистемы (биоценоза) постулируются свойства и связи популяций, для вывода свойств популяций — свойства и связи особей и т.д.

**Принцип минимаксного построения моделей:** теория должна состоять из простых моделей (**min**) систем нарастающей сложности (**max**). Другими словами, формальная сложность модели (например, число

описывающих ее уравнений) не должна соответствовать неформальной сложности системы (*принципы усложняющегося поведения*; см. раздел 2.2). Отсюда следует, что грубая модель более сложной системы (например, модель динамики биоценоза из двух взаимодействующих популяций Лотки — Вольтерра) может оказаться проще более точной модели более простой системы (например, модель энергетического баланса особи; [262]). Этот принцип рассматривается как аналог *принципа «бритвы Оккама»*\*.

## 2.6. Объяснение и прогнозирование в экологии

Любая естественно-научная теория выполняет несколько функций, среди которых наиболее важными являются функции *объяснения* и *предсказания* наблюдаемых феноменов в исследуемом классе систем. При этом соотношение объяснения и прогнозирования при системном исследовании сложных экологических объектов практически всегда вызывает дискуссии и часто недопонимается экологами-практиками. Аналитическим моделям «приписываются» функции прогнозирования, а имитационным — функции объяснения. Поэтому рассмотрим вкратце функции объяснения и предсказания при анализе сложных систем.

При исследовании простых систем (например, в классической физике) функции объяснения и предсказания совмещаются в рамках одного закона. Так, одним из явлений, которые получили объяснение в законе всемирного тяготения Исаака Ньютона, было явление приливов и отливов на Земле, а предсказанием — анализ движения Луны, связанный с падением тел на Землю. *Для сложных свойств сложных систем нельзя ожидать аналогичного успеха: одна модель (один закон) будет не в состоянии одновременно удовлетворительно выполнять как объяснительную, так и предсказательную функции* [258; 205]. Иллюстрацией этому положению может служить следующий пример. И.Ной-Меир [Noy-Meir, 346] построил простую аналитическую модель сезонного роста общей фитомассы растительного сообщества, используемого в качестве пастбища:

$$dy/dt = G(y) - C(y),$$

где  $dy/dt$  — скорость накопления фитомассы  $y$ ;  $G(y)$  — скорость роста этой фитомассы (описывается логистической кривой);  $C(y)$  — скорость ее поедания консументами (задается функцией с насыщением Михаэлиса

---

\* *Принцип «бритвы Оккама»*, известный в науке еще и как *принцип бережливости*, *принцип простоты* или *принцип лаконичности мышления*, был сформулирован в XIV веке английским философом Уильямом Оккамом в следующем виде: не следует делать посредством большего то, что можно достичь посредством меньшего (*frustra fit plura, quod fieri potest pauciora*).

- Ментена). Таким образом, эта модель представляет собой простое балансовое соотношение, а ее анализ позволяет объяснить ряд наблюдаемых эффектов (например, поедаемость фитомассы только до некоторых пределов, влияние плотности животных на пастбище на устойчивость этой системы и пр.). Модель очень проста и позволяет легко проследить причинно-следственные связи элементов системы, т.е. получить удовлетворительное объяснение ее функционирования через малое число достаточно правдоподобных гипотез.

Прогностические способности модели Ной-Меира, даже при весьма точном определении ее коэффициентов (хотя среди них есть такие, «подобраться» к которым очень сложно, — например, максимальная скорость потребления фитомассы животными), будут низкими. Очевидность этого вытекает из факта сознательного упрощения данной экосистемы с тем, чтобы объяснить взаимодействие в подсистеме «растительное сообщество — травоядные животные» (не учитывается влияние на растительность факторов окружающей среды, погодных условий, хозяйственной деятельности человека и т.д.). Учет новых факторов значительно усложнит модель и переведет ее в ранг имитации (в частности, имитационная модель растительности, используемой под пастбище, была предложена Дэвидом Гудолом в 1967 г.), которая обладает хорошей прогностической способностью, но по которой сложно (или даже невозможно) проследить причинно-следственные связи с целью объяснения в силу сложности самой модели.

Рассмотрим теперь логическую структуру научного объяснения и предсказания. Процесс объяснения заключается в том, что некоторые явления или свойства сложных систем (известные или вновь открытые) пытаются подвести под заранее установленные и принятые в данной теории законы и гипотезы (*дедуктивное объяснение*). Если это не удается, то необходимо либо дополнять существующую теорию новым законом или гипотезой, либо отказаться от этой теории и создавать другую. Кроме дедуктивного объяснения, выделяют методы *индуктивного объяснения*, связанные с выдвижением статистических гипотез и получением статистических описаний для объясняемого явления. В этот класс следует отнести методы экстраполяции, адаптивных оценок и аналогий. Каждый из этих подходов имеет свои субъективные особенности. Так, например, главным моментом при использовании метода аналогий выступает сам подбор объекта-аналога (сходная или близкая структурно-функциональная организация объекта и, соответственно, сходная реакция на внешние воздействия; в частности, Ю.З.Кулагин [127] предлагал приравнивать сольфатарные поля вулканов промышленным площадкам, каменистые горные крутосклоны и осыпи — отвалам горно-рудной промышленности и пр.). Таким образом, объяснение



по аналогии рассматривается как вероятностное, что и определяет его принадлежность классу индуктивных объяснений.

Методы предсказания также делятся на *дедуктивные* (в количественном прогнозировании это имитационные модели) и *индуктивные* (классический регрессионный анализ и методы самоорганизации; [подробнее об этом см.: 205]). Было также показано сходство структур процессов объяснения и предсказания (как дедуктивных, так и индуктивных). Различия этих процессов состоят в том, что предсказание имеет «положительную» направленность во времени (относится к настоящему или будущему), а объяснение — «отрицательную» (к настоящему или прошлому). Так, если мы находимся на средней стадии сукцессии растительности, то можем объяснить, как этот процесс происходил в прошлом и предсказать его пути в будущем, используя соответствующие модели динамики растительных сообществ. Отсюда следует, что объяснение сопряжено с логическим анализом уже накопленного эмпирического материала, в то время как предсказание зависит не только от логических (или иных) процедур прогнозирования, но и от способов получения новой эмпирической информации.

Разделение функций объяснения и прогнозирования для сложных систем в рамках как минимум двух моделей сводит на нет всю дискуссию о примате простоты или сложности в экологии. Для объяснения необходимы простые модели, и здесь, по меткому выражению У.Росс Эшби [289, с. 177], «...в будущем теоретик систем должен стать экспертом по упрощению». Что касается экологического прогнозирования, то «...сложность модели для сложных объектов принципиально необходима» [93, с. 6].

## 2.7. О редуccionизме и холистизме в экологии

Успехи современной физики привели не только к проникновению в биологию физико-химических методов исследования объектов различных уровней биологической иерархии, но и к определенному «навязыванию» физического «образа мышления» при постановке и решении различных биологических задач. При этом забывалось, что физические научные методы — наблюдение, размышление и опыт — применялись к анализу *простых свойств* исследуемых систем: «...физик вынужден сильнее ограничивать свой предмет, довольствуясь изображением наиболее простых, доступных нашему опыту явлений, тогда как все сложные явления не могут быть воссозданы человеческим умом с той точностью и последовательностью, которые необходимы физико-теоретику. Высшая аккуратность, ясность и уверенность — за счет полноты» [286, с. 9].

Несмотря на это, один из основных принципов физического научного метода — редукция — широко используется в биологии. А.А.Любищев [135] различал три основных типа редукционизма в биологии:

- молекулярно-биологический (принцип исследования, предполагающий сведение сложного к совокупности или сумме его частей, при изучении которых получают сведения и о свойствах исходного целого);
- иерархический (возможность интерпретации явлений высших уровней биологической иерархии на языке молекулярных моделей);
- эволюционный (сведение всей социальной эволюции к биологической).

Оптимизм физиков в объяснении экологических (надорганизменных) феноменов связан с первым и вторым типом редукционизма. При этом сторонники редукционизма оказываются более воинствующими, чем системологи, и не приемлют иных точек зрения (А.А.Любищев [135] говорит даже об «ультраредукционистском энтузиазме»).

Обзор соотношения редукционизма и холистизма можно найти в целом ряде работ [см., например: 135; 143; 20]. При этом авторы сходятся в мнении о том, что необходимо «...ясно сформулировать основные принципы такого подхода, который бы включал редукцию как рабочий метод, но не включал редукционизм как систему постулатов, не повторял увлечений редукционизма, но и не уступал ему по продуктивности» [143, с. 164]. Действительно, редукция в том или ином виде неизбежно присутствует в любом экологическом исследовании (хотя бы в принятии иерархической организации мира). И это справедливо подчеркивает Ю.Одум [176, с. 18]: «...и холистический, и редукционистский подходы следует использовать в равной мере, не противопоставляя их друг другу... Экология стремится к синтезу, а не к разделению».

В этой ситуации необходимо четко представлять, что редукция как метод применима для анализа простых свойств как простых, так и сложных систем. Однако степень экстраполяции полученного при такой редукции знания будет определяться естественной типологией исследованных объектов (в экологии — экосистем), а это уже сложная целостная характеристика.

С этой позиции легко в виде следующей таблицы представить процесс смены основных парадигм в познании сложного мира (табл. 2.2):

*Таблица 2.2*

Основные парадигмы в познании

Парадигмы	Познавательные установки		
	Редукция	Наличие целей	Эксперимент
«Наивная» системология	-	+	-
«Физикализм»	+	-	+
Системология	-	+	-, +

- **«Наивная» системология** философов Древней Греции. Редукционизм как методология и редукция как метод отвергались, у каждого объекта предполагалось наличие целей («Камень падает на землю, потому что он хочет вернуться в исходную точку» — Аристотель), мир изучался путем «лицезрения», наблюдений.
- **«Физикализм»** — естественно-научный метод познания Галилео Галилея. Основа познания — редукционизм («Кусок льда обладает теми же свойствами, что и огромный айсберг»), отсутствие целей у объектов («Природа не злонамеренна» — И.Ньютон), активное экспериментальное подтверждение истины («Критерий истины — в практике» — В.И.Ленин).
- **Системология.** Вновь отказ от методологии редукционизма (с возможностью использования методов редукции для исследования простых свойств сложных систем), обязательность механизмов принятия решений (наличие целей; принципы усложняющегося поведения; см. раздел 2.2), замена натуральных экспериментов на машинные, имитационные (в силу наличия сложных систем, над которыми невозможно проведение экспериментов в естественно-научном понимании, — например, биосфера в целом, крупные биомы, уникальные экосистемы (озеро Байкал, плато Укок, Самарская Лука в Волжском бассейне и др.).

### Тема 3. СИСТЕМА КОНЦЕПЦИЙ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ

Любая теория развивается из потребностей практики, понимаемой в широком, а не утилитарном смысле. Экология не является в этом отношении исключением. Правда, и сегодня к проблемам построения теоретической экологии можно отнести слова тридцатилетней давности: «...в современной биологии царит "культ фактов" и "чистый" теоретик выглядит белой вороной. На него смотрят в лучшем случае как на бездельника, а в худшем — как на жулика. Поэтому у нас большинство теоретических работ "внеплановые" и представляют собой нечто среднее между общественной работой и хобби, так как ими приходится заниматься лишь в свободное время. Отсюда и отношение к теоретической работе, как к чемодану без ручки: нести трудно, а бросить жалко» [49, с. 115].

В отдельных «подразделениях» экологии (в частности, в фитоценологии) теоретические разработки стали более привычными и даже оформились в целый ряд монографических работ и в серии дискуссионных статей. Однако практически во всех этих работах теоретическая геоботаника (в широком смысле слова — теоретическая экология) понимается весьма односторонне (концептуально-теоретически; дискуссия идет вокруг основных понятий и терминов) и в таком виде не может претендовать на роль действительно теоретической дисциплины, способной обобщить содержание

отдельных разделов с тем, чтобы эмпирически найденные для них закономерности получили дедуктивное обоснование и логически выводились из основных концепций и постулатов, заложенных в основу теории. Заметим, что и в экологических работах самого высокого уровня также появилась и даже устоялась «теоретическая» терминология (например, принципы Гаузе, принцип Олли, принцип «плотной упаковки», индивидуалистическая гипотеза, законы Либиха и Шелфорда и др.). Так, Ю.Одум в «Основах экологии» [1751] каждую главу старался назвать, используя понятие «концепция»; Р.Уиттекер [249] широко оперирует понятиями «принцип», «концепция», «закон», «правило»; В.Д.Федоров и Т.Г.Гильманов [253] — понятиями «модель», «уравнение», «закон», «принцип».

В 1990 г. вышли в свет два словаря (автор одного — И.И.Дедю [73], другого — Н.Ф.Реймерс [197]), так или иначе отражающих современное состояние «экологической терминологии» и содержащих в себе попытку создания экологической аксиоматики, хотя «...это еще не очень близко к аксиоматике, но на верном пути к ней» [73, с. 6]. Именно потому, что создание теоретической экологии находится в начале пути, важно выбрать правильное направление движения и решить ряд общеметодологических задач теоретического оформления экологических знаний.

### 3.1. Некоторые определения

Для устранения теоретико-терминологической путаницы примем вслед за «Большой советской энциклопедией» (3-е изд.) ряд определенных основных понятий.

**Аксиома** - положение некоторой теории, которое при дедуктивном построении этой теории не доказывается в ней, а принимается за исходное. Обычно в качестве аксиом выбираются те предложения рассматриваемой теории, которые являются заведомо истинными или в рамках этой теории считаются таковыми.

**Гипотеза** - предположение; то, что лежит в основе,— причина или сущность. Гипотеза — выраженное в форме суждения (или системы суждений) предположение или предугадывание чего-либо. Гипотезы создаются по правилу: «то, что мы хотим объяснить, аналогично тому, что мы уже знаем». Гипотеза должна быть проверяемой.

**Закон** - необходимое, существенное, устойчивое и повторяющееся отношение между явлениями. Заметим, что не всякая связь — закон (связь может быть случайной и необходимой); **закон** — **необходимая**

---

\* По-видимому, был прав Н.Ф.Реймерс [197, с. 17], указав, что «экологическая аксиоматика» — это все же «...фигуральное выражение, т.к. это не аксиомы, не требующие доказательств, а теоремы, которые могут быть доказаны исходя из современных научных данных».

**связь.** Различают законы *функционирования* (связь в пространстве, структура системы) и *развития* (связь во времени), *динамические* (детерминированные) и *статические*. Одни законы выражают строгую количественную зависимость между явлениями и фиксируются с помощью математических формализмов, уравнений (закон всемирного тяготения), другие не поддаются строгой математической записи (закон биогенной миграции атомов В.И.Вернадского или закон естественного отбора Ч.Дарвина). А.А.Любищев [136] вообще считает законы в качественной форме не строго научными, а *преднаучными законами*, которые надлежит еще только открыть в будущем.

**Концепция** — определенный способ понимания, трактовки какого-либо явления, процесса; **основная точка зрения на предмет.**

**Модель** (в широком понимании) — образ или прообраз какой-либо системы объектов, используемый при определенных условиях в качестве ее «заменителя» или «представителя».

**Постулат** — предложение (правило), в силу каких-либо соображений «принимается» без доказательства, но с обоснованием, которое служит в пользу его «принятия». Постулат, принимаемый как истина, — аксиома, в противном случае требуется его доказуемость. А.А.Любищев [136] понимает постулат как нечто промежуточное между аксиомой и теоремой, а различие между постулатами и законами он видит в неоспоримом эмпирическом происхождении законов и в скрытом эмпиризме постулатов.

**Правило** — предложение, выражающее при определенных условиях разрешение или требование совершить некоторое действие (или воздержаться от совершения этого действия). Классическим примером в данном случае могут служить правила грамматики.

**Принцип** — основное исходное положение какой-либо теории («главный» закон).

**Теорема** — предложение некоторой дедуктивно построенной теории, устанавливаемое при помощи доказательства на базе системы аксиом этой теории. В формулировке теоремы различают два «блока» — условие и заключение (любая теорема может быть приведена к виду: «если..., то...»).

**Теория** (в широком понимании) — комплекс взглядов, представлений, идей, направленных на истолкование и объяснение какого-либо явления. **Теория** (в более узком и специальном смысле) — **высшая форма организации научного знания.** По своему строению теория — это внутренне дифференцированная, но целостная система знания, которую характеризует логическая зависимость одних элементов от других, выводимость ее содержания из некоторой совокупности утверждений и понятий (аксиом) по определенным правилам и принципам. По определению В.В.Налимова [161], **теория — это логическое построение, которое**

позволяет описать явление существенно короче, чем это удастся при непосредственном наблюдении.

*Уравнение* — аналитическая запись задачи о разыскании значений аргументов, при которых значения двух данных функций равны. В другом смысле, например, используются химические уравнения — для изображения химических реакций. Но и в том, и в другом случаях подразумевается использование законов сохранения (массы, энергии, числа частиц и т.п.). Л.Г.Раменский [192, с. 69] отмечал: «...теоретической задачей экологии является изыскание общезначимых количественных закономерностей в связях организмов и их группировок (ценозов) со средой (экологические оптимумы, факторы разной биологической значимости, средообразующая способность различных растений и т.д.)».

На рис. 2.3 показано «соподчинение» основных понятий, которые призваны описать «ядро» теории или ее «центральное понятийное звено». Горизонтальные связи на этой схеме указывают направление возрастания «истинности» тех или иных положений теории, вертикальные — возрастание «важности», «главенства» этих положений. Координатные оси указывают количественное соотношение различных понятий (очевидно, что частных уравнений будет значительно больше, чем основополагающих принципов, а гипотез — больше, чем теорем).

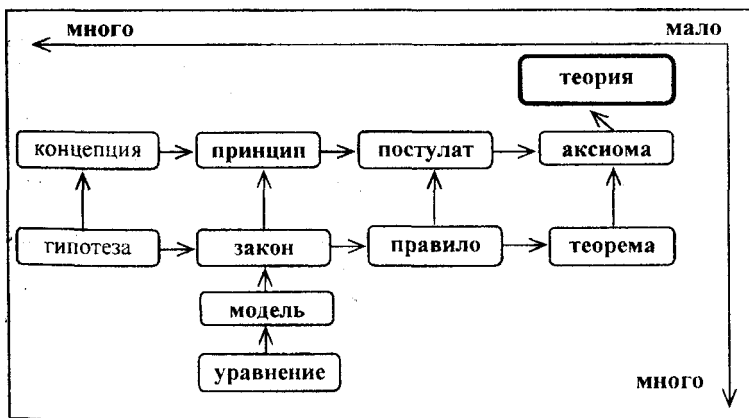


Рис. 2.3. Схема «соподчинения» основных теоретических терминов

### 3.2. Сравнительный анализ теоретических понятий

В таблице 2.3 приведено распределение «встречаемости» теоретических конструкций в различных словарях, имеющих отношение к экологической проблематике.

**Распределение «встречаемости» в словарях  
основных экологических терминов**

Термины	Словари по экологическим вопросам			
	Быков [28]	Миркин и др. [136]	Реймерс [197]	Дедю [73]
Общее количество	1500	1000	5000	8000
Аксиомы	—	—	2	2
Гипотезы	—	<b>1</b>	—	3
Законы	4	—	67	72
Концепции	—	2	—	13
Модели	—	8	1	4
Постулаты	—	—	—	1
Правила	—	<b>1</b>	29	53
Принципы	<b>1</b>	<b>4</b>	26	46
Теоремы	—	—	1	8
Теории	—	—	1	17
Уравнения	<b>1</b>	—	2	19
Всего	6	16	129	238

Прежде всего следует отметить «бум законотворческой деятельности» в работах 1990 г. Для сравнения: в словаре Б.А.Быкова [28] обсуждаются лишь уравнения Лотки — Вольтерра, принцип конкурентного исключения Гаузе и четыре закона (закон биогенного потока энергии, закон минимума Либиха, закон экологической аккумуляции энергии и закон предварения Алехина). Если сравнить удельный вес «законов» в общем количестве терминов в словарях Б.А.Быкова [28] и И.И.Дедю [73], выяснится, что в последнем словаре он увеличился почти в 10 раз, а в абсолютном значении — в 40. Что это — действительный рост теоретического знания в экологии? Даже спустя десять лет представляется, что это была, скорее, установка автора: «...мы обязаны ликвидировать отставание от наших соседей-физиков, аксиоматика которых столь стройна и изящна. Другой альтернативы у нас просто нет» [73, с. 6]. Повидимому, именно это заставило и Н.Ф.Реймерса, и И.И.Дедю повысить степень важности и «доказательности» ряда понятий. Например, Н.Ф.Реймерс [197] не обсуждает ни одной гипотезы и ни одной концепции экологии (и природопользования), а у И.И.Дедю [73] — 13 концепций и лишь 3 гипотезы (гипотезы равновесия Петерсона и две исключаящие друг друга гипотезы о характере механизмов биологических часов, которые относятся в большей степени к физиологии, чем к экологии); с другой стороны, И.И.Дедю перечисляет 17 (!) теорий.

«Поименное» сравнение только законов и принципов (у Н.Ф.Реймерса их 93, у И.И.Дедю — 118) позволяет найти в их числе лишь 22 общих (т.е. «сходство» по Сьеренсену — около 20%). Среди правил

общих только 8 (сходство также 20%); аналогичная картина наблюдается и по всему списку так называемого центрального понятийного звена.

Естественно, что при таком разночтении наблюдается и несовпадение названий ряда понятий: принцип связи «биотоп — биоценоз» [197] и закон единства «организм — среда» [73]; закон максимизации энергии Одума [197] и правило Одума — Пинкертона [73, 197]; правило замещения экологических условий Алехина [197] и закон компенсации факторов [73]; принцип исключения Гаузе [28; 156; 73; 197], теорема Гаузе [197] и закон Гаузе [73]. С другой стороны, Б.М.Миркин с соавторами [156] называют четыре модели сукцессии, а И.И.Дедю [73] обсуждает лишь две (ингибирования и толерантности), по неизвестной причине не рассматривая модели стимуляции и нейтральности. Такого рода примеров можно привести множество.

Итак, в рассматриваемых словарях представлено почти 340 различных понятий, претендующих на роль «ядра» создаваемой экологической теории. Среди них достаточно много понятий, играющих важную роль в смежных научных дисциплинах (например, периодический закон Менделеева, второй закон термодинамики или закон Харди-Вейнберга), и таких, которые даже с большой «натяжкой» нельзя отнести к экологическим законам. Если ограничиться объемом классической экологии, то список законов, принципов и правил можно сократить примерно до 100—120 наименований. Вот среди этих основных понятий и проследим их взаимосвязи (рис. 2.5).

### 3.3. Структура «ядра» теории (система концепций)

Варианты соподчинения основных элементов, которые могут быть положены в фундамент теоретической экологии, объединены нами в 12 основных концепций современной экологии (см. об этом далее: тема 6).

Естественно, что представленные далее в пособии схемы не охватывают все многообразие этих элементов — особенно это касается разделов математической экологии, где число построенных и проанализированных моделей и разного рода уравнений огромно. Можно также заметить, что до построения аксиоматической теории экологии — «дистанции огромного размера».

Несколько лучше обстоит дело с законами экологии, хотя и здесь доля строгих, математически формализованных положений чрезвычайно мала. Большая часть законов носит «пожелательный» характер и вполне соответствует представлениям У.Росс Эшби [288, с. 60] о том, что «...бывают теории различного типа. На одном конце ряда находится теория тяготения Ньютона — она одновременно проста, точна и строго верна. Когда возможно такое сочетание, это поистине удача для науки! На другом конце находится теория Дарвина — она не так проста, почти



не обладает количественной точностью и верна лишь в известном приближении».

Нетрудно заметить, что в этих схемах преобладают гипотезы, что более соответствует современному состоянию экологического знания. Причем в ряд гипотез перешли не только некоторые законы Н.Ф.Реймерса и И.И.Дедю, но принципы и даже теории. Действительно, гипотеза экологического дублирования, которая у И.И.Дедю [73] значителен как принцип дублирования экологического, даже по своему определению не может быть отнесена к разряду не только принципа, но и закона: «...при экологическом дублировании исчезнувший или уничтоженный вид, как правило (курсив наш.— Г.Р., Ф.Р.), заменяется функционально близким...». Данный эффект не является устойчиво повторяющимся и необходимым. Скорее, это предпосылка (гипотеза) для «правила обязательности заполнения экологических ниш», причем, по Б.М.Миркину, в растительных сообществах при «разрыве ткани взаимоотношений» замена видов будет идти с учетом их типа эколого-ценотических стратегий: от рудералов к пациентам и виолетам (или чаще ко вторичным смешанным стратегиям), что также заставляет рассматривать экологическое дублирование лишь как гипотезу.

Несколько лучше обстоит дело с концепциями экологии, что позволило упорядочить их вдоль своеобразного градиента от популяции до биосферы. Правда, одни концепции общеприняты (например, концепция биосферы или экосистемы), другие продолжают активно дискутироваться (например, концепция континуума или сетчатой эволюции сообщества).

Таким образом, проведенное упорядочение собственно экологическо-теоретической терминологии сохранило лишь 1/3 числа законов, 1/2 числа принципов и 2/3 числа правил из тех, что рассматривались в словарях Н.Ф.Реймерса [197] и И.И.Дедю [73]. С другой стороны, предложенные схемы (система концепций) — своего рода гомологические ряды [211] — позволяют определить «слабые места» в строящемся здании теоретической экологии, что дает возможность продолжить работы по созданию и совершенствованию структуры теоретической экологии.

Завершим раздел двумя цитатами. «...Простая истина состоит в том, что ни измерение, ни эксперимент, ни наблюдение невозможны без соответствующей теоретической схемы» [330, р. 5]. «..Столкновение теорий — не бедствие, а благо, ибо открывает новые перспективы» [374, р. 186].

## Тема 4. ОСНОВНЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ КОНСТРУКЦИИ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ

### 4.1. Факториальная экология

Вся история становления экологии (см. главу 1) свидетельствует о постоянном интересе исследователей к оценке воздействия среды на биоценологические компоненты экосистем. Следует заметить, что всесторонняя оценка взаимодействия отдельных параметров биоценоза со Средой должна учитывать как соответствие, так и несоответствие между ними. Нельзя трактовать эти отношения как односторонние причинно-следственные зависимости (последние могут наблюдаться лишь в экстремальных условиях). Прежде чем перейти к рассмотрению основных теоретических конструкций (см. рис. 2.5) в рамках факториальной экологии, приведем некоторые определения.

**Местообитание** (англ. habitat) — среда жизни биоценоза, сравнительно однородная, пространственно ограниченная совокупность абиотических и биотических факторов среды. **Экологический фактор** — это любой элемент или условие среды, оказывающее влияние на живые организмы, на которые они реагируют приспособительными реакциями (за пределами этих реакций — *летальные значения фактора*).

**Абиотические факторы** условно подразделяют на **косвенные** (более или менее *внешние* по отношению к экосистеме, иногда называемые *эптопиями*; например, географическая широта и удаленность от океана, местоположение экосистемы в рельефе, характеристики геологических пород, уровня грунтовых вод и пр.) и **прямые** (*внутренние*, или называемые также **эктопом**) — воздушный, водный, температурно-радиационный режимы, режим минерального питания, факторы хозяйственной деятельности человека и пр.). Косвенные факторы действуют на компоненты экосистем опосредованно — через прямые факторы. Например, с подъемом в горы изменяется гранулометрический состав почв (воздействие через режим увлажнения) и климат (количество осадков, температурный режим). Кроме того, в *совокупности экологических факторов* различают **ведущие факторы** (они же чаще всего оказываются и **лимитирующими факторами**; например, увлажнение почвы в степных и пустынных экосистемах) и **второстепенные** — **природные** и **антропогенные** — **факторы** (например, гидробиоценозы водохранилища формируются как климатическими факторами, так и режимом «наполнения — спуска» водохранилища в тех или иных целях). По каналам влияния различают **эдафические, климатические, биотические факторы** и др.

Совокупность **биотических факторов** разделяют на комплекс собственно **биотических факторов** (непосредственное взаимодействие

компонентов биоценоза — конкуренция, хищничество, паразитизм и **пр.)** и **биоценогенных факторов** (порожденных процессами жизнедеятельности организмов, переводящих экотоп в **биотоп**).

Примером отрицательного воздействия биоценологических факторов может служить влияние деревьев-доминант на виды мохового и травяного ярусов за счет уменьшения под пологом деревьев освещенности, повышения влажности, обеднения почв (при разложении опада вследствие образования кислот, способствующих вымыванию питательных веществ в глубь почвенного слоя).

Роль продуктов метаболизма как дополнительных субстратов, ингибиторов или стимуляторов роста широко известна в экологической литературе и получила название **аллелохимических взаимодействий**; о водных экосистемах, сообществах микроорганизмов, растений — работы С.СШварца, К.М.Хайлова, А.Фредриксона, Н.С.Абросова и др., о наземных экосистемах и растительных сообществах — исследования Г.Молиша, ПГрюммера, Э.Райса, Дж.Харборна, А.М.Гродзинского, Н.М.Матвеева и др. (в этом случае используется даже специальный термин — **аллелопатия**).

Классическим примером аллелопатии в растительных сообществах может служить сукцессия специфического типа растительности — **калифорнийского чапаралья** (кустарниковая жизненная форма из шалфея белолистного (*Salvia leucophylla*), чамисо, толокнянки и видов лугового сообщества). Вокруг многих кустарников шалфея существуют широкие кольца до 2—3 м, где не растет трава из-за накопления в почве токсинов (терпенов — главным образом, камфары и цинеоля). Примерно раз в 12—15 лет чапараль выгорает, пожар разрушает терпены, и весь участок вновь «захватывается» луговой растительностью. Однако с появлением кустарников «пролысины» восстанавливаются. Комментируя это явление, Т.А.Работнов [185, с. 84] делает предположение о возможности «...объяснить наблюдающееся распределение растительности конкуренцией за воду... Тем не менее нет основания отрицать возможность аллелопатического эффекта шалфея на однолетники. Необходимо лишь подчеркнуть, что аллелопатическое воздействие оказывает местное растение (шалфей белолистный) на эволюционно не сопряженные с ним, занесенные в Калифорнию из Западной Европы однолетние растения...». Добавим, что в последние годы получено достаточно много данных о роли аллелопатии, особенно в агроэкосистемах.

**Совокупность закономерно связанных экологических факторов среды, контролирующих распределение тех или иных компонент биоценоза экосистемы, называют комплексным градиентом** (англ. complex gradient). По-видимому, комплексные градиенты — самый пространственный вариант ведущих факторов. Примерами комплексных градиентов могут служить высота над уровнем моря (сопряженное

с высотой изменение температуры, увлажнения и пр.) и пастбищная дигрессия (на влажных почвах в степных районах повышение интенсивности выпаса вызывает уплотнение и засоление почвы за счет усиления капиллярного подъема воды, несущей соли к поверхности почвы).

Интересную модель комплексного градиента конкуренции для растений предложил Д.Тильман [Tilman, 363, 364]. Все типы конкуренции он сводит к одному комплексному градиенту, вдоль которого с обратной зависимостью изменяется обеспеченность растений светом и почвенными факторами (влажностью и элементами питания). При этом на богатых почвах формируются сомкнутые растительные сообщества с высокой плотностью ценопопуляций, и чем богаче почвы, тем острее конкуренция за свет; на бедных почвах (сухих или засоленных) формируются разомкнутые фитоценозы, и растения конкурируют не за свет, а за почвенные ресурсы (рис. 2.4).

<b>А</b> Конкуренция за ресурсы почвы	<b>В</b> Конкуренция за свет и ресурсы почвы	<b>С</b> Конкуренция за свет
		
Бедные почвы		Богатые почвы
Высокая освещенность		Низкая освещенность

**Рис. 2.4.** Модель комплексного градиента конкуренции для растений

Примером варианта С могут служить гигантские (до 4 м высотой) заросли тростника (*Phragmites australis*) на плавнях в дельте Волги, где он захватывает много ресурсов и затеняет прочие растения. Вариант А — первичные сукцессии на нередко безжизненных субстратах. Т.А.Работнов [185, с. 211] указывает, что «...сосудистые растения инициальных ценозов, надо полагать, характеризуются способностью произрастать на субстратах, бедных элементами минерального питания, в частности азотом, и экономно расходовать их на построение своих органов... Пионерные растения обладают также способностью эффективно использовать интенсивное солнечное освещение...».

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.5).



Рис. 2.5. Факториальная экология

**Концепция совокупного действия природных факторов** связана с именами Э.Митчерлиха (Mitscherlich, работы 1909—28-х гг.) и Б.Бауле (Baule, 1918 г.). Основная идея состоит в том, что «...каждый из факторов роста при изменении его количества, как это мы имеем с удобрениями или количеством влаги, или при изменении напряженности (свет, тепло) соответственным образом влияет на урожай, независимо от того, находится ли он в минимуме или нет» [111, с. 20]. (Согласно этой концепции, зависимость биомассы от какого-либо одного фактора задается следующим уравнением:

$$dy/dx = k(A - y),$$

где  $y(x)$  — величина биомассы (урожая) при значении фактора  $x$ ;  $A$  — максимально возможная биомасса при оптимальном воздействии фактора  $x$ ;  $k$  — некоторый коэффициент, характеризующий действие фактора  $x$ . Величина каждого отдельного фактора в их совокупном действии различна (см. табл. 2.4).

Таблица 2.4

Коэффициент действия некоторых факторов

Фактор	Коэффициент действия (k)
Солнечная радиация	2,0 на единицу полной солнечной радиации
Температура почвы	0,01 на 1°С
Атмосферные осадки	0,003 на 1 мм осадков
Азот	0,122 на 1 ц N на 1 га
Фосфор	0,6 на 1 ц P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> на 1 га
Калий	0,4 на 1 ц K <sub>2</sub> O на 1 га

Б.Бауле обобщил решение этого уравнения, и для  $n$  факторов воздействия имеем уравнение Митчерлиха— Бауле:

$$y = A \cdot \prod(1 - \exp[-c_i \cdot x_i]).$$

Таким образом, данная закономерность справедлива для случая монотонного действия фактора при неизменности остальных в рассматриваемой совокупности. Очень простые преобразования этой формулы и некоторые вероятностные оценки позволяют легко «свести на нет» дискуссию 1920—30-х гг. об основных принципах воздействия факторов, в частности, на растения и указать на характер их соподчинения (что «главнее» — закон Митчерлиха или закон Либиха).

**Гипотеза компенсации (замещения) экологических факторов** связана с именами геоботаников В.В.Алехина [5] и Э.Рюбеля [Rubel, 356]: отсутствие или недостаток некоторых экологических факторов может быть компенсирован каким-либо другим близким

(аналогичным) фактором. Организмы не являются «рабами» физических факторов (условий среды): они сами и приспосабливаются, и изменяют условия среды так, чтобы ослабить лимитирующее влияние тех или иных факторов.

У животных (особенно крупных) с хорошо развитой локомоторной способностью компенсация факторов возможна благодаря адаптивному поведению — они избегают крайностей местного градиента условий. Рептилии, например, как показали исследования, искусно чередуя периоды пребывания в норах с выходами наружу, способны поддерживать свою внутреннюю температуру на оптимальном уровне. Лабораторные исследования на ящерице *Tiliqua* показали, что она способна поддерживать температуру тела между 30 и 37°C, передвигаясь между участками, температура которых колебалась от 15 до 45°C.

Ю.Одум [175, с. 140] приводит такой пример: некоторые моллюски (в частности, *Mytilus galloprovincialis*) при отсутствии (или дефиците) кальция могут строить свои раковины, частично заменяя кальций стронцием при достаточном содержании в среде последнего.

Легче всего эта гипотеза иллюстрируется на примере полифагов, способных «переключаться» с одного вида пищи на другой внутри группы кормов. Климатические факторы могут замещаться биотическими (вечнозеленые виды южных растений в более континентальном климате могут расти в подлеске под защитой верхних ярусов, создавая собственный биоклимат).

В.К.Трапезников [247] в серии экспериментов показал, что локальное внесение удобрений в известной степени компенсирует недостаток влаги, позволяя сельскохозяйственным растениям достигать сходных физиологических показателей. Этим исследователем также показано, что некоторым растениям нужно меньше цинка, если они растут не на ярком солнечном свете, а в тени; в этих условиях имеющееся в почве количество цинка уже не становится лимитирующим.

**Гипотеза незаменимости фундаментальных факторов** была предложена В.Р.Вильямсом [42]: полное отсутствие в среде **фундаментальных экологических факторов** (физиологически необходимых: света, воды, углекислого газа, питательных веществ) не может быть компенсировано (заменено) другими факторами. В известной степени эта гипотеза является «дополнительной» к предыдущей, ведь компенсация факторов, как правило, относительна.

В данном случае лучшим примером может служить человек: по данным «Книги рекордов Гиннеса», без воздуха человек может прожить до 10 минут, без воды — 10—15 суток, без пищи — до 100 дней. Заметим, что свет не является для человека фундаментальным фактором. Условный, но наглядный пример — Эдмон Дантес (главный герой романа

А.Дюма «Граф Монте-Кристо»), заключенный камеры № 34 в замке Иф, пробывший без света до своего побега ровно 14 лет.

**Гипотеза равновесия** К.Петерсона [Peterson, 349]: популяция каждого вида водорослей в своем развитии ограничивается одним биогеном или специфической комбинацией из нескольких биогенов (эта гипотеза может быть включена и в раздел «Экологическое разнообразие», так как, например, в олиготрофных водоемах, по сравнению с эвтрофными, больше лимитирующих факторов и, соответственно, выше разнообразие фитопланктона).

**Принцип лимитирующих факторов** Либиха — Шелфорда - закон, являющийся расширением и объединением **закона минимума** Ю.Либиха (Liebig, 1840) и закона толерантности В.Шелфорда (Shelford, 1913). Согласно этим законам, при «стационарном состоянии» вида факторы среды, имеющие в конкретных условиях пессимальные значения (наиболее удаленные от оптимума), в максимальной степени ограничивают возможность существования вида в данных условиях, несмотря на оптимальное соотношение остальных факторов среды (прежде всего это касается фундаментальных экологических факторов)\*.

Как справедливо отмечает А.М.Гиляров [54, с. 55], «...ограничение распространения (а забегая вперед, заметим, что и динамики) организмов низкой концентрацией необходимых ресурсов, по-видимому, есть обычнейшее в природе явление... По крайней мере интуитивно экологи осознавали это давно». Так, например, очевидно, что если растению не хватает фосфора, то заменить его (фосфор) путем увеличения содержания в почве азота или калия невозможно (нельзя «передать» другим элементам роль фосфора в биохимических процессах) и, соответственно, невозможно повысить урожай этого растения сверх пределов, «устанавливаемых» недостатком именно фосфора. Классическими примерами воздействия лимитирующего фактора на развитие растений являются количество доступной влаги в засушливых аридных районах [179] или исчерпание запасов бора в почве в результате возделывания одной и той же культуры в течение длительного времени [68].

Интересный пример действия закона толерантности В.Шелфорда (много «хорошо» — тоже «нехорошо») приводит Ю.Одум [175, с. 147]. Создание утиных ферм вдоль рек, впадающих в южную бухту в проливе Лонг-Айленд близ Нью-Йорка, привело к сильному удобрению вод утиным пометом, значительно увеличилась численность фитопланктона и, самое главное, произошла его структурная перестройка (динофлагелляты

---

\* В формулировке самого Ю.Либиха закон минимума относится только к незаменимым (фундаментальным) экологическим факторам (точнее, к элементам питания) [см.: 54, с. 55]. Впоследствии этот закон стал применяться к любым экологическим факторам.



и диатомовые водоросли *Nitzschia* оказались почти полностью заменены зелеными жгутиковыми, относящимися к родам *Nannochloris* и *Stichococcus*). Знаменитые «голубые» устрицы, ранее процветавшие на рациионе из традиционного фитопланктона и бывшие предметом выгодного водного хозяйства, постепенно исчезли, так и не адаптировавшись к новому виду пищи. Таким образом, избыток биогенов оказал лимитирующее воздействие на устриц.

Рассмотрим еще один пример «неиспользования» закона минимума Либиха. Одному из авторов настоящего пособия — Г.С.Розенбергу — пришлось принимать участие в экспертизе проекта строительства канала «Волга — Чограй». Смысл проекта сводился к следующему. В Калмыкии в связи с ростом в 6—7 раз поголовья скота резко упала кормовая возможность пастбищ. Для этой солнечной республики свет не является лимитирующим фактором; в качестве такового выступает вода. На этом основании и началось строительство канала. Однако разработчики проекта не задались вопросом: *а какой фактор будет лимитирующим впоследствии?* Легко показать, что это будет плодородие почвы, и в условиях обеспеченности водой для того, чтобы получить планируемый урожай на пастбищах, потребуется внесение такого количества удобрений, которое производилось во всем бывшем СССР...

Можно сформулировать ряд положений, дополняющих принцип Либиха — Шелфорда [175, с. 141]:

- организмы могут иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного фактора и узкий в отношении другого;
- обычно наиболее широко распространены организмы с широким диапазоном толерантности в отношении одного фактора;
- если условия по одному экологическому фактору неоптимальны для вида, то может сужиться и диапазон толерантности к другим экологическим факторам;
- оптимальные значения экологических факторов для организмов в природе и в лабораторных условиях (в силу существенной их изоляции) зачастую оказываются различными (см.: *гипотеза компенсации экологических факторов*), что тесно связано с различием фундаментальной и реализованной экологических ниш;
- период размножения является критическим, и многие экологические факторы в этот период становятся лимитирующими при общем сужении диапазона толерантности.

Чтобы выразить относительную степень толерантности, в экологии используют приставки *стено-* (от греч. *stenos* — узкий, тесный) и *эври-* (от греч. *euryus* — широкий), *поли-* (от греч. *polys* — многий, многочисленный) и *олиго-* (от греч. *oligos* — немногий, незначительный). Если в качестве фактора взять, например, температуру (рис. 2.6), то вид I —

стенотермный и олиготермный, вид II — эвритермный, вид III — стенотермный и политермный:

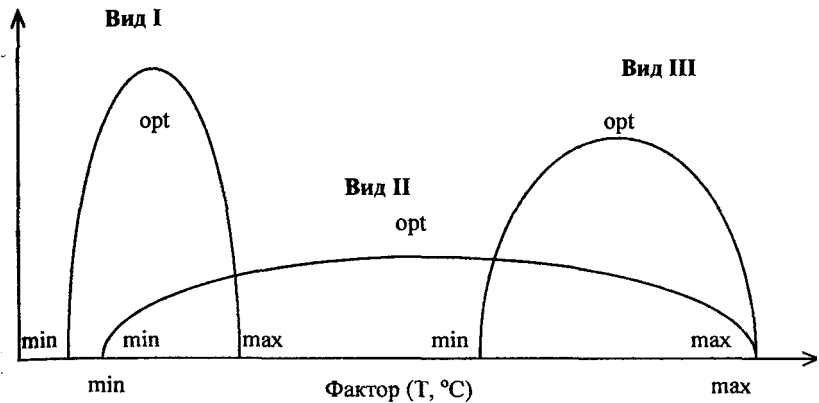


Рис. 2.6. Диапазон толерантности температурного экологического фактора

**Закон критических величин фактора:** один из экологических факторов выходит за пределы критических (пороговых или экстремальных) значений, то особям грозит смерть, несмотря на оптимальное сочетание других факторов. Такие факторы (иногда называемые *экстремальными*) приобретают первостепенное значение в жизни вида (его популяций) в каждый конкретный отрезок времени. Классический пример — Всемирный потоп.

**Постулат воздействия факторов** Тишлера: состав и размер ареала вида или местообитания популяции обусловлены их биологическими особенностями; в свою очередь, по этим особенностям можно найти место, где можно найти ту или иную популяцию или вид. Например, водная среда детерминировала гидродинамическую форму тела рыб, дыхание жабрами, возможность плавать и пр.; в то же время эти признаки свидетельствуют о том, что рыбы могут жить только в водной среде. Классическим примером, отмеченным еще Ч.Дарвиным, могут служить бескрылые (или с сильно редуцированными крыльями) насекомые, которые встречаются на океанических островах, где велика опасность оказаться во время полета снесенными ветром в открытый океан (на островах в субантарктических широтах до 76% всех видов насекомых лишены способности к полету). Постулат был сформулирован В.Тишлером (Tischler) в 1955 г.

Г.В.Никольский [168] по критерию выносливости рыб, зависящей от содержания кислорода в воде, выделяет четыре группы видов:

- виды с высокой потребностью в кислороде — 7 см<sup>3</sup>/л и выше (форель, голян, подкаменщик);
- виды, удовлетворяющиеся содержанием в воде кислорода 5—7 см<sup>3</sup>/л (хариус, обыкновенный пескарь, голавль, налим);
- нетребовательные виды, способные жить в воде со средним содержанием кислорода 4 см<sup>3</sup>/л (плотва, ерш);
- виды, способные жить в воде с содержанием кислорода даже 0,5 см<sup>3</sup>/л (каrp, линь).

Очень много примеров фитоиндикации и достаточно тесной связи некоторых видов растений с отдельными факторами среды приводит В.И.Артамонов в книге «Зеленые оракулы» [8]. Так, растительные сообщества с трагакантовыми астрагалами (*Astragalus microcephalus*, *A. aureus*, *A. strictifolius*) чаще встречаются на территориях с аномальным содержанием бора и селена; горец большой (*Polygonum major*) способен накапливать цинк, свинец, кадмий; бурачок двусемянный (*Alyssum obovatum*) не встречается за пределами районов, где залегают кобальтовые или кобальтово-медные руды (на 1 м<sup>2</sup> поверхности, покрывающей рудные тела, произрастает до 250 экземпляров этого растения). В штате Монтана (США) по признаку распространенности специфического растения мелкопестника овальнолистного (*Erigeron ovalifolium*) были открыты запасы серебряной руды; в горах Сьерра-Невада (Калифорния, США) с никельсодержащих земель по признаку распространенности гречиши «собирают» до 11 т никеля с гектара.

**Правило неоднозначного действия факторов**, согласно которому каждый экологический фактор неодинаково влияет на разные функции организма: оптимум для одних процессов может быть пессимумом для других. Например, брюхоногий моллюск *Littorina neritoides* во взрослом состоянии живет в супралиторальной зоне и каждый день при отливе длительное время существует без воды, а его личинка ведет строго морской, планктонный образ жизни.

**Правило стимулирующего действия температуры на организмы** Шелфорда — Парка: на организмы, обитающие в умеренных широтах, как правило, стимулирующее действие оказывает изменение температуры среды. Правило было предложено В.Шелфордом (Shelford, 1929) и Т.Парком (Park, 1948), которые опытами, ставшими хрестоматийными, показали, что в условиях переменной температуры быстрее развиваются личинки и куколки яблоневой плодовой жоржки (на 7—8%), яйца (на 38%) и нимфы кузнечика (на 12%).

**Правило биологического усиления:** накопление живыми организмами ряда химических неразрушающихся веществ (пестицидов, радионуклидов и пр.) ведет к усилению их действия по мере прохождения в биологических циклах и трофических цепях. В наземных экосистемах

с переходом на каждый трофический уровень происходит примерно десятикратное увеличение концентрации токсических веществ (коэффициент аккумуляции К). Это правило является частным случаем (по отношению к токсикантам) более общего правила 10% (см. раздел 2). Классическим стал пример, приведенный в таблице 2.5 [290, с. 29]:

Таблица 2.5

Биоаккумуляция ДДТ в цепях питания в экосистеме озера Мичиган

содержание ДДТ в воде ( $a_0$ )	0,014 мг/л	нет данных
в фитопланктоне ( $a_1$ )	нет данных	$K(a_1/a_0)$ — нет данных
в зоопланктоне ( $a_2$ )	до 5 мг/л	$K(a_2/a_0) = 350$
в мелкой рыбе ( $a_3$ )	до 10 мг/л	$K(a_3/a_2) = 2$
в крупной рыбе ( $a_4$ )	до 200 мг/л	$K(a_4/a_3) = 20$
в рыбоядных птицах ( $a_5$ )	до 2500 мг/л	$K(a_5/a_4) = 12$

Если допустить, что неизвестный нам коэффициент  $K(a_1/a_0) = 10$ , то  $K(a_4/a_1)$  будет равняться 35, и тогда средний коэффициент аккумуляции для экосистемы будет  $K(ср) = 16$ .

Иллюстрируют это правило также и данные\*\* о содержании продуктов ядерного деления в гидробионтах Сусканского и Черемшанского заливов Куйбышевского водохранилища в зоне влияния Научно-исследовательского института атомных реакторов (г.Димитровград, Ульяновская область) (табл. 2.6).

Таблица 2.6

Содержание продуктов ядерного деления в объектах гидробиоценозов Куйбышевского водохранилища

Объект	Распределение/мин/100 г сухой массы (среднее)	Примечание
Геологическая среда (грунт, $a_0$ )	47	
Моллюски двустворчатые ( $a_1$ )	2 750 $K(a_1/a_0) = 58$	Фильтраторы
Рак ( $a_2$ )	415 $K(a_2/a_1) = 9$	
Щука ( $a_3$ )	989 $K(a_3/a_2) = 2,4$	Хищник-II
Судак ( $a_4$ )	1 111 $K(a_4/a_3) = 2,7$	Хищник-II

К сожалению, данные, приведенные в таблице 2.6, также неполные (в частности, отсутствуют измерения фитопланктона, зоопланктона и консументов I-го порядка), но и в этом варианте (хотя К для щуки и судака определен по отношению к раку) порядок средней величины К близок к 10.

\* ДДТ (дихлордифенилтрихлорэтан) — инсектицид, широко применявшийся во многих странах для борьбы с вредными насекомыми.

\*\* Данные получены сотрудниками Института экологии Волжского бассейна РАН в ходе исследований в 1993 г. (научные руководители — кандидат биологических наук Ю.М.Крылов и доктор биологических наук, профессор В.И.Попченко).

## 4.2. Демэкология. Динамика

Разделение экологии на аут-, дем- и синэкологию (экологию особей, популяций и сообществ) сегодня стало общепринятым. И если вопросы аутэкологии чаще всего «переадресовываются» блоку физиологических наук, то дем- и синэкология — это, собственно, и есть экология. И популяционный, и экосистемный подходы в экологии имеют достаточно развитые аппараты методов исследований и свои теоретические построения (рис. 2.7).

Можно считать, что теоретические популяционные исследования ведут свою историю с работ Леонардо из Пизы, но лишь вторая четверть XX века справедливо может быть названа «золотым веком» теоретической экологии в рамках популяционного подхода [362; 55]. Имеется ряд работ, наиболее полно описывающих становление, и теоретические основы популяционной экологии [см., например: Нагрег, 324; 54].

**Популяция** (от лат. *populus* — народ, население) — *совокупность особей одного вида с общим генофондом, которая формируется в результате взаимодействия потока генов и условий внешней среды в пределах определенного пространства*. Генетическое единство популяции определяет ее основное положение как элементарной единицы эволюционного процесса. В экологии часто используется упрощенное (прагматическое) понятие **локальной популяции**, а именно: *совокупность особей одного вида на определенной экологически однородной территории*. А.М.Гиляров [54, с. 38] дает такое «рабочее» определение: **популяция** — *любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида*. Ближким к этому является понятие **ценопопуляция** (оно было предложено в 1961 г. В.В.Петровским) — *совокупность особей вида в пределах сообщества* (чаще используется в фитоценологии). Если рассматриваемое сообщество велико, то ценопопуляция может состоять из нескольких популяций; если наблюдается мелкоконтурность сообщества, то популяция может состоять из нескольких ценопопуляций (иными словами, эти понятия не являются синонимами, так как в основе их дефиниции лежат различные критерии). В экологии животных используют понятие **микроропуляция**, «...под которым понимаются временные поселения животных, являющиеся элементом структуры популяции» [272, с. 15].



Рис. 2.7. Демэкология (динамика)

Попытки объединить в одном определении понятия «популяция» различные стороны этого весьма широкого и удобного понятия предпринимались неоднократно (популяция элементарная, экологическая, географическая, агроценотическая, замкнутая и т.д.). Эти определения при всей их правомочности чрезвычайно широки, и наиболее существенными и конструктивными их параметрами следует признать примат генетической и экологической «составляющих». Однако такое положение оправдано, и нет смысла пытаться дать какое-то исчерпывающее определение достаточно богатому по содержанию понятию (точное определение ограничивает рамки его применимости). В этом случае можно использовать ряд фрагментарных определений [252], касающихся лишь некоторых отдельных сторон того или иного понятия. Именно таковым является следующее определение [см., например: 230]:

*Популяция — это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему, как целое реагирующая на действия различных факторов внешней среды и формирующая собственное экологическое пространство (экологическую нишу).*

В этом определении можно выделить 6 основных критериев:

- общность эволюционной судьбы;
- способность к неопределенно долгому (в эволюционном масштабе времени) существованию;
- наличие занимаемой территории (ареала);
- формирование генетической системы, характеризуемой свободным, основанным на случайном, равновероятном сочетании всех типов гамет, скрещиванием особей внутри популяции (панмиксия), значительно изолированной от других популяций;
- адаптивное реагирование на внешние воздействия как целого;
- наличие специфического экологического гиперпространства (экологической ниши).

Различают, кроме того, популяции **природные и полуприродные, лабораторные и хозяйственные**. Заметим, что границы между этими парами весьма условны.

Популяция, как и любая сложная система, характеризуется динамикой, структурой и системными (групповыми) свойствами-характеристиками.

**Плотность популяции** — число особей или биомасса популяции (реже используются другие показатели; например, содержание ДНК или РНК) в расчете на единицу площади или объема. Одно из основных затруднений при измерении и выражении плотности популяции возникает в связи с тем, что особи популяции размещены в пространстве неравномерно,

и потому различают *среднюю плотность* (параметр популяции на единицу всего пространства) и *экологическую плотность* (параметр популяции на единицу заселенного популяцией пространства). Так, по наблюдениям Д.Б.Гелашвили [47], в Туркмении осенью, когда начинают спускаться воды в арыках, орошающих хлопковые поля, обитающие в этих арыках рыбы начинают скапливаться в глубоких местах, и после осушения арыка их можно собирать руками в ямах на дне.

*Рождаемость* — рост числа новых особей популяции за счет размножения, среднее число потомков (на сотню, тысячу или другое число размножающихся особей), появляющихся в единицу времени. *Максимальная рождаемость* (абсолютная или физиологическая) — образование теоретически максимально возможного количества новых особей в идеальных условиях; *экологическая рождаемость* (реализованная) — рождаемость при фактических или специфических условиях среды. *Удельная рождаемость* — рождаемость, отнесенная к общему числу особей популяции в начальный момент времени.

*Смертность* — среднее число особей популяции, умерших или погибших (на сотню, тысячу или другое число особей всей популяции или ее части) в единицу времени. *Естественная смертность* — число умерших по обычным причинам; аналогично рождаемости различают также *минимальную, экологическую и удельную смертность*.

*Возрастной состав популяции* — соотношение в составе популяции особей разного возрастного состояния, что определяет ее способность к размножению как в данный момент, так и в прогнозируемом будущем. Ф.Боденхеймер [Bodenheimer, 294] выделил для животных три экологических возрастных группы: пререпродуктивную (молодые особи), репродуктивную (зрелые особи) и пострепродуктивную (старые особи). Для растений Т.А.Работнов и А.А.Уранов [187] определили четыре группы, взяв за основу разграничение жизненного цикла растений на четыре периода — латентный (период первичного покоя — семена, плоды, клубни, луковички и пр.), виргинильный (молодые особи), генеративный (зрелые) и сенильный (старые). В быстрорастущих и вездрающихся (инвазионных) популяциях преобладают молодые особи, в стабильных (нормальных) распределение по возрастным группам более равномерное, в популяциях с уменьшающейся численностью (регрессивных) больше старых особей.

*Виталитет* (синоним — жизнённость, от лат. vitalis — жизненный) — показатель жизненного состояния особи, обеспечивающий реализацию генетически обусловленной программы роста и развития. Ю.А.Злобин [90] различает виталитет на уровне особей, ценопопуляций и видов. *На уровне особей* виталитет определяется прежде всего биомассой (чем лучше развит организм, тем он крупнее; различают крупные, средние и



мелкие особи), продукционным процессом и степенью контроля особью окружающей среды (для растений — фитогенное поле, для животных — информационное). Существует прямая связь виталитета и плотности популяции (например, особи мари белой [*Chenopodium album*] из ценопопуляций с низкой и высокой плотностью могут различаться по фитомассе в 20 тысяч раз) [165]. **На уровне ценопопуляций** виталитет определяется соотношением особей разного типа: различают *процветающие* ценопопуляций (преобладают крупные и средние особи), *равновесные* (все группы представлены более или менее равномерно) и *депрессивные* (преобладают мелкие особи). **На уровне видов** виталитет оценивается с помощью шкал жизнестойкости (например, для растений такая шкала была предложена Ж.Браун-Бланке и И.Павийяром).

**Половая структура популяции** — соотношение полов в популяции.

**Устойчивость** — один из основных системных параметров, способность популяций противостоять возмущающим факторам среды в целях своего сохранения. Естественно, что не существует одного типа механизма управления устойчивостью популяций. Различают *надежность* (сохранение популяции за счет переменности ее особей), *устойчивость по Ляпунову* (отсутствие резких колебаний численности), *относительную стабильность*, или *устойчивость по Лагранжу* (относительное постоянство численности популяции); *упругость*, или *устойчивость по Холлину* (сохранение внутренних взаимосвязей популяции при возмущении ее состояния за счет изменения биомассы, возрастной структуры, динамики численности); *живучесть*, или *устойчивость по Флейшману* (способность активно противостоять вредным воздействиям среды); *иерархическую устойчивость по Свирежеву* (сохранение структуры популяции за счет стабилизирующего действия всего сообщества или экосистемы).

**Минимальная жизнеспособная популяция** — минимальный размер популяции, способной сохранять свое существование в меняющихся условиях среды, «...выживание популяции в состоянии, обеспечивающем сохранение ее жизненной силы и возможности эволюционного становления адаптаций» [243, с. 10]. Понятие «минимальная жизнеспособная популяция» предложил Р.Мак-Артур (MacArthur) в 1967 г., концепция минимального размера популяции рассматривается в следующем разделе.

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.7).

**Концепция устойчивости популяций** [227] — концепция, связанная со вторым началом термодинамики. Согласно этой концепции, любая естественная система (а популяция является естественной системой) с проходящим через нее потоком энергии развивается

в сторону устойчивого состояния при помощи саморегулирующихся механизмов (Р.Уиттекер называет их *буферными*). Способность самостоятельно достигнуть устойчивого состояния свойственна только живым системам. В случае кратковременного дестабилизирующего воздействия факторов среды на систему (популяцию) буферные механизмы обеспечивают возврат к устойчивому состоянию. Относительно стабильные популяции контролируются в основном зависимыми от плотности пределами увеличения популяции сверхдопустимой численности — на этом основан подход, который Г.А.Викторовым [41] был назван **регуляционизмом**.

Принципиально иной подход — **стохастизм**, базирующийся на другой гипотезе и считающий, что равновесный уровень численности — это артефакт усреднения за длительный срок. Популяции, не являющиеся относительно стабильными, могут достигать устойчивого состояния лишь благодаря факторам, которые определяют нижние границы их флуктуации. Более того, по мнению сторонников стохастизма, размещение популяций в пространстве и их динамика во времени ограничены одними и теми же факторами; сторонники регуляционизма считают, что размещение популяций обусловлено абиотическими факторами (не зависящими от плотности), а динамика — факторами биотическими (как правило, зависящими от плотности; [54]).

**Гипотеза Николсона** («эффект зависимости от плотности»): популяции представляют собой стабильные системы, способные благодаря компенсаторным механизмам противостоять лимитирующему действию факторов внешней среды; при этом контролирующие стабильность факторы управляются плотностью популяции. Эта гипотеза разрабатывалась австралийским энтомологом А.Николсоном [Nicholson, 344]. Определяемые плотностью воздействия либо уничтожают большую часть особей (увеличивают смертность) или уменьшают рождаемость в расчете на каждую особь при росте популяции, либо уничтожают меньшую долю особей или увеличивают рождаемость в условиях убывания плотности популяции. Многие популяции обладают специальными буферными механизмами (например, стадии покоя), которые снижают потери популяций в периоды неблагоприятных воздействий факторов среды. Такой подход называется **регуляционизмом**.

Примером могут служить работы Ф.Смита [Smith, 359], экспериментально подтвердившие прямую зависимость скорости роста популяции рачка *Daphnia magna* от ее плотности, а также аналогичные эксперименты А.Николсона [Nicholson, 345] над лабораторной популяцией падальной мухи (*Lucilia cuprina*). В последнем случае было доказано, что основная причина возникновения циклических колебаний численности при лимитировании пищей личинок — это периодический рост смертности, а при лимитировании пищей взрослых особей — периодическое снижение

рождаемости. Зависимой от плотности популяции смертности принадлежит важная роль в регуляции численности высокоразвитых организмов. Так, Д.Лэк [Lack, 332, 333] на примере большой синицы (*Parus major*) показал, что с ростом плотности ее популяции возрастает смертность молодых птиц в первый год их жизни (особенно в период после вылета из гнезда и до поздней осени) и что почти не снижается среднее число яиц в кладке этой птицы.

**Гипотеза равных затрат** Фишера — предположение об оптимальном значении соотношения полов 1:1. Гипотеза предложена Рональдом Фишером (Fischer) в 1930 г.

**Гипотеза дифференцированной специализации полов** Геодакяна: дифференциация полов происходит по двум основным направлениям эволюции: по направлениям изменения (мужской пол) и сохранения (женский пол). Чем больше в популяции женских особей, тем лучше сохраняется ее генотипическая структура; чем больше мужских особей, тем больше скорость или величина изменения этой структуры. Поскольку на разных этапах эволюции и в разных условиях среды требуется различная эволюционная пластичность популяции, то существует оптимальное соотношение полов (для групп половой зрелости), отличное от 1:1. Эти представления развивались В.А.Геодакяном [48, 49].

В качестве примеров укажем на увеличение в условиях стресса числа мужских особей в популяциях двудомных растений (у видов из родов *Salix*, *Populus*, *Juniperus*; [156]), а также на сложившееся (по-видимому, оптимальное) соотношение полов в системе «паразит — хозяин» (филометра — плотва; по данным Б.Е.Казакова [см.: 217]; табл. 2.7).

Таблица 2.7

Соотношение полов в популяции филометры (*Philometra rischta*) в разных группах плотвы

Объект		Соотношение полов (самцы / самки)	
<i>Озеро Левги (Карелия)</i>			
Генерация 1990 г.		2,2	1
Размножающаяся группа полов		1,5	1
Резервная группа полов		4,0	1
Генерация 1991 г.		2,9	1
Размножающаяся группа полов		2,4	1
Резервная группа полов		4,8	1
<i>Озеро Габи (Карелия)</i>			
Возрастная группа плотвы	4+, 5+	2,1	1
	6+, 7+	4,4	1
	8+, 9+	3,9	1

### **Гипотеза лимитирования численности популяций**

Андреварты — Бирча: численность естественных популяций лимитируется:

- коротким периодом, в течение которого скорость роста популяции  $r$  (см. *модели роста популяций*) сохраняет положительное значение;
- истощением или недоступностью пищевых ресурсов;
- условиями размножения (скорость роста численности популяции становится максимальной при оптимальном сочетании основных экологических факторов и отсутствии конкуренции между популяциями).

Гипотеза была предложена в 1954 г. австралийскими экологами Х.Андревартой и Л.Бирчем (Anderwartha, Birch). Она являет собой (как и следующая) пример *стохастизма* в интерпретации популяционной динамики.

**Гипотеза «распределения риска»** (англ. spreading of risk): численность любой популяции в природе поддерживается на определенном уровне (в определенных границах) постольку, поскольку риск гибели особей от каких-либо неблагоприятных факторов случайно «распределен» и в пространстве, и во времени. Гипотеза была предложена П.Буром [Boer, 295] и Я.Редингиусом [Reddingius, 353]. Важнейшее условие «распределения риска» — гетерогенность конкретных местообитаний.

**Гипотеза саморегуляции популяций:** любая популяция способна сама регулировать свою численность так, чтобы не подрывались возобновляемые ресурсы местообитания и не требовалось вмешательства каких-либо внешних факторов (например, хищников или неблагоприятной погоды). Одним из авторов этой гипотезы был английский эколог Д.Читти [Chitty, 298]; у нас в стране эти идеи пропагандировались С.С.Шварцем [272] и др.

Саморегуляция осуществляется через «механизмы стресса» (гормональные сдвиги под влиянием нервного возбуждения тормозят деятельность половых желез, изменяются другие физиолого-биохимические показатели), поведенческие реакции (защита территории при возрастании плотности популяции становится все более затруднительной, и вытесненные особи вынуждены мигрировать в менее благоприятные места, где возрастает их смертность; [277]), генетические механизмы регуляции (на примере пенсильванской полевки [*Microtus pennsylvanicus*]). Показано, что на пиках численности доминирует генотип с меньшей плодовитостью, а в периоды депрессий — с большей [Krebs et al., 331]. Формализация процессов саморегуляции популяций задается моделями с запаздыванием (см. об этом ниже).

**Гипотеза различных типов эколого-ценотических стратегий** (далее — ЭЦС) популяций: все популяции различаются по типам ЭЦС.

Понятия «типы поведения», «типы стратегий жизни» появились за рубежом в начале 1950-х гг., а у нас в стране их первым (применительно к растениям) использовал в 1970-х гг. Т.А.Работнов, много сделавший для разработки этого сложного вопроса. Впоследствии эти понятия были заменены понятием «эколого-ценотические стратегии» (далее — ЭЦС), предложенным Б.М.Миркиным [148] и отражающим как аутоэкологические особенности вида (популяции), так и положение этого вида в сообществе. Однако само разделение популяций (без использования понятия «стратегия») на разные типы по отношению к тому или иному фактору (или группе факторов) изучалось еще в конце прошлого столетия.

Так, по отношению к фактору «роль репродуктивного усилия в выживании» еще в 1884 г. Дж.Мак-Лиод (J. MacLeod) разделил все растения (вог оно — влияние марксизма!) на «пролетариев» (растения-малолетники, зимующие в виде семян) и «капиталистов» (растения, зимующие с капиталом органического вещества — клубнями, толстыми стеблями, корневищами и пр.) [см. об этом: 153]. В 1967 г. Р.Мак-Артур (MacArthur) и Е.Уилсон (Wilson) фактически переоткрыли типы стратегий Дж.Мак-Лиода и по коэффициентам «г» и «К» логистического роста численности популяции (см. ниже) выделили популяции, соответственно, со стратегиями «г-отбора» (увеличение скорости роста популяции при малой ее плотности, эволюция организмов в направлении увеличения затрат на размножение) и «К-отбора» (повышение выживаемости и предельной величины плотности в условиях стабилизовавшейся численности при сильном отрицательном воздействии — конкуренции, хищничестве и пр.; поддержание жизни взрослого организма) [см. об этом: 153]. Типы стратегий Мак-Артура — Уилсона получили широкое признание. Американский эколог и герпетолог Э.Пианка в книге «Эволюционная экология» [179], которая была переведена на русский язык в 1981 г., очень подробно рассмотрел г- и К-отборы, что позволило Б.М.Миркину назвать такой вариант поведения популяций *типам стратегий Мак-Лиода — Пианки*.

Естественно, что г- и К-отборы в «чистом виде» — это условность. Каждый из существующих организмов испытывал и испытывает сложную комбинацию г- и К-отбора (надо обладать и достаточно высокой плодовитостью, и достаточно высокой степенью выживаемости). Правда, на этом пути вступает в силу общесистемный принцип *несовместимости Заде* (см. раздел 2.5): физиологические и морфологические особенности организмов не позволяют им иметь и высокую плодовитость, и крупных, жизнеспособных потомков — «...между количеством и качеством потомков приходится выбирать» [54, с. 93].

Еще одна система типов ЭЦС была разработана в 1930-х гг. Л.Г.Раменским и в 1970-х гг. в других терминах сформулирована и подробно проанализирована английским экологом Дж.Граймом (Grime) (табл. 2.8).

Первичные типы стратегий Раменского — Грайма

Л.Г.Раменский		Дж.Грайм		Содержание
Название	Образ	Название	Обозначение	
Виолент (от лат. violent — неистовый, склонный к насилию)	«Лев», силовик	Конкурент	С-стратег	Виды, определяющие облик сообщества, способные к подавлению конкурентов при отсутствии нарушений и в благоприятных условиях.
Пациент (от лат. patiens — терпеливый)	«Верблюд», выносливец	Стресс-толерант	S-стратег	Виды, способные выживать в неблагоприятной среде при отсутствии конкуренции.
Эксплерент (от лат. explete — наполняющий, заполняющий)	«Шакал»	Рудерал	R-стратег	Быстро размножающиеся и быстро расселяющиеся виды в условиях сильных нарушений местообитаний.

В отличие от системы Мак-Лиода — Пианки эта система двумерна: типы стратегий отражают отношения популяций к факторам «благоприятность условий местообитаний» и «нарушение» (см. так называемый «треугольник Грайма»; рис. 2.8).

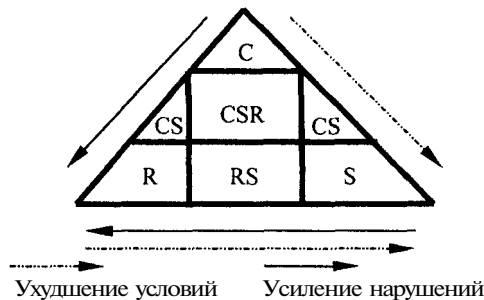


Рис. 2.8. Треугольник Грайма

Несколько видоизменив систему Раменского — Грайма, Б.М.Миркин [148] «укрупнил» некоторые вторичные (смешанные, переходные) типы стратегий и предложил следующую систему **синтетических типов стратегий**: виоленты (**K**), пациенты экотопические (**S**; популяции, испытывающие постоянный абиотический стресс) и биоцено- тические (**S<sub>K</sub>**; популяции в условиях постоянного биоцено- тического стресса), эксплеренты типичные (**R**; слабая конкурентная способность, высокая продуктивность, «бродячий» образ жизни) и ложные (**R<sub>K</sub>**; то же, что и типичные эксплеренты, но постоянные члены сообщества). Сравнительная характеристика типов ЭЦС представлена в таблице 2.9.

Таблица 2.9

Сравнительная характеристика типов ЭЦС

Признак	Типы стратегий				
	<b>K</b>	<b>S</b>	<b>SK</b>	<b>R</b>	<b>RK</b>
Абиотические условия среды	благо- приятные	неблаго- приятные	неблаго- приятные	благо- приятные	благо- приятные
Нарушения	нет	нет	нет	есть	есть
Уровень взаимоотно- шений	высокий	низкий	высокий	высокий	высокий
Способ регуляции плотности популяции	зависи- мость от смертности	зависимость от абиоти- ческого стресса	зависи- мость от взаимоотно- шений	упругость популяции	упругость популяции
Возрастной спектр популяции	нормаль- ный	нормаль- ный	нормаль- ный	инвазион- ный	инвазион- ный*
Характер экологиче- ской ниши**	широкая, $N_R N_F$ , ДН выражена хорошо	узкая, $N_R N_F$ , ДН ниш не выражена	узкая, $N_R N_F$ , ДН выражена хорошо	широкая, $N_R N_F$ , ДН выражена слабо	широкая, $N_R N_F$ , ДН выражена слабо
Пример	Мертво- покровный буковый лес (род <i>Fagus</i> )	Растения пустынь	Клюква (род <i>Oxycoccus</i> ) на сфагновых болотах	Иван-чай (род. <i>Chamaenerion</i> )	Весенние эфемерои- ды в лесах

Примечание: \* — для растений ложноинвазионный спектр (высипка плотно- сти популяции за счет активизации банков семян и вегета- тивных зачатков);

\*\* — ширина и дифференциация ниш (ДН), реализованная ниша ( $N_R$ ) и фундаментальная ниша ( $N_F$ ); см. раздел 4.5.

**Принцип экспоненциального роста численности популяций в благоприятной и неограниченной стационарной среде** — один из основных экологических принципов динамики популяций. В.И.Вернадский называл этот процесс «давлением жизни». В природе экспоненциальный рост популяции практически никогда не наблюдается (если и происходит, то в течение очень непродолжительного времени, сменяясь спадом численности или выходом ее на некоторый стационарный уровень) — размер популяции всегда ограничен сверху. О возможности геометрического роста численности организмов упоминали Ж.Бюффон и К.Линней, расчеты Т.Мальтуса оказали большое влияние на Ч.Дарвина и А.Уоллеса при формировании *концепции естественного отбора*.

- Так, Чарльз Дарвин рассчитывал потенциал роста популяций разных организмов (по его оценкам, например, число потомков пары слонов — животных, размножающихся очень медленно,— через 750 лет должно было бы достигнуть 19 миллионов).

- Бактерия *Bacillus coli* делится каждые 20 минут; при такой скорости размножения достаточно 36 часов, чтобы этот одноклеточный организм покрыл весь земной шар сплошным слоем.

- А одна инфузория (*Paramecium caudatum*) могла бы за несколько дней произвести такое количество протоплазмы, которая по объему в 10 тысяч раз превысила бы объем земного шара [68, с. 223].

- Наконец, наибольшей интенсивностью размножения на Земле отличается, видимо, гриб дождевик гигантский — каждый его экземпляр способен давать по 7,5 миллиардов (!) спор; если все споры «пойдут в дело», то уже во втором поколении объем дождевиков в 800 раз превысит объем нашей планеты...

«Данный принцип используется в экологии прежде всего для того, чтобы охарактеризовать (причем количественно!) потенциальные возможности популяции к росту. Оценивая разность между той численностью, которая могла бы быть достигнута популяцией при сохранении в течение некоторого времени экспоненциального роста, и той, которая реально наблюдалась через это время, можно практически измерить интенсивность смертности (или эмиграции), а проанализировав информацию о динамике смертности, выявить и факторы, ограничивающие рост изучаемой популяции» [54, с. 77].

**Модель экспоненциального роста Мальтуса** — одна из первых моделей динамики роста популяций, предложенная Т.Мальтусом (Maltus) в 1798 г. Согласно этой модели, динамика численности или плотности популяции  $N(t)$  описывается уравнениями:

$$dN / dt = (B - D) \cdot N, N(t) = N_0 \cdot \exp(r \cdot t),$$

где  $B$  — коэффициент рождаемости;  $D$  — коэффициент смертности популяции (постоянные величины или в общем случае они могут зависеть



от времени  $t$ , численности или плотности популяции  $N$ ). Однако между величинами  $r = B - D$  (скорость роста популяции; подчеркнем, что для экспоненциального роста  $r = \text{const}$ ) и  $N$  очень часто наблюдается статистически достоверная обратная зависимость (интересно отметить, что *единственная популяция, у которой отмечена статистически достоверная положительная зависимость этих параметров, — это популяция Ч.Дарвина при создании теории эволюции видов; в фитоценологии эта модель используется, в частности, при описании скорости кругооборота числа видов в сообществе в ходе сукцессии, процесса накопления фитомассы древостоев (правда, как раз в этом случае и введена эмпирическая отрицательная зависимость  $r$  от  $t$ ; [131]), а также при описании возрастной структуры популяции дуба белого (*Quercus alba*) в спелом дубово-гикориевом лесу ( $r = -0,344$ ,  $N_0 = 100\%$  и  $dt = 50$  лет; [249, с. 14])).*

**Модель ограниченного роста популяции** в 1825 г. предложил Б.Гомпертц (Gomperz), введя в уравнение Мальтуса следующую зависимость для разницы между коэффициентами рождаемости и смертности:

$$r(N) = r \cdot \ln(N / K) / \ln K,$$

где  $K$  — предельное значение характеристики популяции, которое может быть достигнуто при ее росте ( $r = \text{const} > 0$ ).

**Модель логистического роста.** Эмпирические исследования роста целого ряда популяций показали, что «насыщение» (достижение порогового значения  $K$ ) происходит гораздо раньше, чем это следует из модели Гомпертца, и в 1835 г. бельгийским статистиком П.Ферхюльстом (Verhulst) была предложена модель (для роста народонаселения), переткрытая в 1920 г. американцами Р.Пирлом (Pearl) и Л.Ридом (Reed) и получившая наименование модели Ферхюльста — Пирла, — уравнение динамики численности или плотности популяции при условии ограниченного сверху роста:

$$r(N) = r \cdot (K - N)/K \text{ или } r(N) = (a - b \cdot N),$$

где  $a = r$ ,  $b = r / K > 0$  — параметры линейной зависимости  $r$  от  $N$  (рис. 2.9а, кривая 1). Тогда

$$dN/dt = (a - b \cdot N) \cdot N = rN \cdot (1 - N/K), \quad N(t) = \frac{K}{1 + (K/N_0 - 1) \cdot \exp(-r \cdot t)}.$$

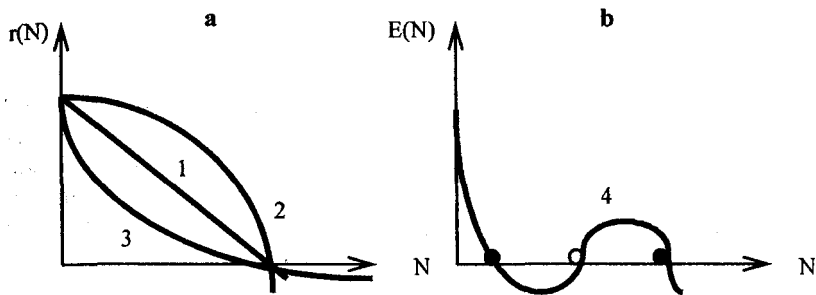


Рис. 2.9. Два типа зависимости коэффициента прироста от численности популяции (а — монотонная, б — немонотонная; темные точки — устойчивые состояния, светлая — неустойчивое)

Уравнение Ферхюльста — Пирла может быть записано и в более общем виде (не только линейная зависимость  $r$  от  $N$ ; рис. 2.9а, кривые 2 и 3):

$$r(N) = r \cdot [1 - \varphi(N)],$$

где  $\varphi(N)$  — зависимость интенсивности лимитирования от численности или плотности популяции. Убедительные примеры хорошего соответствия модели Ферхюльста — Пирла можно найти у Р.Уиттекера [249]). Логистическое уравнение с такой функцией  $\varphi(N)$  иногда называют *обобщенным уравнением роста* Ричардса (Richards) и используют для описания роста как отдельных организмов, так и популяций в целом.

*Уравнение роста с немонотонной кривой* Олли имеет еще более общий вид:

$$dN / dt = E(N) \cdot N,$$

где  $N(t)$  — плотность популяции;  $E(N)$  — немонотонная кривая типа Олли (рис. 2.9б, кривая 4), приводящая к возникновению двух и более устойчивых стационарных состояний. Это уравнение получило имя Уарда Олли (Allee), так как используется при формализации принципа агрегации особей (см. раздел 4.3).

Модель логистического роста лежит в основе формализации *закона ограниченного роста* Дарвина (Darwin): окружающая среда действует как лимитирующий фактор на биоценотический потенциал популяции (прежде всего на потенциал размножения).

*Модель роста популяции* Лесли — описание динамики численности или плотности популяции с учетом возрастной структуры; в простейшем случае — это матричный аналог модели Мальтуса. В качестве примеров использования в фитоценологии предложенной в 1945 г. П.Лесли (Leslie) модели укажем на описание возрастной структуры сосны

{*Pinus sylvestris*) в Шотландии [Usher, 366, 367] и на применение модели Лесли для описания возрастной структуры ценопопуляции овсеца Шелля (*Helictotrichon schellianum*; [204]).

Эта модель лежит в основе формализации **закона стабильности возрастной структуры** Лотки (Lotka): любая природная популяция стремится к установлению стационарного состояния возрастной структуры (т.е. для популяции существует некоторый стабильный тип распределения организмов по возрастам, и реальное их состояние колеблется вблизи этого распределения, возвращаясь к нему в тех случаях, когда происходят незначительные его нарушения вследствие посторонних воздействий).

**Модели с запаздыванием** — класс аналитических моделей, учитывающих наблюдающееся практически в каждой популяции запаздывание реакции организмов (рост смертности или замедление размножения) на изменения факторов окружающей среды и на физиологически детерминированное (прежде всего для популяций животных) запаздывание в воспроизводстве потомства (после достижения репродуктивного возраста). Теоретические исследования моделей с запаздыванием позволяют определить условия возникновения колебательных режимов.

### 4.3. Демэкология. Структура

«Под экологической структурой популяции понимают определенное соотношение возрастных групп, определенное соотношение полов, сочетание оседлых животных с животными-мигрантами, наличие семейных, стадных и т.п. группировок. Чем сложнее структура популяции, тем выше ее приспособительные возможности... Единство приспособительных реакций популяций осуществляется с помощью сложной системы сигнализации и связи, информирующей отдельных особей о состоянии популяции в целом. Эта система информации основана на экологических и физиологических реакциях животных на внешние стимулы самой различной природы (химические, изменение внешней среды, изменение частоты и степени внутривидовых контактов, звуковые и зрительные сигналы и т.п.). Совокупность этих реакций спаивает особей популяции в *единую функционирующую систему, обеспечивающую поддержание численности вида в разнообразной среде обитания* (курсив автора— Г.Р., Ф.Р.)» [272, с. 14—15]. Схема теоретических конструкций этой концепции представлена на рис. 2.10.

Одна из основных задач структурной организации популяций — это описание механизмов формирования агрегаций особей. Здесь следует привести в качестве примера теоретического осмысления агрегации особей дискуссию между В.Н.Сукачевым и Т.Д.Лысенко 40—50-х гг. прошлого века, в ходе которой каждый приводил свои аргументы и давал свое толкование наблюдавшимся в природе феноменам.

Наконец, отметим, что большое число примеров возникновения мозаичности (агрегированности особей и неоднородностей горизонтального сложения растительных сообществ) приводится Дж.Харпером [Harper, 324] и Т.А.Работновым [185, с. 161—166]. Назовем и одно из последних теоретических построений — «модель карусели», предложенную в 1991 г. Э.Ван-дер-Маарелем (Maarel van der) и подробно рассмотренную в обзорах Б.М.Миркина и Л.Г.Наумовой [151, 153]. Суть этой модели сводится к мелкомасштабным циклическим изменениям состава растительных сообществ в «ценомолекулах», что обеспечивает стабильность видового состава всего сообщества. При этом по характеру поведения видов в «карусели» различают устойчивые «виды-наседки» (англ. sitter), «партизаны» (англ. guerilla) с малым радиусом «нападения» на окружающее «ценомолекулу» сообщество (например, *Hypericum maculatum*), виды, способные перемещаться на значительное расстояние (*Achillea millefolium*, *Poa pratensis*), и «виды гибкие» (англ. phalanx; *Nardus stricta*, *Festuca rubra* и др.).

В этой классификации заложены представления, высказанные еще в 1929 г. Дж.Уивером и Ф.Клементсом, об обратной зависимости способности к агрегации у растений от подвижности стадий расселения (семян, спор и т.д.). При этом, как замечают Б.М.Миркин и Л.Г.Наумова [151, с. 17]: «... "карусели" могут вызываться разными причинами — особенностями разрастания доминанта (как в случае с папоротником-орляком), изменением содержания азота в почве (как в "карусели" Теркингтона), лесовозобновительным процессом или целым комплексом причин, которые столь сложно взаимодействуют, что делают причины процесса "карусели" неинтерпретируемыми, особенно в травяных сообществах». К этим причинам можно добавить влияние суточных и сезонных изменений погодных условий, особенности процессов размножения, локальные различия в местообитаниях и др.

Безусловно, вскрыть все многообразие причин (многие из которых стохастичны), воздействующих на формирование сообщества, нельзя (соотношение объяснительных и прогнозирующих функций теории). Однако путем упрощения можно выделить для теоретического анализа отдельные факторы, оказывающие основное влияние на формирование структуры растительных сообществ и популяций. Один из таких механизмов, объясняющий процесс формирования агрегации особей через эффект зависимости от плотности, был предложен в 1931 г. американским зоологом У.Олли (Allee). Только оторванность отечественной науки от «буржуазной» в тот период не позволила в дискуссии между В.Н.Сукачевым и Т.Д.Лысенко использовать этот механизм. Сегодня можно констатировать, что при всей абсурдности аргументации сам принцип гнездовой посадки леса Лысенко не противоречил *принципу Олли*.

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.10).

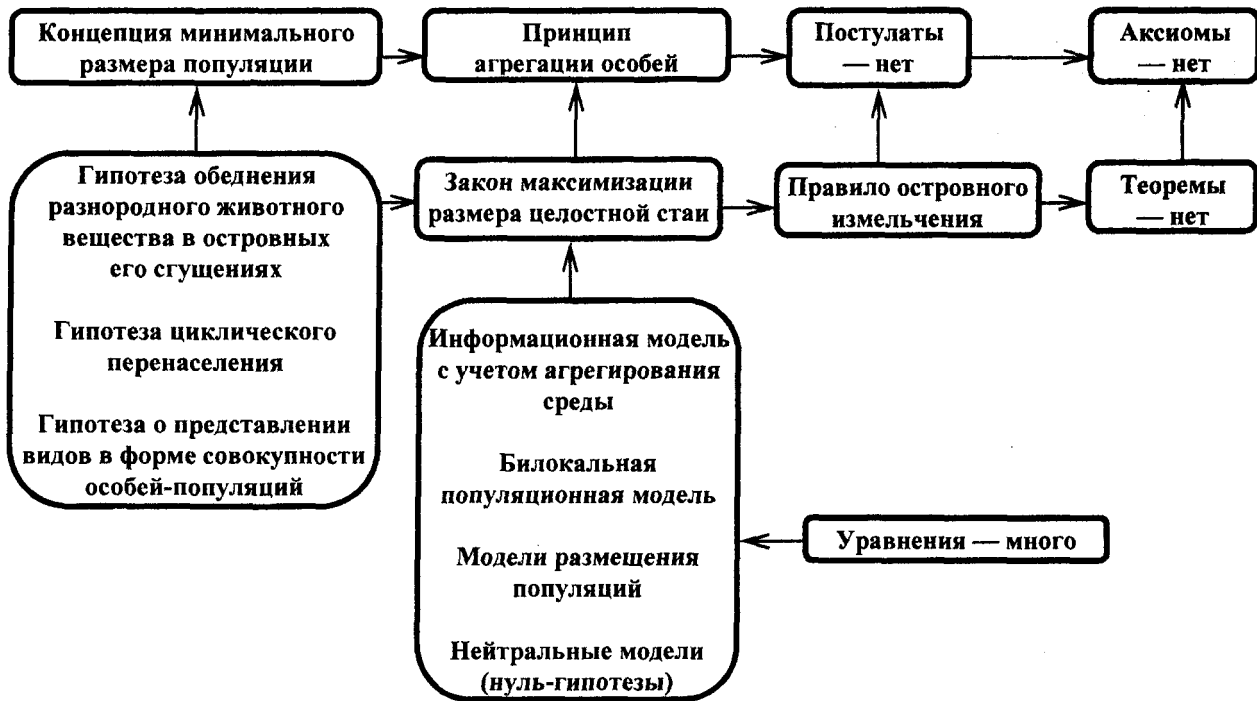


Рис. 2.10. Демэкология (структура)

**Концепция минимального размера популяции** состоит в том, что каждому виду свойственен специфический для него минимальный размер популяции, нарушение которого ставит под угрозу существование популяции, а иногда и вида в целом. Теоретическим вопросам оценки размера **минимальной жизнеспособной популяции** (далее — МЖП) посвящен сборник работ «Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты», переведенный на русский язык в 1989 г. Редактор этого сборника М.Сулей [243, с. 15] подчеркивает, что «...никакого единого общеприменимого значения или "волшебного числа" не существует. Каждый отдельный случай неповторим, но этого мало: численность, плотность МЖП и размещение их в пространстве предопределяются приемлемым уровнем риска». Кроме того, решая проблему МЖП, приходится учитывать проблемы масштаба и размерности (ареалы видов и структурную неоднородность популяций), естественную скорость замены субпопуляций (например, скорость замены мамонтовых деревьев рода *Sequoia* так мала, что эти субпопуляции переживают целые геологические эпохи), непостоянство условий окружающей среды, генетическую изменчивость, наследственность, катастрофы и пр. Н.Ф.Реймерс [197], например, указывает, что минимально эффективной популяцией крупных животных принято считать популяцию из 1 000 особей, что обеспечивает сохранение 99% генетического разнообразия после 20 генераций.

Оценку на «жизнеспособность» популяций М.Сулей [243] рекомендует осуществлять для следующих категорий видов:

- виды, представители которых создают условия, необходимые для жизнедеятельности организмов ряда других видов;
- виды-мутуалисты, представители которых своей жизнедеятельностью повышают жизнестойкость (например, способствуют расселению или воспроизводству) других видов;
- хищники или паразиты, которые регулируют численность популяций других видов и отсутствие которых ведет к падению видового разнообразия;
- виды, представители которых с точки зрения человека обладают духовной, эстетической, рекреационной или хозяйственной ценностью;
- редкие или оказавшиеся под угрозой исчезновения виды.

Данные категории видов основаны на житейском постулате «разнообразие — всегда во благо». При этом первые три являются сугубо *экологическими*, четвертая категория является элементом *рационального природопользования*, а пятая исходит прежде всего из норм этики и представлений о самостоятельной, изначально присущей видам ценности (*социальная категория*). В таком разделении легко просматривается

схема «блока» экологических наук, представленная на рис. 1.1 настоящего пособия.

**Гипотеза обеднения разнородного животного вещества в островных его сгущениях** Хильми: экосистема, «работающая» в среде с более низким уровнем организации, обречена на гибель или смену; «...постепенно теряя свою структуру, система через некоторое время растворится в окружающей... среде» [264, с. 272].

**Гипотеза циклического перенаселения:** в определенных (особо благоприятных) условиях популяции оказываются в состоянии перенаселения, т.е. их численность выходит за пределы, определяемые емкостью среды; причем такие «прорывы» некоторых популяций происходят через регулярные промежутки времени. Примером могут служить вспышки численности саранчи (*Chortoicetes terminifera*) в сухих злаковниках Южной Австралии (каждые 30—40 лет; первая вспышка зарегистрирована в 1845 г.). На востоке Австралии нашествия саранчи еще более часты — здесь антропогенная деятельность человека (особенно выпас овец) создает условия, где сочетание почвы и растительности благоприятствует размножению и росту популяции саранчи, что отмечал в 1957 г. Б.П.Уваров. В Альпах у листовичной листовертки (*Zeiraphera griseana*) цикл роста численности популяции (до 10 тысяч раз) наблюдается раз в 10 лет [Baltensweiler, 293]. Максимум численности клеста (*Loxia curvirostra*) наблюдается в Финляндии приблизительно раз в 3 года и совпадает с урожаем еловых шишек, семенами которых этот вид питается.

Еще одним примером могут служить циклические сукцессии. Так, у берегов Перу наблюдается трансгрессия теплых вод к югу, известная под названием «Ниньо». При этом теплые воды вытесняют с поверхности холодные раз в 7 лет [68], температура воды повышается в среднем на 5°C, изменяется соленость, происходит «по цепочке» гибель планктона, рыб, морских птиц (особенно бакланов), что приводит к циклическим сукцессионным изменениям.

**Гипотеза Четверикова о представлении видов в форме совокупности особей-популяций:** все виды живых организмов в природе представлены не отдельными особями, а в форме совокупностей числа (иногда очень большого) особей-популяций. Это положение было высказано С.С.Четвериковым в 1903 г.

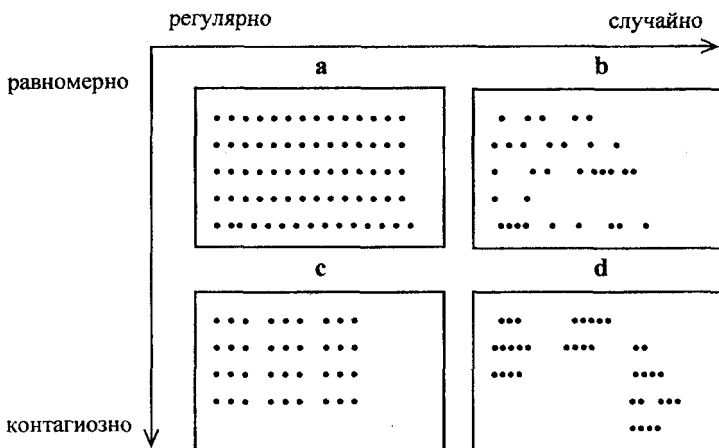


Рис. 2.11. Характер размещения особей в пространстве

В большинстве пособий по экологии и фитоценологии обсуждаются лишь три типа размещения особей в пространстве: *равномерное* (а), *случайное* (b) и *групповое* или *агрегированное* (d). Более полной представляется классификация, показанная на рис. 2.11. Эта классификация основана на двух альтернативных критериях: *стохастичность* — *детерминированность* и *равномерность* — *неравномерность* [155; 249]. Согласно этой классификации, выделяются следующие типы размещения особей в пространстве:

- *детерминированное равномерное* (а; регулярное — распределение достаточно высоких деревьев в лесу, кроны которых образуют часть общего полога; искусственные лесопосадки);
- *стохастическое равномерное* (b; случайное — распределение моллюска *Mulinia lateralis* в илистых наносах приливной зоны; [Jackson, 327]);
- *детерминированное неравномерное* (с; ложноконтагиозное — «гнездовые посадки леса»);
- *стохастическое неравномерное* (d; контагиозное — распределение лабазника обыкновенного [*Filipendula vulgaris*] на остепненных лугах Южного Урала; 154].

Установление типа размещения, степени агрегированности, размеров и продолжительности сохранения групп организмов (особей-популяций по Четверикову) необходимо для понимания природы популяции и для более точного измерения ее плотности.

**Принцип агрегации особей** Олли: скопление особей популяции, с одной стороны, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, с другой — приводит к повышению



способности группы в целом к выживанию. Таким образом, «перенаселенность» (так же, как и «недонаселенность») может выступать в качестве лимитирующего фактора. Так, группа растений способна более эффективно противостоять ветру или уменьшать потери воды, чем отдельные особи, а с другой стороны, в группе усиливается конкуренция за свет и за элементы минерального питания [176]. Принцип сформулирован американским экологом Уардом Олли (Allee) в 1931 г.

Лучше всего положительное влияние на выживание объединения в группу сказывается на животных: стаи рыб (выдерживание более высоких токсических нагрузок, большая эффективность в поисках агрегированной пищи), колониальные птицы (неспособность размножаться при уменьшении колонии птиц ниже некоторой границы), общественные насекомые (рой пчел способен выдерживать температуры, от которых отдельные особи погибли бы) и т.д. Принцип Олли постулирует «...начала общественной организации, в разной степени развитой у животных и достигающей кульминации у человека (что, как мы очень надеемся, важно для выживания!)» [175, с. 270]. С этих позиций «городская агрегация» (с учетом, конечно, специфических особенностей биологического и социального уровней организации) благоприятна для человека только до определенных размеров города, что ставит на повестку дня вопрос об определении оптимальной величины городского поселения (в зависимости от величины природно-ресурсного потенциала территории и возможной антропогенной нагрузки на нее — примером могут служить комплексные исследования эколого-экономической системы г.Тольятти; [213]).

**Закон максимизации размера целостной стаи Флейшмана** — следствие из математических формализмов **информационной модели с учетом агрегирования среды**. Построенная для оптимизационного описания стайного поведения рыб (ясно, что в условиях агрегированности пищи-среды очень «маленькая стая» не сможет эффективно ее обнаружить, а очень «большая стая» не сможет прокормиться; таким образом, должен существовать оптимум по размеру стаи в зависимости от характеристик агрегированности пищи и «информационной обеспеченности» рыб), эта модель позволяет интерпретации и более общего экологического плана (например, для популяции растений). В основе модели Б.С.Флейшмана [256, с. 276—288], разработанной в 1977 г., лежат следующие гипотезы:

- система (**m**-стая или популяция растений) состоит из **m** элементов (**m** особей);
- элементы **m**-системы находятся во взаимоотношениях друг с другом и под воздействием факторов среды;
- среда (**B**), в которой функционирует эта **m**-система, имеет размерность  $\alpha$  ( $\alpha$ -мерная экологическая ниша или  $\alpha$ -мерное пространство ресурсов) и состоит из двух «частей»: полезной **B<sub>1</sub>** и вредной **B<sub>2</sub>** для

**m**-системы (по-видимому, подобное разделение экологической ниши для популяции и рыб, и растений вполне приемлемо);

- интенсивность сигнала-воздействия **E(x)** с ростом расстояния **x** от источника затухает (по экспоненте или по показательному закону), а вероятность обнаружения сигнала-воздействия не зависит (при  $x \rightarrow x_0$ ) от вида зависимости **E(x)**;

- задается «потенциальный рацион» особи, который представляет собой показатель доступности ресурса, отражает внутривидовую конкуренцию и лимитирующее влияние процесса расселения;

- наконец, рассматривается два режима поиска пищи:

- 1) «зрчий облов» ( $\mathbf{1} < \mathbf{r}_m$ ),

- 2) «слепой рыск» ( $\mathbf{1} > \mathbf{r}_m$ ).

Эти гипотезы позволяют оценить размер **m**-системы при оптимизации ряда ее параметров: максимизация вероятности целостности **m**-системы, минимаксная защита от губительных воздействий среды (взаимодействие «хищник — **m**-система»), оптимизация потребления **m**-системой агрегированных в среде ресурсов.

**Билокальная популяционная модель** «эффекта Олли» — модель конкуренции с учетом диффузионного обмена между двумя идентичными по своим экологическим характеристикам местообитаниями [77] дает объяснение феномена агрегации по Олли.

Выше (см. раздел 4.2; рис. 2.9б) уже анализировалось уравнение роста с немонотонной кривой Олли. Именно это уравнение было использовано Ю.А.Домбровским и Г.С.Маркманом для создания биллокальной популяционной модели «эффекта Олли». Модель описывает некоторые качественные закономерности распределения и пространственной структурированности (агрегированности) популяций в предположении, что перемещение особей в пространстве подчиняется простейшему диффузионному закону:

$$dN/dt = N \cdot r \cdot (N - L) \cdot (K - N) + D \cdot \frac{d^2 N}{d^2 t},$$

где **L** — нижняя критическая численность популяции; **K** — емкость среды; **D** — коэффициент диффузии, определяемый подвижностью особей (например, в рамках модели «карусели» Э.Ван-дер-Маареля). В этой формулировке ограниченное, устойчивое, пространственно неоднородное решение данного уравнения носит название «диссипативной структуры» [181] — состояние, обладающее пространственной и временной упорядоченностью, в организации которой принимает активное участие процесс диффузии. Заметим, что Ю.М.Свирижев [226], сохраняя в экологии понятие «диссипативная структура», хорошо известное в химии, теории морфогенеза, неравновесной термодинамике, считает, что более правильно было бы их называть пространственно неоднородными стационарными структурами.

Проведенный анализ [77; 226] показал, что при малом коэффициенте диффузии **D** в вольтерровской модели существуют две точки устойчивого равновесия, в одной из которых плотность особей стремится к насыщению, а в другой происходит вымирание. С ростом коэффициента **D** наблюдается выравнивание распределения, и диссипативная структура исчезает. В рамках модели «карусели» этот результат описывает пространственно-временное изменение «видов-партизан».

**Нейтральные модели (нуль-гипотезы)** — модели реальных сообществ, характеристики природных прототипов которых сознательно объединены случайным образом. Фактически рассмотренные выше модели размещения популяций являются частным случаем нейтральных моделей.

В монографии М.Бигона с соавторами [17] на многочисленных примерах продемонстрирована эффективность сравнения реальных сообществ с нейтральными моделями (общеизвестно, что статистически гораздо легче отвергнуть гипотезу об отсутствии того или иного эффекта, чем подтвердить его наличие). Если реальное сообщество, находящееся под воздействием некоторого фактора, не будет достоверно отличаться (в соответствии с некоторой мерой) от искусственно перегруппированного сообщества с нивелированием этого фактора, то гипотезу о влиянии этого фактора следует отвергнуть. Выбор нуль-гипотезы — дело творческое, на что аргументированно указывал еще в 1970 г. Н.В.Смирнов [232, с. 121]: «Выдвижение нуль-гипотезы предшествует непосредственной математической обработке... и предопределяет способ обработки».

«Применение нейтральных моделей полезно тем, что требует вдумчивого анализа данных и может уберечь от чересчур поспешных выводов. И все же этот подход никогда не заменит детального изучения экологии вида в природе или полевых экспериментов, направленных на выявление конкуренции путем повышения или сокращения обилия видов. *Нейтральные модели могут быть лишь одним из средств, используемых синэкологами* (курсив наш.— Г.Р., Ф.Р.)» [17, т. 2, с. 248].

**Правило островного измельчения:** особи млекопитающих видов животных, обитающих на островах, как правило, мельче таких же материковых особей, живущих в аналогичных условиях (данное правило имеет немало исключений). У птиц и рептилий, напротив, наблюдается «островной гигантизм».

#### 4.4. Демэкология. Взаимодействие популяций

Циклические изменения плотности популяции объясняются следующими причинами [175]: метеорологическими (см. раздел 4.1), взаимодействием популяций одного (конкуренция) и разных трофических уровней (хищник — жертва), случайными флуктуациями. Классификация

взаимодействий популяций двух видов (табл. 2.10) была предложена первоначально для социальных систем Э.Хэскелом (Haskell) в 1949 г. и адаптирована для экосистем в 1952 г. П.Беркхолдером (Burkholder).

Таблица 2. 10

### Классификация взаимодействий популяций двух видов

		ВидА		
		Биотическое воздействие на вид В		
		положительное (+)	нейтральное(0)	отрицательное (-)
Вид В	(+)	+ +	+ 0	+ -
	(0)	0 +	00	0 -
	(-)	- +	- 0	- -

Полный перебор всех возможных ситуаций позволяет выделить следующие типы основных взаимодействий:

- **конкуренция (интерференция)**, непосредственное взаимодействие (-, -) — прямое подавление обоих видов в добывании ресурсов;
- **конкуренция (эксплуатация)**, взаимодействие из-за ресурсов (-, -) — опосредованное подавление, возникающее тогда, когда проявляется недостаток в каком-либо факторе, используемом обоими видами;

До последнего времени попытки дать однозначное толкование (определение) понятия «конкуренция» не увенчались успехом — только относительно фитоценотической конкуренции можно указать различные точки зрения. Так, Дж.Грайм (Grime) рассматривает конкуренцию как способность захватывать ресурсы, Д.Тильман (Tilman) — как способность потреблять ресурсы в условиях их дефицита; КАКуркин — как борьбу за один ресурс (парциальная конкуренция) и за всю совокупность ресурсов (интегральная), отмечая, что усиление конкуренции за один вид ресурсов может ослабить конкуренцию за остальные виды; А.Г.Боголюбов — как процесс перераспределения популяциями разных видов (субъектов конкуренции) данного трофического ресурса (объекта конкуренции); Дж.Майнард Смит — как возможность каждого из видов оказывать подавляющее действие на рост другого вида; Т.А.Работнов под конкуренцией понимает недостаток ресурсов, необходимых для нормальной жизнедеятельности всех растений, входящих в состав фитоценоза. Добавим к этому определение конкуренции, данное еще в 1939 г. Ф.Клементсом и В.Шелфордом (Clements, Shelford), и определение Л.Бирча (Birch) 1957 г. Таким образом, более конструктивным представляется определение понятия «конкуренция» в каждом конкретном случае.

Термины «эксплуатация» и «интерференция» были предложены Т.Парком (Park) в 1954 г., но еще ранее В.С.Ивлев [94] различал «простую» и «осложненную» конкуренцию. Примером эксплуатации может служить конкуренция планктонных водорослей за биогенные элементы. Интерференция, как правило, наблюдается в природе в сочетании с эксплуатацией — из двух видов ряски (*Lemna polyrrhiza* и *L gibba*), хорошо растущих в чистых культурах (причем *L polyrrhiza* наращивает биомассу быстрее), в условиях конкуренции при смешанном культивировании побеждает медленно растущая *L gibba*.

- **амениализм (-, 0)** — одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния (подавление жизнедеятельности бактерий плесневыми грибами, продуцирующими антибиотики);

• **нейтрализм (0, 0)** — ни одна из популяций не оказывает на другую влияния (например, обитающие в одной экосистеме растительноядные и хищные насекомые, не связанные друг с другом отношениями конкуренции или питания; истинный нейтрализм в природе крайне редок (если вообще существует), так как неизбежно должен проявляться **первый из законов-афоризмов Б.Коммонера (B.Commoner) — все связано со всем (everything is connected to everything else);**

• **паразитизм (+, -)** — отношение между организмами, когда вид-паразит использует особей другого вида-хозяина (в качестве среды обитания [среда I-го порядка], посредника своих взаимоотношений с окружающей средой [среда II-го порядка] и источника пищи — за счет соков тела, тканей или переваренной пищи своего вида-хозяина) с нанесением этим особям вреда, но без умерщвления; различают **облигатных паразитов** (неспособных жить и/или размножаться вне хозяина; например, вирусы или кишечные паразиты — аскариды, солитеры и пр.) и **факультативных** (некоторые стадии своего развития способны осуществлять самостоятельно, без хозяина).

Паразитизм — сложное и универсальное биологическое явление, очень широко распространенное в живой природе и проявляющееся на разных уровнях организации живого — от биохимического и цитогенетического до экосистемного. По данным А.А.Шигина [см.: 217], только в глазах позвоночных животных на сегодня зарегистрировано более 100 видов (!) только гельминтов, причем более половины из них приходится на долю паразитов пресноводных рыб. К паразитам относится около 55 тыс. видов простейших, 7 тыс. видов членистоногих, 20 тыс. видов гельминтов: При тщательных паразитологических исследованиях на один вид хозяина приходится десятки видов паразитов, даже без учета вирусов и прокариот. Хорошим примером этому могут служить рыбы: для плотвы известно 119 видов паразитов, для леща — 114, для щуки — 74 и т.д. [285].

Подавляющее большинство прокариот слабо изучены на зараженность их вирусами, и только последние свободны от паразитов. К сожалению, именно они сплошь паразиты и большинство их видов еще не открыто.

Среди цветковых растений наиболее распространены полупаразиты — их почти в 4 раза больше, чем полных паразитов: известно 1904 вида полупаразитных растений, относящихся к 83 родам и 8 семействам. Особенно много их в семействах Ремнецветных (Loranthaceae) — около 1000 видов, Норичниковых (Scrophulariaceae) — около 500 видов и Санталовых (Santalaceae) — около 400 видов. Известно 518 видов цветковых растений — полных паразитов, относящихся к 52 родам и 9 семействам. Больше всего таких видов среди заразиховых — около 150 видов, баланофоровых — примерно 110 видов, повиликовых — 100 видов [185].

Велика функциональная группа грибов-паразитов, которые паразитируют как на надземных, так и на подземных органах растений. Интересна роль грибов-паразитов во взаимоотношениях между животными и растениями. Поражение некоторыми паразитными грибами растений снижает (или даже исключает) их поедание животными. Дж.Харпер [Harper, 324] описывает противоположную ситуацию: дикобраз предпочитает поедать деревья, пораженные корневым паразитным грибом *Leptarium*, так как их ветви становятся более богатыми сахарами и крахмалом.

Все это заставляет вслед за Л.Граффом и О.Линстовом (Graff, Linstov) прийти к выводу, что «...паразитизм явление столь же древнее, как сама жизнь на Земле» [65, с. 12].

• **хищничество (+, -)** — питание животными (с их поимкой и, как правило, умерщвлением; т.е. питание не падалью); популяция хищника обычно меньше, чем популяция жертвы; различают **хищников первого порядка** (нападают на «мирных» животных — травоядных, насекомых и др.; например, планктоноядные рыбы, божья коровка, большинство пауков, лисица и пр.) и **хищников второго порядка** (в качестве жертвы выступают более слабые хищники; например, щука — окунь).

Выше дано, если можно так сказать, традиционное определение хищничества. В качестве хищников рассматривают и животных, питающихся представителями близких систематических видов (групп): например, окунь, щука, судак — хищники, питающиеся другими рыбами, а карась и плотва не хищники, хотя и питаются некоторыми животными (беспозвоночными). К хищникам не относят насекомоядных позвоночных — амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, но к ним причисляют членистоногих, нападающих на других членистоногих, что делает такой вариант определения «хищничества» весьма условным. В качестве хищников проявляют себя и растения — насчитывается 367 таких видов, относящихся к пяти семействам: Пузырчатковых (195 видов), Росяноквых (97), Непентесовых (60), Саррацениевых (14) и Цефалотовых (1 вид). У нас в стране, по данным Т.А.Работнова [185], 18 видов насекомоядных растений. Помимо цветковых растений, хищничество распространено и среди грибов (некоторые виды питаются нематодами). И как не вспомнить здесь строки из поэмы «Храм Природы» [71, с. 25] Эразма Дарвина (деда Чарльза Дарвина):

*Свирепый волк с кормящую волчат  
Волчицею — гроза невинных стад;  
Орел, стремясь из-под небес стрелюю,  
Грозит голубке слабой смертью злою;  
Голубка ж, как овца, опять должна,  
Кормясь, губить ростки и семена;  
Охотнице-сове, среди ночи темной,  
Не жаль певца любви и неги томной,  
А соловей съедает светляка,  
Не посмотрев на прелесть огонька;  
Светляк же, ночи светоч оживленный,  
Всплывая вверх, цветок съедает сонный.  
Злой овод в теле лошади, быка,  
Оленя — поселяет червяка;  
Червь роется, грызет под теплой кожей  
И, выросши, на свет выходит Божий....*

*И даже улыбающейся Флоры  
Златая колесница — и она  
Свой светлый путь свершает  
через раздоры:  
И меж растений царствует война.  
Деревья, травы — вверх растут задорно,  
За свет и воздух борются упорно,  
А корни их, в земле неся свой труд,  
За почву и за влажность спор ведут...  
В воде, на суше, в воздухе — могила  
Всеобщая; кровь все собой покрыла!  
Вкруг стрелы смерти Голод разметал,  
И мир одной огромной бойней стал.*

• **комменсализм (+, 0)** — популяция комменсала получает пользу от объединения с популяцией хозяина, для которого это объединение безразлично (например, рыба-прилипала передвигается на большие расстояния, прикрепляясь спинным плавником-присоской к крупным рыбам; многочисленные мелкие морские организмы, получающие укрытие в раковинах, губках, норках червей и пр.);

• **протокооперация (+, +)** — взаимодействие друг с другом полезно для обеих популяций, но не является *облигатным* (промежуточный тип взаимодействия между комменсализмом и мутуализмом); Уард Олли [Алее, 292] показал, что такая взаимная польза возникает при объединении крабов и кишечнополостных (последние, прикрепляясь к спине крабов, маскируют и защищают их, в свою очередь «получая» от них остатки пищи и используя их как транспортное средство);

• **мутуализм (+, +)** — *облигатное взаимодействие*, полезное для обеих популяций; возникает чаще всего между организмами с сильно различающимися потребностями, так как в противном случае неизбежно должна возникнуть конкуренция или другие отрицательные взаимодействия за сходные ресурсы (например, азотфиксирующие бактерии и бобовые растения, животные и обитающие в их желудке и кишечнике микроорганизмы).

**Конкуренция может быть внутривидовой и межвидовой.** Принципиально внутривидовая и межвидовая конкуренции не различаются, хотя отмечается, что конкуренция между особями одного вида более «мягкая», чем между особями разных видов (возможны и исключения — например, злаки «смягчают» конкуренцию бобовых). Отметим также, что если популяция достаточно сильно дифференцирована по размеру особей, то внутривидовая конкуренция является асимметричной — более крупные особи будут в большей степени влиять на мелкие, чем наоборот; это можно рассматривать как вариант **внутривидового аменсализма**. Большой цикл экспериментальных работ по исследованию внутривидовой конкуренции провел в 30—50-х гг. XX в. В.Н.Сукачев.

Важный момент оценки взаимоотношений видов подчеркивает В.И.Василевич [34, с. 77]: «...не только общая плотность посева и соотношение численности видов, но и характер размещения растений по площади оказывает влияние на интенсивность конкурентных взаимоотношений между растениями. В результате возникает большое число возможных вариантов эксперимента, каждый из которых дает несколько иные показатели взаимоотношений одной и той же пары видов; если же учесть, что и экологические условия (удобрение, увлажнение и пр.) также оказывают влияние на напряженность конкурентных отношений между видами, то становится ясным, что каждая оценка взаимоотношений в отдельном варианте — весьма относительная характеристика». К аналогичному выводу относительно проблемы «минимальной жизнеспособной популяции» приходит и М.Гилпин.

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.12).

---

\* Термин «симбиоз» иногда употребляется как синоним мутуализма, иногда с включением в него понятий комменсализма и паразитизма. Учитывая, что *симбиоз* означает «совместная жизнь», Ю.Одум [1986] рекомендует использовать этот термин в широком смысле безотносительно к природе взаимосвязи.



Рис. 2.12. Взаимодействие популяций



## **Концепция (теория) естественного отбора Дарвина.**

В 1859 г. Чарльз Р. Дарвин (Darwin) опубликовал ставший классическим труд «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь» — выдающееся естественно-научное открытие XIX века. Сходные идеи высказывали многие ученые — В. Уэллс (1813 г.), П. Мэтью (1831 г.), Э. Блайт (1835 г.), А. Уоллес (1858 г.), но только Ч. Дарвин сумел синтезировать на основе многочисленных наблюдений стройную теорию. Естественный отбор, по Дарвину (выживание наиболее приспособленных и гибель наименее приспособленных генотипов под влиянием естественных условий среды, изменение частоты генетических признаков в результате избирательного выживания и размножения особей, наиболее приспособленных к данным условиям среды), обусловленный влиянием на организмы факторов окружающей среды, наряду с наследственной изменчивостью, является важнейшим движущим фактором эволюции.

Биологическая разнородность особей в популяции и ограниченность ресурсов жизнеобеспечения служат предпосылками борьбы за существование, в ходе которой и реализуется естественный отбор. Естественный отбор выступает в двух основных формах: **движущий естественный отбор** по Ч. Дарвину (при изменениях внешней среды предполагается сохранение только таких изменений, которые возникают и полезны организму при данных жизненных условиях) и **стабилизирующий отбор** по И. И. Шмальгаузену (при постоянных условиях среды, когда из популяций элиминируются сильно отклоняющиеся от среднего фенотипы, а также гены, вызывающие такие отклонения).

Отрицательные взаимодействия (паразитизм, хищничество, конкуренция, аменсализм) со временем становятся менее заметными при условии достаточно долгой стабильности и пространственной протяженности экосистемы за счет взаимного приспособления популяций. В качестве примера укажем на данные Д. Пайментела и Ф. Стоуна [Pimentel, Stone, 351] по адаптации гомеостаза системы «паразит — хозяин» (оса *Nasonia vitropennis* — домашняя муха *Musca domestica*): сильные колебания численности происходят в начальный момент создания системы «паразит — хозяин» (впервые посаженные вместе дикие особи), а амплитуда колебаний численности заметно уменьшается для популяций, взятых из колоний, где эти виды существовали на протяжении двух лет.

**Гипотеза абиотической регуляции численности популяции** «симметрична» гипотезе биоценотической регуляции численности популяции; ее различные проявления подробно были рассмотрены выше — в разделе 4.1.

**Гипотеза биоценотической регуляции численности популяции** Фридерикса: регуляция численности популяции

есть следствие совокупности всех взаимодействий абиотических и особенно биотических факторов на уровне экосистемы. Гипотеза была предложена в 1927 г. К.Фридериксом (Friedericks). Так, учитывая, что масса наземных растений велика и на нее приходится основная доля всего живого вещества в биосфере, Н.Хэйрстон с соавторами [Hairston et al., 320] предположили, что численность фитофагов лимитируется не нехваткой пищи, а механизмами, срабатывающими на более низком уровне плотности (например, прессом хищников или паразитов).

**Гипотеза поведенческой регуляции численности популяции** Кристиана — Дейвиса [73]: регуляция численности популяции млекопитающих есть следствие их социального поведения и объясняется эндокринными реакциями на увеличение ее плотности, проявляющимися в виде стресса или усиления агрессивности особей. Гипотеза была предложена в 1964 г. Дж.Кристианом (Christian) и Д.Дейвисом (Davis). Особенно наглядно проявляется эта гипотеза для хищников, так как они достаточно легко могут подорвать свои пищевые ресурсы, и регулирующим механизмом в этой ситуации выступают поведенческие реакции по ограничению плотности.

**Принцип внезапного усиления патогенности:** эпидемии, эпизоотии и эпифитотии вызываются следующими причинами:

- внезапным или быстрым вселением организма с потенциально высокой скоростью роста в экосистему, в которой механизмы регуляции численности этого нового вида отсутствуют или малоэффективны;
- резкими или очень сильными изменениями среды, приводящими к уменьшению энергии, необходимой для регуляции по принципу обратной связи;
- причинами, каким-либо иным образом нарушающими способность системы к саморегуляции.

Возникновения эпизоотий и эпифитотий во многих случаях обусловлены деятельностью человека, который сознательно (а чаще всего неумышленно) нарушает природное равновесие в экосистемах в слишком больших масштабах и катастрофически быстро, создавая отрицательные взаимодействия.

Классическим примером, иллюстрирующим этот принцип, является поражение американского каштана в районе Аппалачинских гор завезенным из Китая в 1904 г. паразитическим грибом *Endothia parasitica* (за 50 лет были уничтожены все крупные деревья).

**Принцип конкурентного исключения** Гаузе: два вида не могут существовать в одной и той же экологической нише, если их экологические потребности совпадают. Данный принцип был сформулирован и экспериментально доказан в 1934 г. Г.Ф.Гаузе на примере конкуренции двух видов инфузорий (*Paramecium aurelia* и *P. caudatum*).

В рамках вольтерровской модели конкуренции (см. об этом ниже) результат конкуренции определяется следующими соотношениями (*закон конкуренции Лотки — Вольтерра*):

- $a_{12} < K_1 / K_2, a_{21} > K_2 / K_1$ , выживает только вид  $i = 1$ ;
- $a_{12} > K_1 / K_2, a_{21} < K_2 / K_1$ , выживает только вид  $i = 2$ ;
- $a_{12} > K_1 / K_2, a_{21} > K_2 / K_1$ , выживает один или другой вид в зависимости от их начальных плотностей;
- $a_{12} < K_1 / K_2, a_{21} < K_2 / K_1$ , выживают оба вида.

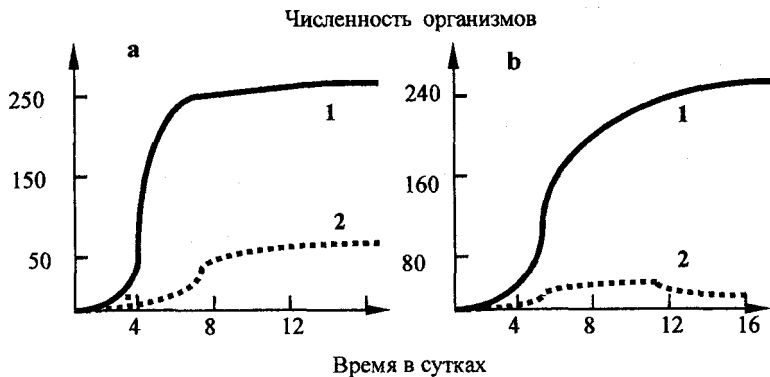
Первые три варианта и интерпретируются как *принцип конкурентного исключения Гаузе*; последний случай представляет особый интерес, так как оба вида выживают при равновесном существовании (в этом случае каждый вид ограничивает собственный рост в большей степени, чем рост популяции другого вида, т.е. внутривидовая конкуренция в данном случае имеет «преимущество» перед межвидовой).

В рамках математической теории трофической конкуренции [18] принцип конкурентного исключения Гаузе формулируется с указанием ряда специфических условий:

- виды конкурируют и только конкурируют друг с другом;
- виды не производят ингибиторов или стимуляторов своего роста и возобновления;
- удельные скорости роста и возобновления не зависят от плотностей популяций;
- удельные скорости элиминации (отмирания) популяций не зависят от плотности популяций;
- скорости поступления или возобновления ресурсов — постоянные положительные величины;
- все трофические ресурсы химически не взаимодействуют друг с другом;
- физические условия среды постоянны и не выходят за границы толерантных диапазонов конкурирующих видов.

При соблюдении этих условий принцип конкурентного исключения Гаузе формулируется следующим образом: *если скорости поступления ресурсов таковы, что рост и возобновление всех конкурирующих видов лимитируются единственным и общим для всех трофическим ресурсом, их длительное сосуществование невозможно, и из первоначального состава видов выживает не более одного.*

На рис. 2.13 приведены результаты классических экспериментов Г.Ф.Гаузе по подтверждению справедливости принципа конкурентного исключения (эти графики приведены практически во всех пособиях по экологии).



**Рис. 2.13.** Динамика популяций *Paramecium aurelia* (1) и *P. caudatum* (2) при изолированном (а) и смешанном культивировании (б)

**Принцип сосуществования** («парадокс Хатчинсона»): два вида могут сосуществовать в одной экологической нише, естественный отбор может благоприятствовать их сосуществованию, и они способны коэволюционировать в одном и том же направлении.

Н.С.Абросов и В.Г.Боголюбов [1] приводят множество моделей, описывающих разные механизмы обеспечения сосуществования конкурирующих популяций (ингибирующее действие метаболитов — аллелопатия, альтернативное действие субстратов и ингибиторов, временная и пространственная неоднородность субстрата и пр.), что дает этим ученым «...основание считать, что "парадокс" Хатчинсона отсутствует». Иными словами, то, что в рамках общей экологии воспринимается как некий «парадокс» (нарушение принципа Гаузе), на самом деле, особенно для растительных сообществ, является правилом. То есть, по-видимому, можно говорить о сосуществовании популяций не в идентичных, а в очень близких экологических нишах.

**Законы конкуренции** Лотки — Вольтерра (Lotka, Volterra) и **законы системы «хищник — жертва»** Вольтерра — следствия из математических формализмов (моделей, рассматриваемых ниже), описывающих взаимодействие популяций. **Модель конкуренции** Лотки — Вольтерра:

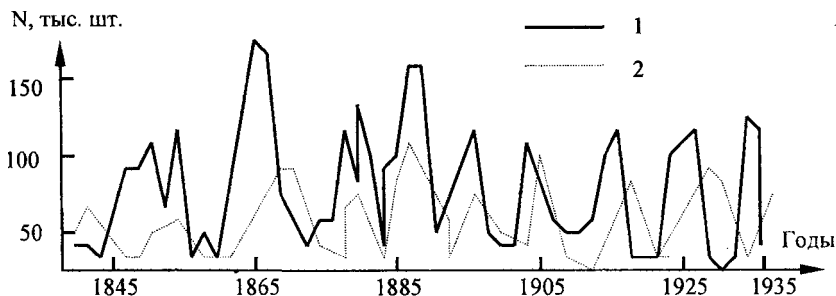
$$\begin{aligned} dN_1 / dt &= r_1 \cdot N_1 \cdot [(K_1 - N_1 - a_{12} \cdot N_2) / K_1], \\ dN_2 / dt &= r_2 \cdot N_2 \cdot [(K_2 - N_2 - a_{21} \cdot N_1) / K_2] \end{aligned}$$

и **модель системы «хищник — жертва»:**

$$\begin{aligned} dN_1 / dt &= N_1 \cdot (r_1 - b \cdot N_2) \\ dN_2 / dt &= N_2 \cdot (k \cdot b \cdot N_1 - m), \end{aligned}$$

где  $N_i(t)$  — плотность популяций  $i$  в момент времени  $t$  (в системе «хищник — жертва»  $i = 1$  — «жертва»,  $i = 2$  — «хищник»);  $r_i$  — скорость экспоненциального роста популяций;  $K_i$  — максимально допустимая плотность популяций (емкость экологической ниши);  $a_{ij}$  — коэффициенты конкуренции,  $m$  — коэффициент естественной смертности хищников;  $b$  — коэффициент хищничества;  $k < 1$  — доля энергии, содержащейся в биомассе жертвы, которую хищник расходует на воспроизводство.

Из учебника в учебник по экологии «перекочевывает» следующий пример классической системы «хищник — жертва»: циклические изменения численности зайца (*Lepus americanus*) и рыси (*Felis canadensis* / *Lynx lynx*) в Канадской Арктике, представленные по результатам статистики заготовок пушнины «Компанией Гудзонова залива» (данные за период с 1845 по 1935 гг.) (рис. 2.14).



**Рис. 2.14.** Циклические колебания популяций зайца (1) и рыси (2) по данным о числе заготовленных шкурок (N)

Подчеркнем фундаментальное различие между жертвой и хищником: «рысь бежит за своим ужином, а заяц — за своей жизнью». Именно по этой причине статистическое распределение контактов для жертвы — это распределение редких событий (такая встреча обычно означает гибель жертвы), а для хищников — распределение числа их контактов ближе к нормальному, что позволяет действовать им в более широких пространственно-временных границах.

Исследователям всегда представлялось интересным получить удовлетворительное (качественное и количественное) описание динамики этой системы «рыси — зайцы», однако такого рода попытки [см., например: Leigh, 335; Gilpin, 313; Gomatom, 314] дали «невероятно плохие» результаты, что нашло отражение даже в названии статьи М.Гилпина 1973 г.: «Едят ли зайцы рысей?» («Do hares eat lynx?») [313]. Попытки «усовершенствовать» модель Вольтерра, а также привлечение дополнительной информации (о солнечной активности, данных метеостанций «Moose

Factory» и «Fort Hope» в районе Гудзонова залива) позволили методами самоорганизации синтезировать достаточно приемлемую (по качеству прогноза) модель, очень отличающуюся от уравнений «типа Вольтерра» [25] — в этом наглядно проявляются принципы системологии и несводимость объяснения и предсказания в рамках одной модели сложной системы (см. разделы 2.5 и 2.6). Это не означает, что аналитическая модель системы «хищник — жертва» бесполезна в экологических исследованиях. Как отмечает Ю.М.Свирижев [225, с. 250], «...целью Вольтерра являлось не точное описание какой-либо конкретной ситуации (для этого обычно больше пригодны статистические регрессионные модели), а исследование общих свойств таких систем». **Качественные выводы, получаемые при исследовании подобных моделей, зачастую нетривиальны и могут служить основой построения теоретической экологии.**

**Закон конгруэнтного притяжения** Михайловского: «реализованные ниши конгруэнтных популяций (*соразмерных, соответствующих, совпадающих; представления о конгруэнтных популяциях развивал С.А.Северцов.— Г.Р., Ф.Р.*), разошедшиеся по одной или нескольким осям фазового пространства (*экологической ниши.— Г.Р., Ф.Р.*), характеризуются максимальным перекрытием своих проекций на все остальные оси, включая физическое пространство и время» [157, с. 47]. Система, взаимодействие в которой сводится лишь к отталкиванию (*принцип конкурентного исключения Гаузе*), не может быть устойчивой и обречена на гибель. Для ее стабилизации должны существовать и противоположные силы (*принцип сосуществования*). Далее Г.Е.Михайловский [157, с. 47] пишет: «Силы отталкивания между нишами, вытекающие из закона Гаузе, являются силами "близкодействия", возникающими при непосредственном контакте, в то время как силы притяжения, вытекающие из закона конгруэнтного притяжения, есть силы "дальнодействия", действующие в фазовом пространстве на расстоянии, а сочетание тех и других и определяет базовую структуру надпопуляционной системы. При этом конкурентные силы отталкивания между реализованными нишами проявляют себя обычно внутри каждого трофического уровня ("горизонтальные" связи биоценоза), а конгруэнтные силы притяжения устанавливаются, как правило, между представителями различных трофических уровней ("вертикальные" связи). Таким образом, если конкурентные отношения есть следствие борьбы за общий ресурс, то отношения конгруэнтные представляют собой своеобразную эстафету ресурсов, когда продукт одного из конгруэнтных партнеров является ресурсом для другого».

**Обобщенная модель Колмогорова** — модель системы «хищник — жертва»:

$$dN_1 / dt = a(N_1) \cdot N_1 - V(N_1) \cdot N_2,$$

$$dN_2 / dt = K(N_1) \cdot N_2,$$

где  $a(N_1)$  — функция естественного прироста жертвы;  $V(N_1)$  — трофическая функция хищника;  $K(N_1)$  — коэффициент естественного прироста хищника. Когда  $a(N_1) = r$ ,  $K(N_1) = k \cdot b \cdot N_1 - m$ ,  $V(N_1) = b \cdot N_1$ , получаем классическое уравнение Вольтерра. Модель была предложена А.Н.Колмогоровым в 1936 г. Для ее анализа А.Н.Колмогоровым были сделаны некоторые качественные предположения о характере функций  $a$ ,  $V$  и  $K$ , что позволило ему, в частности, отметить, что в модели Вольтерра при  $a(N_1) = r$ , нарушается требование отрицательности  $a(N_1)$  при больших  $N_1$ .

**Модель сообщества с горизонтальной структурой** — модель динамики экосистемы, состоящей из  $p$  видов, расположенных на одном трофическом уровне и конкурирующих за один или несколько ресурсов (такая система называется *сообществом с горизонтальной структурой*), описывается системой вольтерровских уравнений с симметричной матрицей конкуренции (иногда эту матрицу называют *матрицей сообщества*; [Levins, 336]). Матричный анализ системы  $p$  конкурирующих видов позволяет определить соотношение коэффициентов модели, при которых возможно устойчивое сосуществование  $p$  видов.

**Методы (модели) статистического анализа взаимоотношений популяций** — достаточно подробный обзор количественных методов (прежде всего статистических) оценки взаимоотношений ценопопуляций растений в фитоценозах провел В.И.Василевич [34]. Среди методов, которые он рассмотрел, — дисперсионный анализ на основе мер различия между площадками, метод парциальных сопряженностей, анализ фитогенных полей, изменение растительности с увеличением расстояния от «центрального» вида сообщества (характер изменения задается кривой «с насыщением» — экспоненциального или логистического вида; метод оценки конкурентных отношений с использованием индекса К.Макгилчриста (С.МсGilchrist), предложенного в 1965 г. и оценивающего *конкурентное преимущество* вида  $i$  над  $j$  по среднему весу:

$$\gamma_{ij} = 1/2 \cdot [(a_{ij} - a_{ii}) + (a_{jj} - a_{ji})],$$

где  $a_{ii}$  — средний вес растения вида  $i$  в чистом посеве;  $a_{ij}$  — средний вес растения вида  $i$ , растущего в смеси с видом  $j$ . Взаимное *конкурентное подавление* видов  $i$  и  $j$  определяется по следующей формуле:

$$\delta_{ij} = 1/2 \cdot [(a_{ii} + a_{jj}) - (a_{ij} + a_{ji})].$$

Этот небольшой экскурс в один из разделов количественной (статистической) геоботаники призван еще раз продемонстрировать то, что у современных фитоценологов давно не вызывает сомнений следующее положение: «...при совместном произрастании растения, вступая в конкурентные отношения и создавая особую фитосреду, оказывают друг на друга существенное воздействие» [185, с. 104].

**Уравнение (формула) Ивлева** задает следующий вид трофической функции хищника от одной из жертв:

$$V(N_i) = V_i \cdot (1 - \exp(-N_i/a_i)),$$

где  $V_i$  — максимально возможная удельная скорость роста популяции-жертвы  $i$ ;  $a_i$  — константа «полунасыщения» хищника  $i$ -м видом жертвы. Формула предложена В.С.Ивлевым в 1955 г. [95]. Иными словами, предполагается, что индивидуальный рацион хищника при росте плотности популяции жертвы первоначально растет, а затем стабилизируется на некотором уровне («выходит на плато»). Впоследствии исследования канадского эколога К.Холлинга (Holling) позволили показать, что рост потребления хищником своей добычи по мере роста плотности его популяции может описываться (при сохранении общей тенденции «медленно запрягает — быстро едет») и другими формулами (например, S-образной кривой).

**Правило кооперации хищников:** если данный вид жертвы служит добычей для нескольких видов хищников, то вместе они регулируют его численность эффективнее, чем каждый из них в отдельности.

Анализируя модель вольтерровского типа «два хищника — жертва», А.Д.Базыкин [11, с. 119] приходит к выводу, что в этом случае один из хищников всегда вытесняется другим, «...причем победителем в этом случае оказывается хищник, обеспечивающий минимальную стационарную плотность популяции жертвы».

**Биоэкологическое правило** Ивлева — правило, согласно которому межвидовое напряжение гораздо значительнее, чем внутривидовые отношения. Правило предложено В.С.Ивлевым в 1955 г.

**Фундаментальная теорема естественного отбора** Фишера: для панмиктической и однолокусной менделевской популяции (все особи которой скрещиваются свободно, образуя вид с единым, защищенным от других генофондом) средняя приспособляемость (некоторая функция выживаемости, воспроизводства, жизнеспособности и численности популяции) в постоянной среде стремится к максимуму, причем скорость этого стремления пропорциональна характеристике генного разнообразия популяции — **генной дисперсии**. Это утверждение было сформулировано в 1930 г. Рональдом Фишером (Fischer), подробно проанализировано М.Кимурой [Kimura, 328], а в работах Ю.М.Свиричева [223, 224, 365] была показана глубокая связь этой теоремы с общей теорией оптимальных процессов. Все это позволяет считать, что теорема Фишера представляет собой элемент теоретической экологии, теории в широком смысле, понимаемой как комплекс взглядов, представлений, идей, направленных на истолкование и объяснение какого-либо явления.



#### 4.5. Экологические ниши

В современной экологии понятие и концепция *экологической ниши* — это один из «китов» синтеза экологической теории, сфера большого числа экспериментальных работ и модельного теоретизирования. И это при том, что пока нет удачного определения самого понятия «экологическая ниша», — это и демонстрирует приведенная нами ниже подборка цитат.

*Ю.Одум* [175]: «...понятие ниши относится не только к физическому пространству, занимаемому организмом, но также к его месту в сообществе, определяемому, в частности, источником энергии и периодом активности... Можно привести такую аналогию: **местообитание — это "адрес" организма, а экологическая ниша — это, говоря биологически, его "профессия"** (курсив наш. — *Г.Р., Ф.Р.*). Полное описание экологической ниши вида вылилось бы в бесконечный ряд биологических характеристик и физических параметров. Поэтому наиболее полезной и количественно наиболее применимой была бы концепция ниши, основанная на различиях между видами... по одной или нескольким важным (т.е. операционально значимым) характеристикам».

*Ю.М.Свирижев, Д.О.Логофет* [227]: «...экологическая ниша — такая область некоторого пространства жизненно важных факторов среды (например, видовой состав и размеры пищи, условия местообитания и т.д.), внутри которой обеспечивается существование вида и вне которой это существование невозможно или практически маловероятно».

*Р.Уиттекер* [249]: «...ниша — это термин, употребляемый для обозначения специализации популяции вида внутри сообщества».

*Э.Пианка* [179]: «...общая сумма адаптаций особи или... разнообразие пути приспособления данной особи к определенной среде».

*Г.И.Шенброт* [275]: «...экологическая ниша — характеристика использования популяцией ресурсов среды, по каждой отдельной оси ресурсов ниша описывается частотным распределением использования различных классов (состояний) данного ресурса, которое в большинстве теоретических моделей... аппроксимируется нормальным распределением».

*П.Джиллер* [74]: «...ниша данного вида определяется его положением и его реакцией на факторы гиперпространства данного сообщества».

*Б.М.Миркин с соавторами* [156]: «...ниша экологическая — совокупность характеристик, показывающих положение вида в экосистеме».

*М.Бигон с соавторами* [17]: «...экологическая ниша не есть нечто такое, что можно увидеть глазами. Не нужно и вымерять всевозможных ее проекций на отдельные оси — представление о нише сослужит службу и без этого. Экологическая ниша — отвлеченное понятие...» (курсив наш. — *Г.Р., Ф.Р.*)

*Н.Ф.Реймерс* [197, с. 304]: «...ниша экологическая — место вида в природе, включающее не только положение вида в пространстве, но и

функциональную роль его в сообществе (например, трофический статус) и его положение относительно абиотических условий существования (температуры, влажности и т.п.)».

*И.И.Дедю* [73, с. 195]: «Ниша экологическая — функциональное место вида в экосистеме, определяемое его биотическим потенциалом и совокупностью факторов внешней среды, к которым он приспособлен; совокупность условий жизни внутри экосистемы, соответствующих требованиям, предъявляемым к среде видом; специфический способ использования физического пространства обитания вида (пространственная ниша или микростация); функциональная роль ("профессия"), в основном пищевые взаимоотношения в сообществе (трофическая ниша) и положение вида относительно градиентов внешних факторов (многомерная, или гиперпространственная, ниша)».

*Л.Г.Наумова* [165, с. 27]: «...экологическая ниша вида — это совокупность потребностей в ресурсах, временного ритма "работы по профессии" и занимаемого пространства».

Интересную аналогию привел *Роберт Мак-Артур* [MacArthur, 338], отметивший, что экологический термин «ниша» и генетический «фенотип» — понятия родственные: оба связаны с неопределенным числом характерных признаков, имеют некоторые общие параметры и полезны при установлении различий между особями и видами.

Понимание «экологической ниши» применительно к животным достаточно устоялось (разные животные питаются разной пищей и занимают разные территории). Для растений это понятие менее очевидно (у растений один тип пищи — водный раствор минеральных веществ, углекислый газ и солнечный свет). Правда, различие в использовании одинаковых ресурсов растениями позволило *Д.Тильману* [Tilman, 364] говорить о своем типе питания для каждого вида растений, что делает понятие экологической ниши полезным и для фитоценологии. *В.И.Василевич* [35] определяет следующие направления дифференциации экологических ниш для растений:

- **разное время потребления ресурсов** связано с разным временем роста; наиболее яркий пример расхождения во времени — весенние эфемероиды (*Scilla*, *Cotyledalis*, *Gaged*) в широколиственных лесах; рост и развитие видов этой группы происходят до распускания листьев деревьев и появления летних видов травяного яруса [это следующие виды: сныть (*Aegopodium podagraria*), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*), осока волосистая (*Carex pilosa*)]; различия во времени имеют значение только тогда, когда за это время может возобновиться часть ресурса (вода — за счет дождей, элементы минерального питания — за счет разложения опада и подстилки и пр.); все это снижает, но не исключает полностью конкуренцию (например, луковичы эфемероидов становятся механическим препятствием для подземных органов летних видов);

• **экологическая очередь** — один вид довольствуется остатками ресурса, которым не может воспользоваться другой вид; например, полог ели пропускает 6—8% ФАР\* — больше света ель поглотить не может, этот «остаток» использует кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), характеризующаяся высокой теневыносливостью;

• **использование специфических микроместообитаний** — примером могут служить эпифиты; так, в Эстонии и в странах Скандинавии в качестве эпифитов В.В.Мазингом [137] были встречены бузина красная (*Sambucus racemosa*), звездчатка средняя (*Stellaria media*), береза (*Betula*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*).

Все это позволяет сделать вывод о том, что если нельзя проводить полную аналогию между нишами животных и растений, то не следует и отказываться от представлений о дифференциации экологических ниш растений, хотя она «...более тонкая и потому труднее вскрываемая, чем разделение ниш у животных» [148].

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.15).

**Концепция экологической ниши** — наиболее важная для теории экологии концепция, совокупность характеристик, показывающих положение вида в экосистеме. Различают *пространственную*, *трофическую* и *многомерную экологические ниши*, а также *фундаментальную* и *реализованную* (последняя меньше по объему фундаментальной, так как при ее определении учитывается конкуренция со стороны других видов). Обзор исторического и современного состояния данной концепции можно найти в переведенных у нас монографиях Е. Pianka [Пианка, 179] и P. Giller [74], обзорах А.М. Гилярова [51] и Г.И. Шенброта [275]; особенности концепции экологической ниши для растений рассмотрены в монографиях Б.М. Миркина [148] и Л.Г. Наумовой [165].

Вслед за Дж. Хатчинсоном [Hutchinson, 326] **многомерную экологическую нишу\*\*** можно рассматривать как некоторое гиперпространство, в пределах которого условия среды допускают длительное существование особи или популяции. Осями этого пространства могут быть как параметры среды — **пространственная ниша** Дж. Гринелла [Grinnell, 317], так и параметры взаимоотношений вида с «соседями» — **трофическая ниша** Ч. Элтона [Elton, 308].

---

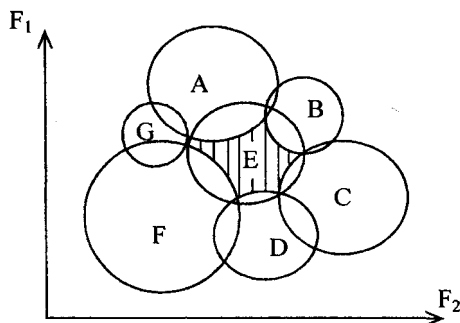
\* ФАР (фотосинтетическая активная радиация) — часть солнечной радиации с длиной волны от 380 до 710 нм).

\*\* Понятия, близкие по смыслу понятию «экологическая ниша», встречаются еще в работах Ч. Дарвина и Э. Геккеля. П. Кэфней [Caffney, 297] и А.М. Гиляров [51] обнаружили, по-видимому, первое («одноразовое») использование термина «экологическая ниша» — Р. Джонсоном (Johnson) в 1910 г. при описании распространения видов Lepidoptera.



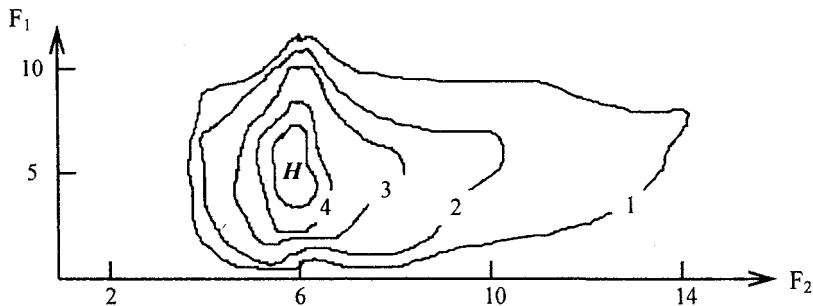
Рис. 2 .15. Экологические ниши

Многомерную экологическую нишу Дж.Хатчинсон [Hutchinson, 326] называет еще и **фундаментальной**, понимаемая ее как наиболее «абстрактно заселенное гиперпространство», когда вид не ограничен биотическими взаимодействиями (конкуренцией, хищничеством и пр.), отличая ее от **реализованной ниши** — гиперпространства, занимаемого видом при наличии биотических ограничений (рис. 2.16).



**Рис. 2.16.** Соотношение фундаментальной и реализованной ниш в пространстве двух факторов ( $F_1, F_2$ ); ( $E+AE+BE+EC+ED+EF$ ) — фундаментальная ниша; (E, заштрихованная) — реализованная ниша

В качестве примера представления пространства экологической ниши приведем данные Р.Роута [Root, 355] о частоте захвата жертв различной длины, пойманных на разной высоте от поверхности почвы сине-зеленым мошколовом (*Polioptila caerulea*), обитающим в дубовых лесах Калифорнии (рис. 2.17).



**Рис. 2.17.** Частота захвата жертв в двумерном пространстве ниши ( $F_1$  — высота над поверхностью почвы, м;  $F_2$  — длина жертвы, мм); максимальная частота захвата обозначена через H, изономы указывают уменьшение по всем направлениям от максимального, %

**Гипотеза экологического дублирования** — предположение об относительной функциональной взаимосвязанности популяций одной трофической группы в биоценозе. При экологическом дублировании предполагается, что исчезнувший из сообщества вид замещается (занимает экологическую нишу) **экологически эквивалентным** (например, хищник — паразитом, грызуны — копытными и пр.). Фактически данная гипотеза выражает представление о том, что ниша — это свойство сообщества (в противовес представлениям о нише, порождаемой тем, кто ее занимает). Иными словами, ниши создаются абиотическими и биотическими компонентами экосистемы, они «уже существуют» и заполняются видами. Поэтому следует ожидать, что в экосистемах со сходными условиями среды сообщества должны быть похожи.

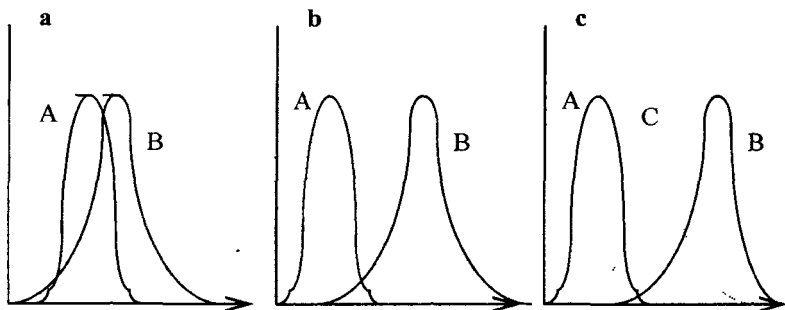
Экологическими эквивалентами могут быть даже неблизкородственные таксономически виды. В.Клэфем [Clapham, 299] и Ю.Одум [175] приводят такой пример. Кактусы (семейство *Cactaceae*) широко представлены в пустынях Нового Света и полностью отсутствуют в Старом Свете; однако молочаи (семейство *Euphorbiaceae*) африканских пустынь выглядят точно так же, как кактусы — это суккуленты с такими же колючками, как у кактусов.

«Следует ли считать нишу свойством вида или сообщества? Создается впечатление, что определенное экологическое пространство ниш создается физическими и биотическими компонентами экосистемы, т.е. это свойство сообщества в целом. Это пространство в двух сходных насыщенных экосистемах может быть поделено между входящими в них видами по совершенно одинаковой схеме, что приведет к экологической эквивалентности — *на этом уровне ниша представляется свойством сообщества*. Сложные соотношения при замещениях видов в двух сходных экосистемах могут быть обусловлены историческими факторами, таксономическими преградами, препятствующими конвергенции, или различиями в состоянии ресурсов. Это должно оказывать влияние на число, свойства имеющихся видов и на вероятность их эквивалентности. Поэтому ниши, наблюдаемые в одном или обоих таких сообществах, могут в большей степени *представлять собой свойство входящих в данные экосистемы видов*» (курсив наш.— Г.Р., Ф.Р.); [74, с. 30—31].

**Принцип «плотной упаковки» экологических ниш** Мак-Артура (*дифференциации экологических ниш*): виды, объединенные в сообщество (экосистему), стремятся использовать все возможности для существования, представляемые средой и биотическим окружением, и максимизировать биопродуктивность в конкретном биотопе. Процесс *упаковки ниш* (называемый также *дифференциацией экологических ниш*) — один из основных процессов, ведущий к снижению конкуренции

в сообществе в ходе сукцессии, заключающийся в разделе ресурсов, пространства, специализации биотических факторов (например, опылителей). Виды-рудералы (**R**-стратеги, см. раздел 4.2) лишены способности к дифференциации экологических ниш, что и является причиной их «выпадения» на первых стадиях сукцессии.

Дифференцируются центры распределений видов на градиентах экологических ниш, что, в принципе, не исключает их значительного перекрытия. На рис. 2.18 схематично представлен процесс дифференциации и плотной упаковки видов. Достаточно сильно конкурирующие виды (**a**) с высокой степенью перекрытия по фактору **F** в ходе сукцессии будут стремиться «разойтись» по этому фактору (**b**) в силу принципа конкурентного исключения Гаузе (см. об этом далее). В освободившееся экологическое пространство внедрится новый вид (**c**), увеличивая его размерность (например, за счет более глубокой корневой системы).



**Рис. 2.18.** Процесс внедрения в сообщество новых видов и их плотной упаковки

В качестве примеров дивергенции экологических ниш можно привести сдвиг среднего значения распределения вида по пространству для древесной ящерицы (*Anolis gingivinus*) в присутствии близкого вида *A. watsi* (в среднем на 0,5 м вверх) или у североамериканского дятла (*Picoides pubescens*) в присутствии другого вида дятла *Melanerpes erythrocephalus* (с высоты 15 м в кроне деревьев до 3–12 м; [275]).

Как подчеркивает Р.Уиттекер [249, с. 93], «...если на градиент ресурса мы добавим другой вид, ширина ниш уже имеющихся здесь видов будет сокращена. Наблюдения за последовательностью ниш позволяют сделать некоторые заключения:

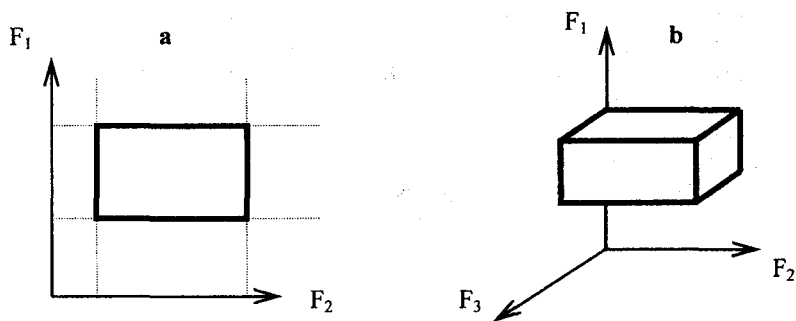
- виды эволюционируют в направлении специализации к разным частям градиента ресурса, что уменьшает конкуренцию между ними;
- в любой период виды стремятся к равномерному распределению адаптивных центров по градиенту;

- последовательности ниш могут удлиняться за счет внедрения новых видов между старыми, что сокращает ширину ниш ранее существовавших видов;

- имеются, вероятно, пределы количества видов, которые могут, таким образом, "упаковываться" в последовательность видов вдоль данного градиента».

**Закон максимума плотности упаковки видов сообщества в данной среде:** сообщество конкурирующих за жизненное пространство видов эволюционирует к состоянию с максимально плотной упаковкой видов, причем в процессе эволюции плотность упаковки всегда возрастает, достигая в равновесном состоянии максимально возможного для данной среды значения. Этот результат был получен Р.Мак-Артуром как экстремальный принцип для меры плотности упаковки, представляющей собой среднеквадратическую разность между реально существующим и необходимым для сообщества из  $S$  видов жизненным пространством.

**Модель многомерной (фундаментальной) ниши** Хатчинсона ( $n$ -мерного гиперобъема) — представление фундаментальной ниши как некоторого *гиперобъема* в  $n$ -мерном пространстве абиотических и биотических факторов. Идея этой модели тривиальна — если на ортогональных (следовательно, независимых) осях-факторах отложить границы толерантности рассматриваемого организма (популяции) по отношению к этим факторам и восстановить из этих точек перпендикуляры, то ограниченное ими пространство и будет определять гиперобъем экологической ниши данного организма (популяции). На рис. 2.19 даны схемы двумерной и трехмерной экологических ниш по Хатчинсону.



**Рис. 2.19.** Модели двумерной (а) и трехмерной экологических ниш (b);  $F_i$  — отдельные факторы пространства экологических ниш



Многомерная модель ниши (как и всякая модель) содержит в своей основе ряд допущений, ограничивающих область ее применения. Рассмотрим некоторые из этих допущений.

**Гомогенность пространства экологической ниши.** Согласно этому допущению, вероятность выживания вида в любой точке гиперобъема ниши одинакова и, естественно, отлична от нуля ( $p_i = \text{const} > 0$ ), а вероятность выживания вида за пределами ниши  $p_i = 0$ . Очевидно, что данное допущение труднодостижимо для реальных объектов — оно противоречит *принципу Либиха — Шелфорда*, *закону критических величин фактора* к модели колоколовидного распределения вида вдоль градиентов среды.

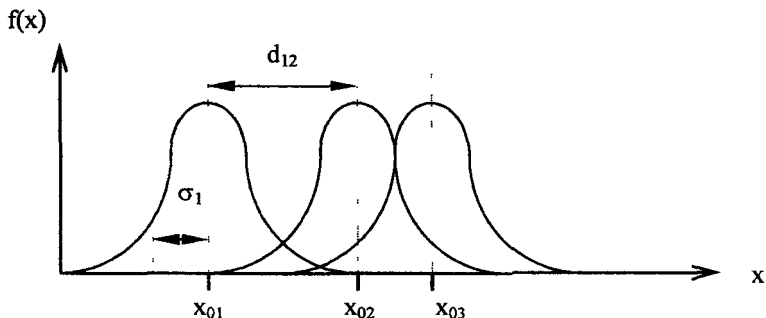
**Форма и независимость осей ниши.** В модели Хатчинсона принята «ящикоподобная», или «кубическая» (если можно отнести этот термин к  $n$ -мерному пространству), форма экологической ниши, ограниченная ортогональными плоскостями, что отражает независимость воздействующих факторов; это положение противоречит *концепции совокупного действия природных факторов Митчерлиха* (см. раздел 4.1). Учет этого приводит к представлениям о «сферической» форме экологической ниши.

**Размерность ниши** — количество осей-факторов, достаточных для ее описания. Опираясь на *принцип Либиха — Шелфорда*, можно свести все многообразие жизненно важных факторов к небольшому числу лимитирующих факторов, использовать комплексные градиенты или методы многомерной статистики (в частности, факторный анализ). Вопрос о связи размерности ниши с числом видов в сообществе, по-видимому, не имеет однозначного ответа, хотя некоторые исследователи предполагают, что происходит рост средней размерности ниши с ростом числа видов (правда, с невысоким коэффициентом ранговой корреляции = +0,3).

**Ширина ниши** — возможность популяции в использовании того или иного ресурса (по отношению к одному фактору). Г.И.Шенброт [275] подчеркивает, что термин «ширина ниши» используется фактически для обозначения двух разных понятий: введенного в рассмотрение отношения популяции к используемому ресурсу и степени экологической пластичности популяции (насколько популяция экологически специализирована). Чтобы избавиться от разночтения, во втором случае будем говорить не о ширине, а о *размере ниши*.

Модель колоколовидного распределения вида вдоль градиентов среды (рис. 2.20) дает возможность простейшего (идеализированного) представления основных характеристик экологической ниши. Пусть  $f(x)$  — функция потребления, по форме соответствующая кривой нормального распределения. Тогда она будет характеризоваться *средним значением*  $x_0$  (центр ниши) и конечной *дисперсией*  $\delta^2$  (величина  $\delta$  оценивает ширину ниши — малые значения  $\delta$  свидетельствуют об узкой специализации вида по ресурсу  $x$ ). Если центры  $p$  видов равномерно расположены

вдоль градиента  $x$ , то обозначим расстояние между соседними центрами видов через  $d$ . Тогда отношение  $d/\delta$  будем рассматривать как *меру плотной упаковки видов*.



**Рис. 2.20.** Одномерный спектр ресурса  $x$  и перекрывание экологических ниш, заданных кривыми нормального распределения

Необходимым условием для совместного существования видов является неравенство  $d/\delta > 1$ ; принцип плотной упаковки видов указывает на тот факт, что популяции в экосистеме стремятся к достижению ситуации, при которой  $d/\delta > 1$  для видов, стоящих рядом на градиенте данного ресурса. Обычно  $d/\delta < 1$  свидетельствует о наличии сильной конкуренции за данный ресурс, а  $d/\delta > 3$  позволяет считать, что между видами вообще нет взаимодействия. Р.Мак-Артур и Р. Левине [MacArthur, Levins, 339] установили, что для успешной инвазии видов в зоны «ослабления конкуренции» (рис. 2.18b) должно выполняться условие  $d/\delta > 1,56$ ; подчеркнем, что эти оценки справедливы для идеализированного (модельного) сообщества.

**Размер ниши** (величина «ящика» или «сферы», форма ниши) характеризует степень специализации вида по отдельным осям-факторам гиперпространства экологических ниш. При этом специализация (более эффективное использование данного ресурса), ведущая к сокращению размеров ниши по одному фактору (уменьшение ширины ниши), должна компенсироваться соответствующим расширением ниши по другим факторам (отрицательная корреляция). Это соответствует *гипотезе компенсации экологических факторов Алехина — Рюбеля*. С другой стороны, широко распространенным видам свойственна *эврибионтность*, что позволяет ожидать положительной корреляции между шириной экологической ниши по отдельным осям гиперпространства.

**Правило обязательности заполнения экологических ниш:** пустующая экологическая ниша, как правило, естественно заполняется (см. рис. 2.18). Сразу заметим, что лучше говорить о «псевдопустующих» экологических

нишах, так как природа «не терпит пустоты». Классическим примером заполнения «свободного» нишевого пространства может служить возникновение новых заболеваний (ВИЧ-инфекция) — победа над многими инфекционными заболеваниями «освободила место» для новых.

**Правило географического оптимума:** в центре видового ареала ( $x_0$ ), как правило, имеются оптимальные для вида условия существования, которые ухудшаются к периферии области его обитания.

**Правило Хатчинсона:** отношение размеров морфологических признаков (или соответствующее ему отношение весов) сосуществующих симпатрических видов при минимальной конкуренции (особенно если это касается размеров пицедобывательных структур или размеров тела у позвоночных и беспозвоночных), как правило, постоянно и равно 1 : 3 (для веса — 1 : 2). Имеются многочисленные примеры, подтверждающие это правило: исследования на пауках, жуках-скакунах, ящерицах, саламандрах, белках, летучих мышах, пустынных грызунах и пр. Правило предложено Дж.Хатчинсоном в 1959 г.

Особенно много примеров дало изучение птиц. В монографиях по экологии [см., например: Diamond, 306] распространен пример размещения ниш у восьми видов голубей (*Ptilinopus* и *Ducula* sp.), обитающих в тропическом дождевом лесу Новой Гвинеи [306] и питающихся плодами разных размеров (табл. 2.11).

Таблица 2. 11

**Постоянная Хатчинсона для плоядных голубей, обитающих на Новой Гвинее**

Группа голубей	Диаметр плода, мм	Вес голубей ( $W$ , в г)			Постоянная Хатчинсона, $W_{cp}(i-1)/W_{cp}(i)$
		min	max	средний	
1-я группа (n = 4)	7	49	163	103	
2-я группа (n = 4)	20	123	414	236	2,3
3-я группа (n = 4)	30	245	802	513	2.2
4-я группа (n = 2)	40	592	802	697	1,4
Средняя					1,97

**4.6. Экологическое разнообразие**

Структура сообществ, дифференциация видов в пространстве и во времени, экологическое разнообразие — это основные взаимосвязанные проявления организации видов в сообществах, «...разнообразие — это свойство, связанное с самой сущностью организации экосистем» [6, с. 653]. Интерес к проблеме оценки и сохранения биологического (экологического) разнообразия объясняется рядом причин.

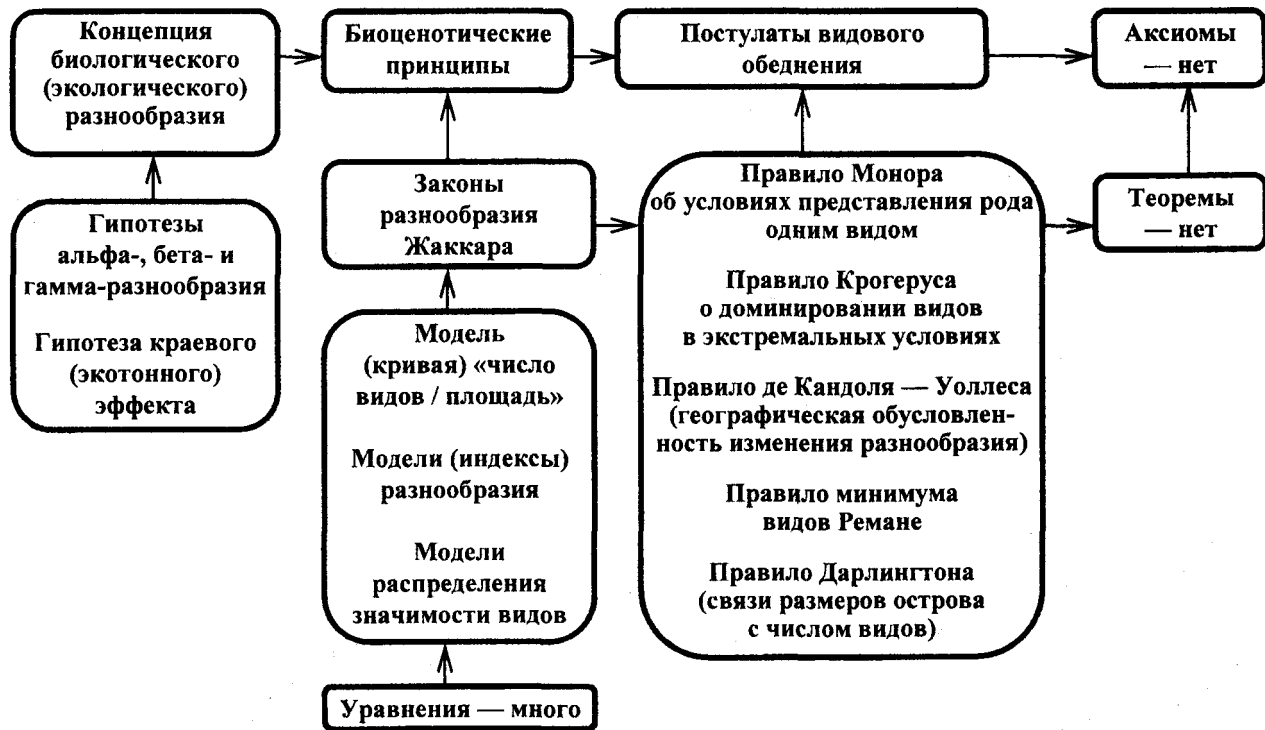


Рис. 2.21. Экологическое разнообразие

Биологическое разнообразие — «...главный параметр эволюционного процесса, одновременно его итог и фактор, действующий по принципу обратной связи» [270, с. 499]. Поэтому можно согласиться со С.С.Шварцем [273], считавшим, что эволюция экосистем связана не столько с продукционными процессами, сколько со способностью экосистем достигать состояния стабильности, которая, в свою очередь, определяется разнообразием. По выражению Р.Уиттекера [249, с. 120], «...эволюция разнообразия создает предпосылки для дальнейшей эволюции разнообразия».

Научный интерес к проблеме биоразнообразия связан с возможностью познания механизмов формирования структуры сообществ и экосистем разного масштаба. Механизмы устойчивости в пределах «биологической иерархии» (см. раздел 2.5) базируются на разнообразии — от молекулярного до экосистемного уровня. Так, сама жизнь могла возникнуть лишь в условиях разнообразия молекулярных структур [102], а видовое разнообразие, имея общую тенденцию к увеличению по градиенту от арктических, антарктических и альпийских условий к условиям тропических равнин [249], отражает степень благоприятности и стабильности условий среды, соотношение типов эколого-ценотических стратегий видов (см. раздел 4.2), время существования сообщества, режим нарушений и ряд других характеристик [165]. Как подчеркивает Р.Уиттекер [249, с. 120], сообщества «...являются функциональными системами дифференцированных по нишам видов, а структура сообщества, дифференцированная во времени и пространстве, значимость и разнообразие видов — это взаимосвязанные проявления организации видов в сообществах». Основные факторы, влияющие на биоразнообразие и на точность его учета, представлены в таблице 2.12.

Таблица 2.12

**Основные факторы, влияющие на точность учета биологического разнообразия растительных сообществ**

<b>Фактор</b>	<b>Изменение разнообразия и точности его учета</b>
Время проведения описания (сезон)	Неоднозначно (эффект сменодоминантности)
Возраст сообщества	Тенденция роста с возрастом
Модель «карусели» (см. раздел 4.3)	Растет при наличии внутриценотической циклической динамики
Флора	Растет с богатством флоры
Тип растительности	Растет от арктических пустынь к тропическим равнинам
Характер местообитания	Растет с благоприятством местообитаний
Спектр эколого-ценотических стратегий (см. раздел 4.2)	Уменьшается при наличии виолентов
Ценотические отношения	Увеличивается с ростом конкуренции
Режим нарушений	Повышается при умеренном режиме нарушений

Фактор	Изменение разнообразия и точности его учета
Размер пробной площади (S)	Растет с ростом S
Форма пробной площади	Не зависит (точность несколько выше на круглых и прямоугольных площадках)
Расположения описаний в пространстве	Точность выше при случайном расположении
Цели исследования и теоретическая «установка», которой придерживается исследователь	Неоднозначный характер зависимости

Как отмечают В.Е.Соколов и М.И.Шатуновский [235], сейчас происходит самое значительное за последние 65 млн. лет исчезновение видов растений и животных, наблюдаются деградация и гибель многих ценных ресурсных сообществ (в первую очередь, тропических лесов, в которых на площади в 1 га можно встретить до 200 видов только древесных растений, не считая тысяч видов беспозвоночных, несколько десятков птиц и десятки других многочисленных видов животных; прибрежных коралловых рифов с огромным многообразием водных беспозвоночных и с сотнями видов рыб; в умеренной зоне распаиваются степи, повсеместно загрязняются реки и воды Мирового океана).

Теоретическая скорость исчезновения видов должна составлять 4 вида в год [196]. Сегодня скорость исчезновения видов превышает естественный ход эволюции в среднем в 5 000 раз [235]. Средняя продолжительность существования вида — около 4 млн. лет; на Земле существует, по разным оценкам, до 10 млн. видов. С такой скоростью исчезновения видов вполне вероятно, что половина видов наземных организмов может исчезнуть в ближайшие 50 лет.

Есть три основные причины, по которым для человечества важно остановить этот процесс исчезновения наших «меньших братьев» [235]:

- нарушение экосистемных и биосферных функций (обеспечение оптимального газового состава атмосферы, биологическая очистка от загрязняющих веществ, сохранение способности экосистем преобразовывать солнечную энергию, сохранение плодородия почв и др.);
- ресурсное значение живых организмов, используемых для производства продуктов питания, лекарств, одежды, строительных материалов и пр. (из установленных 250 тысяч видов цветковых растений 3 тысячи имеют пищевое значение, около 200 освоены и только 20 из них имеют наибольшее экономическое значение; из 23 тысяч видов рыб регулярно используется в пищу около 900, основу мирового потребления составляют только 12 видов, половина мирового промысла рыбы базируется всего на 4 видах: перуанском анчоусе, южно-африканской сардине, японской сардине и минтае);
- морально-эстетические факторы.

Экономический (и, соответственно, политический) интерес к биоразнообразию вполне понятен. *Во-первых*, биоразнообразие само по

себе есть материальный ресурс — обитающие в дикой природе организмы могут представлять ценность для селекции и служить источниками тех или иных веществ, используемых в фармакологии\*, пищевой промышленности, парфюмерии и т.п. *Во-вторых*, понятие биоразнообразия играет в некотором смысле знаковую роль, поскольку оказывается символом «наиболее разнообразного» биота тропических лесов, которые, согласно популярному (хотя и не всегда верному) мнению, имеют ключевое значение для формирования газового режима атмосферы.

Все эти «причины» и «интересы» привели к тому, что в июне 1992 г. в г. Рио-де-Жанейро (Бразилия) на Конференции ООН по окружающей среде и развитию наряду с «Повесткой дня на XXI век» (программой перехода к устойчивому развитию) была принята и Конвенция по сохранению биологического разнообразия. В 1994 г. в России были начаты работы в рамках Государственной научно-технической программы «Биологическое разнообразие», а в 1995 г. Конвенция по сохранению биологического разнообразия была ратифицирована Государственной Думой РФ.

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.21).

**Концепция биологического (экологического) разнообразия:** сообщества различаются по числу и «значимости» входящих в них видов (предпочтительнее измерять значимость продукцией видов — количеством сухого органического вещества, произведенного на единицу площади или объема в единицу времени).

**Гипотезы альфа-, бета- и гамма-разнообразия** — Р. Уиттекер (Whittaker) в 1960 г. предложил различать следующие типы разнообразия:

- **альфа-разнообразие** (разнообразие внутри сообщества, разнообразие в узком смысле — видовое богатство, измеряемое числом видов на единицу площади или объема, и соотношение количественных показателей участия видов в сложении сообщества, измеряемое **выраженностью видов** [англ. evenness of equitability]);

- **бета-разнообразие** (разнообразие между сообществами, показатель степени дифференцированности распределения видов или скорости изменения видового состава, видовой структуры вдоль градиентов среды; бета-разнообразие может быть измерено числом синтаксонов одного ранга [субассоциации, ассоциации и пр.] или величиной *полусмена* [англ. half change, НС] — отрезка градиента среды, вдоль которого меняется половина видового состава сообщества; таким образом, полная смена видового состава соответствует 2НС);

---

\* Один из наиболее известных примеров — препарат из дикого, произрастающего на острове Мадагаскар вида «барвинка» (*Catharanthus roseus*), оказавшегося очень эффективным в лечении детской лейкемии и принесшего материальную выгоду, оцениваемую уже сотнями миллионов долларов (!).

• **гамма-разнообразие** (разнообразие ландшафтов, разнообразие «в широком смысле» — объединение альфа- и бета-разнообразия; простейшим показателем гамма-разнообразия будет конкретная флора, список видов в пределах ландшафта).

Р.Уиттекер [Whittaker, 377] кроме того, различал две формы разнообразия — инвентаризационное (оценка разнообразия экосистемы разного масштаба [сообщество, ландшафт, биом] как единого целого) и дифференцирующее (оценка разнообразия между экосистемами). С дополнениями Дж.Брауна (Brown) и АТибсона (Gibson), а также КШ.Чернова [270] формы и типы разнообразия могут быть представлены в следующем виде (табл. 2.13).

Таблица 2.13

**Формы и типы разнообразия по Р.Уиттекеру**

<b>Инвентаризационное разнообразие</b>	<b>Дифференцирующее разнообразие</b>
<i>Точечное альфа-разнообразие</i> (англ. point diversity; разнообразие в пределах пробной площади, субвыборки для небольших проб или микроместообитаний в пределах сообщества)	
	<i>Внутреннее бета-разнообразие</i> (мозаичное разнообразие, изменение между частями мозаичного сообщества)
<i>Альфа-разнообразие</i> (внутреннее разнообразие местообитания для описания или образца, представляющего гомогенное сообщество)	
	<i>Бета-разнообразие</i> (англ. between habitat diversity; разнообразие местообитаний, изменение вдоль градиента среды между различными сообществами)
<i>Гамма-разнообразие</i> (для ландшафта или серии проб, включающей более чем один тип сообщества)	
	<i>Дельта-разнообразие</i> (географическая дифференциация, изменение вдоль климатических градиентов или между географическими территориями)
<i>Эпсилон-разнообразие</i> (для биома, крупной географической территории, включающей различные ландшафты)	

Приведем пример изменения альфа-разнообразия комплексов жуужлиц (*Carabidae*) в агроценозах под воздействием комплексного градиента «расстояние от источника воздействия» (от источника загрязнения) по данным В.Ф.Феоктистова [254] (рис. 2.22).

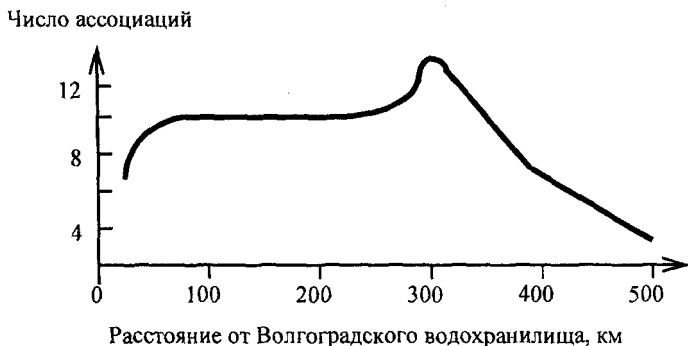




**Рис. 2.22.** Зависимость разнообразия жужелиц  $ED_1$ , (в битах) от расстояния ( $R$ , км от источника)

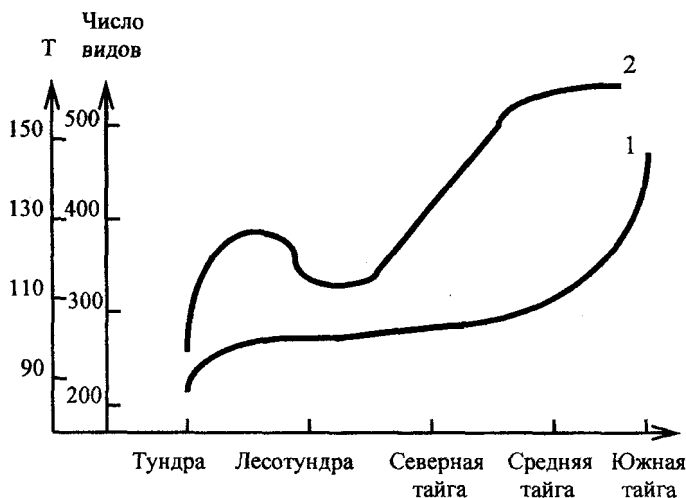
В качестве источника воздействия выступает крупный комплекс предприятий химической промышленности (Северный промузел г.Тольятти), показатель разнообразия — индекс Шеннона — Уивера  $ED_1$ , градиент задан вектором в направлении юг — север (3,12,22 и 80 км от источника).

Построенный по данным В.Б.Голуба пример изменения бета-разнообразия, измеренного числом выделенных ассоциаций классификации растительности поймы Волги, заимствован из работы Л.Г.Наумовой [165]. На рис. 2.23 хорошо виден параболический характер зависимости бета-разнообразия вдоль градиента «Волгоградское водохранилище — Каспийское море». При этом относительно невысокое бета-разнообразие «на краях» градиента объясняется, с одной стороны, лимитирующим воздействием степного климата (начало градиента), с другой — существенным переувлажнением местообитаний.



**Рис. 2.23.** Изменение бета-разнообразия растительности поймы нижнего течения реки Волги

Наконец, на рис. 2.24 представлен характер изменения гамма-разнообразия: число видов в конкретных флорах на градиенте север — юг (Средне-Сибирское плато) по материалам Л.И.Мальшева [Malyshev, 340; 165, с. 74].



**Рис. 2.24.** Изменение гамма-разнообразия (кривая 1) растительности на градиенте «тундра—южная тайга»; T—число дней с температурой выше +5°C (кривая 2)

**Гипотеза краевого (эктонного) эффекта:** наблюдается тенденция увеличения экологического разнообразия и плотности популяций на границах сообществ («эффект опушки»). Теоретический максимум видового бета-разнообразия должен находиться там, где велики (или достаточно велики) блоки местообитания и где велика общая протяженность границ в регионе. Проявление эктонного эффекта можно рассматривать как еще один фактор, подтверждающий правомочность концепции континуума (см. раздел 4.8).

«Экологическое» определение экотона [175, с. 203]: «...экотон представляет собой переход между двумя и более различными сообществами (физиономически различимыми.— Г.Р., Ф.Р.), например, между лесом и лугом или между мягким и твердым грунтом морских сообществ. Это приграничная зона, или зона "напряжения", которая может иметь значительную линейную протяженность, но всегда бывает уже территории самих соседних сообществ». Роль эктонных участков в сохранении биоразнообразия постоянно растет по мере роста антропогенного воздействия на естественные экосистемы. Так, хорошо известно, что плотность певчих птиц выше на территориях хуторов, усадеб и других подобных

мест, которые состоят из мозаичных местообитаний, что существенно увеличивает протяженность «границ» по сравнению с более гомогенными участками леса или луга.

«Ландшафтное» определение экотона [113, с. 12]: «...ландшафт-экотон есть "сообщество" природно-территориальных комплексов как относительно однородных на данном иерархическом уровне географических образований, функционально взаимосвязанных и пространственно упорядоченных соответствующими геопотоками». В качестве экотона может рассматриваться и урочище (как сопряженная система ландшафтных фаций, подчиненных чередованию форм микрорельефа), и обширная континентальная зона, имеющая ранг ландшафтного сектора материка (преимущественно биоклиматические природно-территориальные образования, непосредственно связанные с зональностью как универсальным проявлением пространственной организации биосферы). В последнем случае в качестве примера можно указать на трансконтинентальный бореальный экотон [114] — систему зональных границ, разделяющих бореальный пояс (преимущественно таежно-лесной) и суббореальный (лесостепной и степной). Этот экотон обусловлен важнейшим климатическим рубежом — переходом соотношения тепла и влаги через 1.

Как экотон во времени можно рассматривать и сукцессионные стадии, когда одновременно функционируют старый (сменяющийся) и новый (возникающий) наборы видов; с этих позиций находит объяснение эффект снижения биологического разнообразия в климаксовых сообществах по сравнению с более ранними сукцессионными стадиями.

Ю.Одум [175] подчеркивает, что увеличение плотности организмов в экотонах — явление не универсальное («безразличие» к экотонам демонстрируют некоторые виды охотничье-промысловых животных — лани и куропатки, уменьшают плотность деревьев на опушках, «эффект Ремане» и пр.).

**Биоценотические принципы** Тинемана — сформулированные немецким гидробиологом Августом Тинеманом (Thienemann) в 1939 г. законы экологического разнообразия, согласно которым:

- чем разнообразнее условия существования в пределах биотопов (больше размерность экологической ниши; см. раздел 4.5), тем больше число видов в данном биоценозе;
- чем больше отклоняются от нормы (оптимума) условия существования в пределах биотопа, тем беднее видами становится биоценоз и тем больше особей будет иметь каждый из «оставшихся» видов (этот принцип Ю.И.Чернов [270] называет *правилом компенсации*).

Таким образом, число особей и число видов связаны обратной зависимостью. Одним из показателей, измеряющим эту зависимость, является индекс Фишера — Корбета — Вильямса  $ED_2 = a$  (см. об этом далее: *модели разнообразия*).

В качестве примеров можно назвать процесс «цветения» водохранилищ равнинного типа (массовое развитие сине-зеленых водорослей в условиях повышенного загрязнения водоемов; одна из моделей этого процесса описана С.В.Крестинным и Г.С.Розенбергом в 1996 г. [123, 124]), ими же описано и периодическое массовое развитие в тундре всего двух видов грызунов (леммингов; [270]). Данный принцип сформулирован и как *правило Крогеруса* (см. об этом далее).

**Законы разнообразия** Жаккара — установленные на примере фитоценологических объектов в 1928 г. швейцарским флористом П.Жаккаром (Jaccard) следующие закономерности:

- видовое богатство территории (гамма-разнообразие) прямо пропорционально разнообразию ее экологических условий;
- видовое богатство сообщества (альфа-разнообразие) растет одновременно с расширением площади и уменьшается по мере увеличения однородности последней (за исключением экстремальных показателей температуры, аридности, концентрации солей и др.).

**Модель (кривая) «число видов / площадь»** — увеличение видового богатства с увеличением площади учетной единицы. Ряд теоретических построений [206] позволил синтезировать модель зависимости площади описания ( $S$ ) от числа видов ( $n_s$  — среднее число видов в описании на площадке размера  $S$ ) для задаваемой доли учета видов ( $p^*$ ) на площадке размера  $S$  ( $S_\gamma$  — площадь, определяемая гамма-разнообразием,  $S_\alpha$  — альфа-разнообразием):

$$S = S_\gamma + S_\alpha = -50 \cdot \ln(1 - p^*) \cdot \exp(-0,04 \cdot n_s) + \frac{2p^*}{(1 - p^*)}$$

На рис. 2.25 представлен график изменения площади описания  $S$  (сплошная линия) в зависимости от числа видов  $n_s$ .

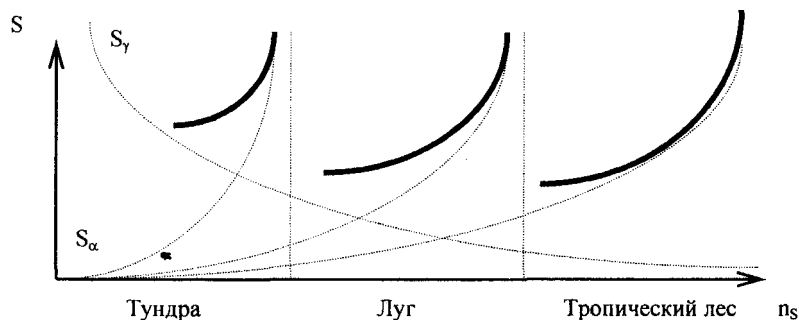


Рис. 2.25. Теоретическая кривая изменения площади описания в зависимости от числа видов

Сложность задачи формализации выбора размеров площади описания часто отмечается геоботаниками. Например, В.И.Василевич [31, с. 186] указывает, что «...вполне возможно, что нам не удастся найти количественных критериев для размеров площади выявления и придется определять ее путем соглашения, установив общие правила для всех типов растительности». Именно так поступает Г.Вальтер [30, с. 102], приводя таблицу приблизительных минимальных размеров пробных площадок для различных растительных сообществ (по данным Г.Элленберга [см.: 30, с. 102]).

**Модели (индексы) разнообразия** — различные формализации, связывающие число видов и число особей в сообществах. Наиболее распространенными являются:

**индекс Шеннона — Уивера** (Shannon, Weaver) —

$$ED_1 = -\sum_{i=1}^S p_i \cdot \log(p_i),$$

где  $p_i = n_i / N$ ;  $S$  — число видов в сообществе;  $N = \sum n_i$  — общее число особей;  $n_i$  — число особей вида  $i$ , упорядоченных в последовательность от менее к более значимым видам в сообществе (предпочтительнее измерять значимость продукцией видов, однако возможна оценка и по проективному покрытию или по встречаемости);

• **индекс Фишера — Корбета — Вильямса** (Fischer, Corbet, Williams) —

$$ED_2 = a \text{ из уравнения } S = a \cdot \log(1 + N/a),$$

где  $a$  — показатель разнообразия; высокое значение  $a$  означает большое число редких видов (с небольшой плотностью);

• **показатель Симпсона** ([Simpson]); у Р.Маргалефа — **показатель Гайни — Симпсона** —

$$ED_3 = \sum_{i=1}^S [n_i / N]^2,$$

• **индекс Макинтоша** (Mcintosh) —

$$ED_4^2 = \sum_{i=1}^S n_i^2,$$

• **индекс Бриллюэна — Маргалефа** (Brillouin, Margalef) —

$$ED_5 = 1/N \cdot \{\log_2(N! / [n_1! \cdot n_2! \cdot \dots \cdot n_s!])\},$$

• **индекс Глисона** (Gleason) —

$$ED_6 = S / [\ln(N)],$$

- семейство средних степенных Хилла (Hill) —

$$ED_7(\mathbf{a}) = \left[ \sum_{i=1}^S p_i^a \right]^{1/(1-a)}$$

В последнем случае при разных значениях параметра  $\mathbf{a}$  можно получить целый спектр индексов разнообразия. Так,  $ED_7(\mathbf{0}) = S$ ,  $ED_7(\mathbf{1}) = f(\mathbf{ED})$  — экспоненциальный индекс Шеннона — Уивера,  $ED_7(\mathbf{2}) = 1 / ED_3$ .

**Модели распределения значимости видов** — формализация кривых относительных оценок значимости видов в сообществе:

- гипотеза случайных границ между экологическими нишами Р.Мак-Артура (MacArthur) —

$$n(\mathbf{k}) = (N/S) \cdot \sum_{i=1}^k [1/(S-i+1)],$$

где  $S$  — число видов в описании,  $N = \sum n(i)$  — сумма значимостей всех видов,  $n(\mathbf{k})$  — значимость вида  $\mathbf{k}$  в ряду от  $i = 1$  (наименее значимый вид) до  $i = S$  (наиболее значимый вид);

- гипотеза «перехвата» экологических ниш, или геометрический ряд И.Мотомуры (Motomura) —

$$n(i) = n_1 \cdot C_i^{(i-1)},$$

где  $n(i)$  — значимость вида  $i$  в ряду от  $i = 1$  (наиболее значимый вид) до  $i = S$ ,  $C_i^{(i-1)} = n(i) / n(i-1)$ ;

- гипотеза формирования видами оценок значимости в соответствии с логнормальным распределением Ф.Престона (Preston) —

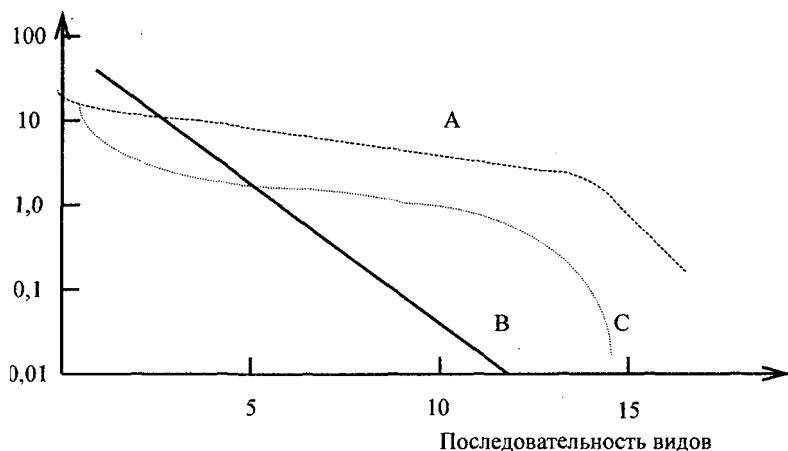
$$S_r = S_0 \cdot \exp[-(aR)^2],$$

$$S = \sum S_r = S_0 \cdot \sqrt{\pi / a},$$

где  $S_r$  — число видов в октаве, удаленной на  $R$  октав от модального интервала, содержащего  $S_0$  видов;  $a = \text{const}$  — постоянная, связанная со стандартным отклонением данного распределения, которая часто оценивается величиной  $a = 0,2$ .

Модели распределения значимости видов позволяют ответить на вопросы: как происходит деление пространства ресурсов (экологических ниш) между видами и каким образом формируются количественные соотношения между значимостями видов? На рис. 2.26 представлены три теоретические кривые, соответствующие моделям Мак-Артура, Мотомуры и Престона, заимствованные из работы Р.Уиттекера [249, с. 100].

Относительная значимость,  
 $n(k)$ , %



**Рис. 2.26.** Кривые значимости видов: **A** — модель Мак-Артура, **B** — модель Мотомуры ( $C = 0,5$ ), **C** — модель Престона

В той же работе Р.Уиттекера [249] приведены кривые значимости видов для природных объектов, хорошо соответствующие теоретическим кривым: **A** — гнездящиеся пары птиц (плотность) в листопадном лесу Западной Вирджинии (США); **B** — чистая продукция видов сосудистых растений в субальпийском пихтовом лесу гор Грейт-Смоки-Маунтинс (штат Теннесси, США); **C** — чистая продукция сосудистых растений в листопадном лесу в ущелье гор Грейт-Смоки-Маунтинс.

**Постулаты видового обеднения** — основные закономерности, которые автоматически осуществляются в ходе нарушения экологического разнообразия в сообществе и которые необходимо учитывать в процессе хозяйственной деятельности (борьба с вредителями, акклиматизация и пр.). При этом различают:

- нарушение консорционной целостности (с исчезновением вида консорта-детерминанта, образующего консорцию, исчезают и многие виды-консорты; «никто не гибнет в одиночку»);

- вновь внедрившийся вид приводит к перераспределению пространства экологических ниш сообщества, сужает возможности менее конкурентоспособных видов и тем самым «подталкивает» их к исчезновению или сокращению численности («со своим уставом — в чужой монастырь»);

- при исчезновении трофической цепи (сети) видов возникает новая трофическая цепь (сеть) из видов-аналогов, позволяющая перерабатывать

поступающую извне энергию, но зачастую более «бедная» по экологическому разнообразию {«*свято место пусто не бывает*»};

- с антропоцентристской точки зрения, замена видов или трофических цепей (сетей) может быть в хозяйственном плане как желательна, так и нежелательна, причем второе происходит чаще (следует учитывать большую «реактивность» рудеральных видов при «освобождении» пространства экологических ниш («*старый друг лучше новых двух*») — в этом проявляется **третий закон-афоризм экологии Б.Коммонера** [Commoner, 301]: *природа «знает» лучше* (nature knows best).

**Правило Монора об условиях представления рода одним видом:** в однородных условиях и на ограниченной территории какой-либо род, как правило, представлен только одним видом. Правило сформулировано А.Монором (Monar) в 1919 г.

**Правило Крогеруса о доминировании видов в экстремальных условиях:** в биотопах с экстремальными условиями, как правило, доминируют узкоспециализированные виды с относительно большим количеством особей. Это правило, сформулированное Р.Крогерусом (Krogerus) в 1932 г., «перекликается» с *биоценотическими принципами Тинемана*.

**Правило де Кандоля — Уоллеса (географическая обусловленность изменения разнообразия):** по мере продвижения с севера на юг, как правило, наблюдается увеличение видового разнообразия сообществ. Увеличение общего биологического разнообразия при движении от полюсов к тропикам связано с возрастанием в этом же направлении роли биотических факторов в организации сообществ (улучшение условий местообитания увеличивает значимость взаимодействия видов) и со снижением роли факторов абиотических (для заполярных экосистем главную роль играет экстремальность факторов среды). Правило независимо друг от друга сформулировали А. Де Кандоль (De Candolle) в 1855 г. и А.Уоллес (Wallece) в 1859 г. Много убедительных примеров, подтверждающих справедливость этого правила, можно найти в монографии французского географа Э.Реклю (Reclus) «Земля. Описание жизни земного шара» [199, 200].

Еще одну особенность проявления этого правила подчеркивает Ю.И.Чернов [270, с. 503], отмечая, что по градиенту «север — юг» в формировании биологического разнообразия нарастает роль эволюционно более продвинутых таксонов и падает удельный вес относительно примитивных групп; «...вероятно, в самой сущности жизни и ее эволюции заложен\*) то, что примитивные группы в принципе не способны давать столь высокие уровни видового разнообразия, как более прогрессивные там, где для них благоприятны условия».

Следует учесть, что зоогеографические районирования сильно зависят от крупных таксономических групп, положенных в их основу [167]: например, значительно различаются зоогеографические деления земного



шара, полученные по стрекозам [15, 1981] и по фауне птиц и млекопитающих А.Уоллеса [Wallace, 369].

**Правило минимума видов Ремане** — парадокс солоноватых вод, согласно которому минимум разнообразия морских и пресноводных видов животных наблюдается, как правило, в экотонной зоне (при солёности 5—8%); это правило известно и как *эффект Ремане* [Remane, 354].

**Правило Дарлингтона (связи размеров острова с числом видов):** уменьшение площади острова в десять раз сокращает число обитающих на нем животных (в частности, амфибий и рептилий), как правило, вдвое. В качестве подтверждения этого правила см. данные таблицы 2.14, составленной Ф.Дарлингтоном [72]:

Таблица 2.14

**Приблизительное соотношение площади островов Вест-Индии и числа видов амфибий и рептилий на них**

Приблизительная площадь, миль <sup>2</sup>	Теоретическое число видов	Действительное число видов
40 000	80	76—84
4 000	40	39—40
400	20	—
40	10	9
4	5	5

\* \* \*

Интересные рассуждения о целях развития экосистем можно найти в статье Е.Н.Букваревой и Г.М.Алещенко [26]. Эти исследователи исходят из того, что рост разнообразия (сложности) не является критерием эффективности развития биосистем в целом, цель исследований Е.Н.Букваревой и Г.М.Алещенко — «...экстремизация какого-то другого параметра. В качестве одного из наиболее общих критериев эффективности биосистем можно рассматривать комплекс, объединяющий минимизацию производства энтропии и максимизацию интенсивности потоков вещества, энергии или информации через систему...» [26, с. 30]. На основе этого допущения авторы предлагают различать динамику оптимального уровня биоразнообразия в случайно меняющейся среде для систем с четкой функциональной структурой (например, сообщество) и систем из более или менее однотипных взаимозаменяемых элементов (например, популяция). В условиях дестабилизации среды разнообразие первых уменьшается, а вторых — растет; при стабильности факторов среды идут обратные процессы.

Завершая рассмотрение проблем экологического разнообразия, остановимся на красивом образе, который предложили в 1981 г. экологи

Стэнфордского университета (США) Пауль и Энне Эрлих (P. and A. Ehrlich) [см. об этом: 26]: разнообразие подобно заклепкам самолета — каждая заклепка играет малую, но значимую роль для нормального функционирования целого. Потеря же любой из заклепок ослабляет систему, а при потере некоторого их числа гибель системы становится неизбежной. В 1991 г. несколько иную точку зрения высказал австралийский эколог Б.Уолкер (Walker): большинство видов в экосистеме «избыточны» и напоминают, скорее, пассажиров самолета, чем его заклепки [см. об этом: 26].

Эти модели стали предметом обсуждения на Международной конференции по оценке глобального биоразнообразия, состоявшейся 27 февраля — 3 марта 1994 г. в США в Калифорнии. На этой конференции приводились примеры как в пользу «модели заклепок» (экспериментально была доказана положительная корреляционная связь прироста фитомассы и числа видов в сообществе однолетних трав), так и в пользу «модели пассажиров» (леса умеренной зоны Северного полушария характеризуются примерно одинаковой продуктивностью при значительном различии в них числа видов деревьев и кустарников: в лесах Восточной Азии — 876 видов, Северной Америки — 158, Европы — 106).

#### 4.7. Экология сообществ (синэкология)

Термин «экосистема» был введен в 1935 г. английским экологом и геоботаником Артуром Тенсли (Tansley). **Экосистема** (от греч. oikos — дом, место; systema — целое, составленное из частей) — **функциональная система, включающая в себя сообщество живых организмов и их среду обитания**. Весьма наглядно иллюстрирует это французский эколог Р.Дажо [68, с. 260]:

**экосистема = биотоп + биоценоз.**

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.27).

**Концепция экосистемы** — любая биосистема, включающая все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество, биоценоз) на данном участке территории и взаимодействующая с физической средой так, что поток энергии создает достаточно четко определенные биотические структуры с круговоротом веществ между живой и неживой частями, представляет собой *экологическую систему (экосистему)*. **Экосистема — основная функциональная единица в экологии.**

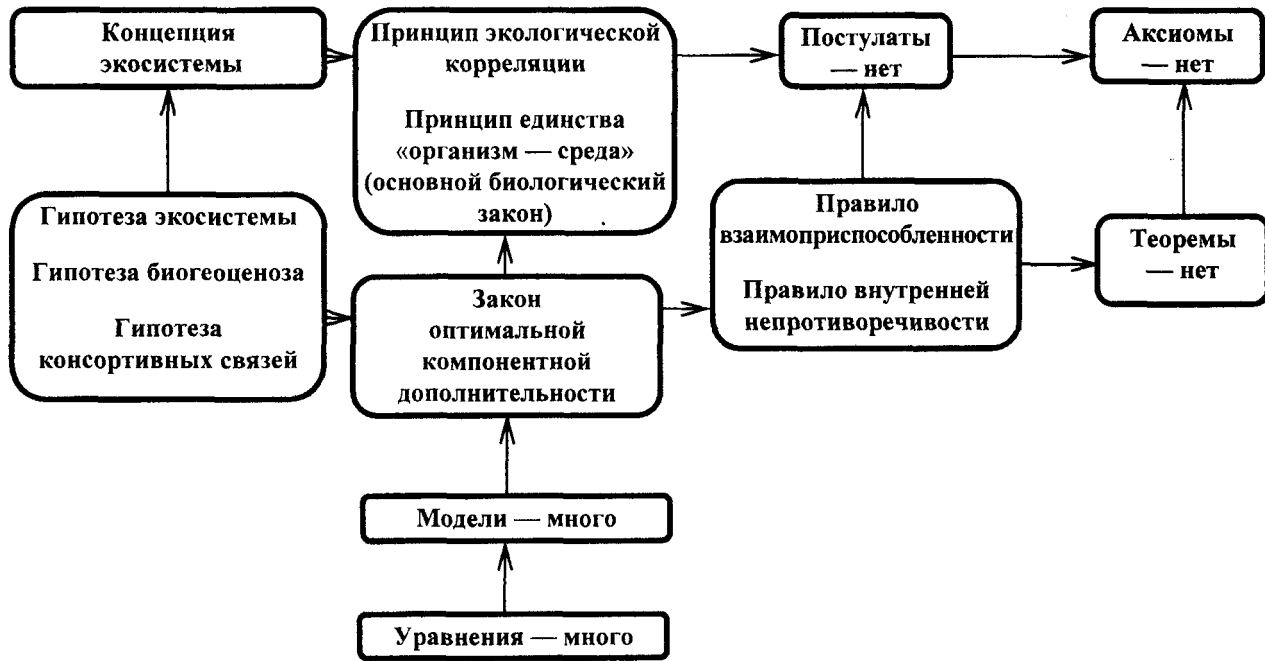


Рис. 2.27. Экология сообществ (синэкология)

Один из основоположников экологии, профессор Московского университета К.Ф. Рулье [218, с. 88] в работе «Жизнь животных по отношению ко внешним условиям» писал: «Приляг к лужице, изучи подробно существа — растения и животных, ее населяющих, в постепенном развитии и взаимно непрестанно перекрещивающихся отношениях организации и образа жизни, и ты для науки сделаешь несравненно более, нежели многие путешественники... Полагаем, задачей, достойной первого из первых ученых обществ, назначить следующую тему для ученого труда первейших ученых: "Исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных в их постепенном взаимном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий". Пока ни одно общество не решилось предложить такой задачи, и не решилось по весьма достойной причине — оно знает, что не нашло бы даже сколько-нибудь удовлетворительного ответа». Какие же группы организмов мы увидим в этих «трех вершках»?

С точки зрения трофических отношений, экосистема состоит из двух групп организмов: **автотрофных** (самостоятельно «питающихся», осуществляющих в основном фиксацию световой энергии и использующих простые неорганические вещества для построения сложных веществ) и **гетеротрофных** (питающихся другими, для которых характерны утилизация, перестройка и разложение сложных веществ). Это разделение было предложено в 1885 г. немецким биологом В.Пфеффером (Pfeffer). Однако еще раз подчеркнем (см. раздел 1), что одним из первых, кто разделил эти группы организмов, был великий химик Антуан Л.Лавуазье (Lavoisier). Луи Пастер (Pasteur) еще в апреле 1862 г. в Докладе министру просвещения Франции об успехах химических и биологических наук «Роль брожения в природе» писал: «Слова Лавуазье указывают с поразительной точностью на три составных элемента, к которым сводится проблема непрерывности жизни на поверхности Земли {*продуценты, консументы и редуценты в современной экологической терминологии.*— Г.Р., Ф.Р.)... Мы знаем, что вещества, извлекаемые из растений, будучи оставленными на воздухе, начинают бродить и постепенно исчезают. Мы знаем, что трупы животных подвергаются гниению, и от них остаются одни скелеты... Для того, чтобы он замкнулся {*круг превращений жизни.*— Г.Р., Ф.Р.}, необходимо превращение органического вещества мертвого растения или животного в неорганические вещества...

Как происходят все эти превращения? Вот проблема, которая поддается на множество других интересных и перспективных задач... Я прихожу к выводу, что разрушение органической материи обусловлено, в первую очередь, размножением микроскопически малых организмов, наделенных способностью вызывать диссоциацию сложных органических веществ или медленное их сжигание при фиксации кислорода — способностью, которая делает эти организмы самыми активными

участниками жизненно необходимого процесса возвращения в атмосферу всего, что отжило...».

Ю.Одум [175] для удобства описания выделяет в составе экосистемы следующие компоненты:

- **неорганические вещества** (С, N, P, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O и т.д.);
- **органические вещества** (белки, углеводы, липиды, гуминовые кислоты и т.д.);
- **климатический режим** (температура и другие физические факторы);
- **продуценты** (автотрофные организмы — главным образом зеленые растения, которые способны создавать пищу из простых неорганических веществ);
- **макроконсументы** или **фаготрофы** (гетеротрофные организмы — главным образом животные, которые поедают другие организмы или частицы органического вещества);
- **микрoконсументы, сапрофиты, редуценты** или **осмотрoфы** (гетеротрофные организмы, преимущественно бактерии и грибы, которые разрушают сложные органические соединения мертвой протоплазмы, поглощают некоторые продукты разложения и высвобождают неорганические вещества, пригодные для использования продуцентами, а также органические вещества, способные служить источниками энергии, ингибиторами или стимуляторами для других биотических компонент экосистемы).

В этой классификации первые три группы компонентов представляють абиотическую часть экосистемы, остальные — биотическую.

Р.Вигерт и Д.Оуэнс [Wiegert, Owens, 378] делят **гетеротрофов** на две группы (учитывается разрыв во времени между потреблением живого и мертвого вещества):

- **биофаги** (организмы, поедающие другие живые организмы);
- **сапрофаги** (организмы, питающиеся мертвым органическим веществом).

Три живые группы компонентов экосистемы, разделение которых проведено по типу питания (*продуценты, макро- и микрoконсументы*), рассматриваются Р.Уиттекером [Whittaker, 377] как «функциональные царства природы».

Экосистема может быть подразделена на целый ряд более мелких структурных единиц (на *ценоэлементы*), наиболее полный обзор которых был дан А.А.Корчагиным в 1976 г. [118] (правда, применительно к растительным сообществам; в частности, обсуждалось около 30 понятий). Кратко прокомментируем некоторые из них.

**Синузия** — пространственно и экологически обусловленная часть фитоценоза, отражающая внутрифитоценотическую ассоциированность, **синузия** — это *субфитоценоз* [156]. Об объеме этого понятия продолжают множественные дискуссии. Наиболее удачным следует признать

определение В.Н.Сукачева и А.П.Шенникова: «Синузии — структурные части фитоценоза, ограниченные в пространстве или во времени (занимающие определенную экологическую нишу), отличающиеся одна от другой в морфологическом, флористическом, экологическом и фитоцено- тическом отношениях» [цит. по: 185, с. 159]. Термин «синузия» был введе- н в 1917 г. Э.Рюбелем (Rübel), но стал активно пропагандироваться Х.Гамсом (Gams) с 1918 г., выделившим три порядка синузии:

- группировки одного вида (соответствуют объему ценопопуля- ции или даже консорции; так, в синузию сосны Х.Гамс включал и оме- лу, и гусениц *Cnethocampa*);
- группировки многих видов, которые являются экологически го- могенными и принадлежат одной жизненной форме (понимание сину- зии, поддерживаемое большинством исследователей);
- группировки эколого-биоморфологически разных видов (*гипер- синузия*).

Различают **сезонные синузии**, существующие в сезонном цикле лишь часть вегетационного периода (эфемероиды в лесу или в пустыне).

*Полисинузиальность* характерна для сложных многоярусных сооб- ществ, сформированных организмами разных жизненных форм (напри- мер, леса); в этих случаях синузия опосредствуется как *ярус*. Подчерки- вают еще одно свойство синузии — «...их относительную автономность, выражающуюся в том, что синузии одного и того же типа могут сосу- ществовать с синузиями иных типов в разных комбинациях» [100, с. 167].

Наконец, Б.Н.Норин [170] предлагал различать четыре типа *ассоци- рованности синузии*:

- конгломеративные (сопряженные экотопически);
- агломеративные (к экотопической сопряженности добавляется слабое фитоцено- тическое взаимовлияние);
- комбинативные (ценотические связи устанавливаются между некоторыми синузиями);
- ассоциативные (все синузии ценотически связаны благодаря нали- чию мощной эдификаторной связи).

Схема Б.Н.Норина переусложнена, и сами названия синузии Т.А.Ра- ботнов [185] считал неудачными; однако эта схема демонстрирует еще одно важное свойство — *синузиальную непрерывность*, так как границы между данными типами синузии установить непросто.

**Ценоячейка** — элементарное ценотическое образование, объеди- няющее растения с индивидуальными топическими трофическими кон- курентными отношениями (непосредственными взаимодействиями через среду); термин предложен В.С.Ипатовым в 1966 г. «Легче всего предста- вить это образование (*ценоячейку*.— Г.Р., Ф.Р.) на примере древостоя.

Если деревья стоят близко друг от друга, они неизбежно вступают во взаимоотношения, при этом между соседними особями устанавливается непосредственный контакт. Если деревья, образующие древостой, морфологически сходны (их надземные и подземные ассимилирующие органы расположены в одних слоях) и обладают сходными экологическими потребностями, между ними устанавливаются конкурентные отношения... Морфологическая выраженность ценочейки определяется рядом причин, в первую очередь возрастом древостоя» [100, с. 165]. Можно констатировать, что ценочейка особи задается размерами фитогенного поля А.А.Уранова [250].

**Ценом.** В.С.Ипатов [100] выделяет ценочейки в пределах только одного яруса, а В.И.Василевич [33] — в пределах всех ярусов по фитогенным полям наиболее ценотически мощных видов растений (по деревьям в лесу). Фактически понятие «ценочейка» В.И.Василевича оказывается синонимом другой единицы, которую В.С.Ипатов называет *ценомом* (эдификатор — ценочейка). Достаточно четко выраженные ценомы формируются на лугах в результате воздействия одиночно стоящих деревьев и групп кустарников.

**Гильдия** — группа видов, которые делят один и тот же ресурс и потому связаны отношениями наиболее острой конкуренции. Термин предложен Р.Роутом (Root) в 1967 г. Примером могут служить кенгуру и овца — крупные травоядные животные, при совместном обитании питающиеся почти одной и той же пищей, шмели видов *Bombus appositus* и *B. kirbyellus* («длиннохоботные»), предпочитающие растения с длинными венчиками, особенно *Delphinium barbeyi*, или шмели видов *Bombus bifarius*, *B. sylvicolla* и *B. frigidus* («короткохоботные»), питающихся на всевозможных сложноцветных и на иван-чае (*Chamaenerion angustifolium*), у которых довольно короткие венчики.

Понятие «гильдия» чаще используется экологами-зоологами, так как в растительных сообществах виды делят одни и те же ресурсы (свет, элементы питания, воду и пр.). Тем не менее как о гильдиях можно говорить, по-видимому, и о синузиях, в которых популяции делят одно и то же пространство и потому наиболее интенсивно конкурируют за одни и те же ресурсы (например, ярус деревьев в лесу умеренной широты; синузия весенних эфемероидов в широколиственном лесу; синузия однолетников в пустыне, развивающаяся после осадков и т.д.).

**Консорция** — (см. далее *гипотеза консортивных связей*).

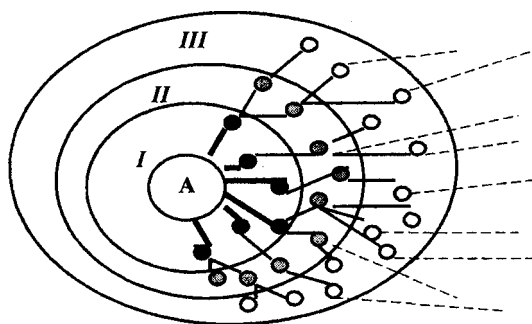
**Гипотеза экосистемы** Тэнсли — по определению А.Тэнсли (Tansley), под экосистемой понимается функциональная система, включающая в себя сообщество живых организмов и среду их обитания. Ф.Эванс (Evans) предложил расширить понятие экосистемы, используя этот термин для определения любой части жизни, взаимодействующей с окружением (от особи до биосферы или, по меткому выражению

В.В.Мазинга, «от кочки до оболочки»). С этой точки зрения определе-ние-гипотеза Тэнсли более конкретно.

*Г и по тез а биогеоценоза* Сукачева подробно рассматривается в разделе 2.1.

*Гипотеза консортивных связей* Беклемишева — Раменского — представление о существовании основной ячейки трансформации энергии в экосистеме, являющейся ее структурной частью и называемой *консорцией*. Важной отличительной чертой консорции является общность «эволюционной судьбы», взаимное приспособление видов-консортов друг к другу в процессе эволюции (*коадаптация*). Представления о консорции были независимо друг от друга сформулированы зоологом В.Н.Беклемишевым в 1951 г. и ботаником Л.Г.Раменским в 1952 г.

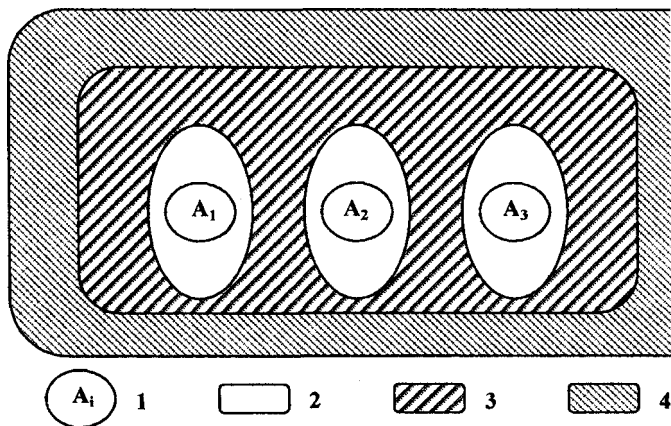
Большой теоретический и методический вклад в изучение консорции был сделан эстонским геоботаником В.В.Мазингом [137]. В частности, он различал индивидуальные, клональные, популяционные, региональные, видовые консорции. В качестве ядра *индивидуальной консорции* обычно выступает автотрофное растение-эдификатор, компонентами (видами-консортами) являются непосредственно связанные с ним (трофически и топически) организмы (рис. 2.28).



**Рис. 2.28.** Схема консорции [Мазинг, 137]: А — ядро (детерминант) консорции, I, II, III — концентры; темные кружки в концентре I — фитофаги, фитопаразиты, симбионты, эпифиты; светлые кружки в других концентрах — в основном зоофаги и зоопаразиты

Ядром *популяционной консорции* является вся популяция или вид в целом (рис. 2.29), *синузальной консорции* — виды одной экобиоморфы (например, темнохвойные деревья).





**Рис. 2.29.** Схема консорции [Мальцев, 139]:

**1** — особь детерминант; **2** — консорты (аналог концентрам I, II, III на рис. 2.28); **3** — супраконсорты (или популяционная консорция по Мазингу); **4** — «посетители» (неконсортивные элементы)

Кроме того, В.В.Мазинг [137] различал консорции по числу трофических *уровней-концентров*, на которых происходит трансформация энергии (концентры автотрофов, фитофагов, зоофагов первого порядка, зоофагов второго порядка и т.д.). По мере повышения уровня концентра меняется соотношение его факультативных и облигатных элементов, что переводит консорцию из дискретных ячеек трансформации энергии в класс непрерывных явлений.

Большинство активно проходивших в 60—70-х гг. XX в. дискуссий о структуре консорции сводилось к решению трех основных вопросов [139, с. 47]:

- может ли быть детерминантом любой (автотрофный или гетеротрофный) организм или консорция связана с автотрофным неэпифитным растением?
- связана ли консорция с отдельной особью детерминанта или со всей его популяцией?
- какого характера связи следует относить к консортивным (в частности, следует ли придерживаться представлений о поликонцентральной структуре консорции, отражающей положение того или иного вида в пищевой цепи)?

На эти вопросы В.И.Мальцев [139] дает такие ответы:

- важен не способ производства органического вещества, а размеры организма и его способность «контролировать» среду (в этом контексте

роль автотрофов выше, хотя и не исключается консорция с детерминантом-гетеротрофом);

- консорцию следует связывать с ценопопуляцией детерминанта (популяционная консорция по Мазингу);

- консортивные связи различаются по своей приуроченности к ценопопуляции детерминанта [например, манника водного (*Glyceria maxima*)], собственно консорты [личинки хирономид (массовые виды *Glyptotendipes glaucus* и *Pentapedilum sordens*)], супраконсорты (хищные пиявки рода *Erpobdella*, брюхоногие моллюски *Lymnea stagnalis* и *Planorbarius corneus*) и «посетители» (представители нектона — рыбы).

Между детерминантом консорции и консортами существуют разнообразные связи, которые, основываясь на результатах классификации Т.А.Работнова [185], можно свести к следующему (табл. 2.15).

Таблица 2.15

### Классификация консортивных связей растений с их консортами

Характер связей 1	Интерпретация 2
<i>Воздействие детерминанта консорции на консорты</i>	
Фабрические	Представляет консортам или опору (для лиан), или материал для устройства гнезд.
Трофические	Снабжает консорты энергией или веществами, источником которых могут быть живые органы детерминанта, его диаспора и пыльца, прижизненные выделения, отмершие органы и пр.
Форические	Опыление цветов и распространение диаспор детерминанта консорции.
Дефензивные	Обеспечивает защиту консортов от их врагов.
Аттрактивные и репеллентные	Выделяет вещества, привлекающие или отпугивающие консортов.
Улучшение условий произрастания	Участвует в образовании общих условий обитания (микроклимат, микрочувствительные особенности и пр.).
<i>Воздействие консортов на детерминант консорции</i>	
Фабрические	Использование детерминанта как места и как материала для устройства гнезд.
Трофические	Использование детерминанта в качестве источника энергии и элементов минерального питания. Улучшение обеспечения детерминанта элементами минерального питания (фосфором — микоризообразующие грибы, азотом — азотфиксирующие симбионты); обеспечение элементами минерального питания и, частично, энергией насекомоядных растений-детерминантов.
Контактные	Травмирование надземных и подземных органов (обгрызание листьев, обламывание ветвей, повреждение

Характер связей	Интерпретация
1	2
	корневой системы и пр.); иногда это сопровождается вегетативным размножением детерминантов.
Ассоциативные	Обеспечение детерминанта элементами минерального питания в результате разложения и минерализации его отмерших органов сапрофитными консортатами.
Форические	Перенос консортатами пылицы и диаспор.
Патогенные	Выделение консортатами-эндобионтами токсичных метаболитов в ткани детерминанта.
Эдифицирующие	Изменение среды обитания детерминанта в результате деятельности консортов-животных.
Дефензивные	Защита детерминанта (яблоня — муравьи — тля).
Ареалографические	Влияние консортов-опылителей на границы распространения детерминанта.

Консорты эксплуатируют отдельные особи детерминанта, их обилие в большей степени определяется физиологическим состоянием детерминанта. Супраконсорты эксплуатируют уже ценопопуляцию детерминанта и меньше подвержены его детерминирующему влиянию. Таким образом, консортивная сукцессия должна идти от преобладания топических связей над трофическими (превалирование супраконсортов над консортатами) по направлению к росту трофических отношений (возрастание относительной доли собственно консортов). Этот вывод подтверждается данными Л.Н.Зимбалева [88], показавшей, что по мере становления гидробиологического режима Кременчугского и Киевского водохранилищ наблюдались уменьшение обилия прибрежно-фитофильных видов (в подавляющем большинстве — супраконсортов) и рост относительного обилия фитофильных видов (в основном — консортов).

А.А.Корчагин [118] и Т.А.Работнов [185] различали пять форм динамики консорций:

- *сезонную* (связанную с сезонными изменениями компонентов консорций),
- *флуктуационную* (разногодичные изменения численности и жизненного состояния консортов),
- *сукцессионную* (связанную с сукцессиями растительных сообществ),
- *онтогенетическую* (связанную с онтогенетическим развитием ядра консорций),
- *эволюционную*.

«Таким образом, роль консорций в системе экологических отношений такова, что они являются естественными концентраторами жизни в наиболее активных участках пространства (используемого с максимальной для данных условий эффективностью), определяющими направленность

продукционных процессов и процессов потребления органического вещества» [139, с. 49—50].

**Принцип экологической корреляции:** в экосистеме все входящие в нее виды живого и абиотические компоненты функционально соответствуют друг другу и взаимосвязаны (**первый закон-афоризм экологии Б.Коммонера: все связано со всем**). Выпадение одной части системы (например, уничтожение некоторого вида) неминуемо ведет к исключению всех более тесно связанных с ним видов и функциональному изменению экосистемы в целом. Например, уничтожение ядра консорции (см. рис. 2.28) приведет к значительному исключению организмов центра I, в меньшей степени скажется на организмах центра II и может вообще не повлиять на организмы центра III, которые «переключатся» на другие консорции.

**Принцип единства «организм — среда» (основной биологический закон)** Рулье — Сеченова — закон, согласно которому между живыми организмами и окружающей их средой существуют тесные взаимоотношения, взаимозависимости и взаимовлияния, обуславливающие их единство. Постоянный обмен энергией, веществом и информацией между организмом и средой материализует и делает пластичным такое единство. *Экосистема — открытая система (второй закон-афоризм экологии Б.Коммонера: все должно куда-то деваться — everything must go somewhere)*. В системе «организм — среда» главенствующую роль играет именно организм (живое вещество), что было впервые показано В.И.Вернадским (*аксиома биогенной миграции атомов*; см. раздел 5.12).

В 1850 г. К.Ф.Рулье, профессор Московского университета и признанный основатель московской школы эволюционистов, писал: «Вся история животного (как и всего действительно существующего) показывает.., что животное, предоставленное самому себе, удаленное от внешнего мира, не может ни родиться, ни жить, ни умереть. Для совершения полного круга развития нужно обоюдное участие двоякого рода элементов, принадлежащих животному и элементов для него внешних. *Закон двойственности жизненных элементов или закон общения животного с миром. Этот закон имеет самое общее, мировое значение (курсив автора. — Г.Р., Ф.Р.)*» [219, с. 78].

В 1861 г. физиолог И.М.Сеченов независимо от К.Ф.Рулье приходит к аналогичным выводам: «Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен; поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него. Так как без последней существование организма невозможно, то споры о том, что в жизни важнее, среда ли, или само тело, не имеют ни малейшего смысла» [229, с. 533].

Из многочисленных современных интерпретаций этого закона остановимся на его видении ихтиологом Г.В.Никольским [169, с. 23]: «Каждый вид приспособлен к своей специфической среде, к определенной пище, хищникам, температуре, солености воды и другим элементам внешнего мира, без которых он не может существовать. Вид и его среда представляют собой диалектическое противоречивое единство — единство противоположностей. *Закон противоречивого единства организма и среды*, вытекающий из общей закономерности единства внешнего и внутреннего, *есть один из основных биологических законов*. Только опираясь на эту закономерность, могут успешно развиваться все отрасли биологии».

***Закон оптимальной компонентной дополнителности:*** никакая экосистема не может самостоятельно существовать при искусственно созданном значительном избытке или недостатке какого-либо экологического компонента (как биотического, так и абиотического). Сразу подчеркнем, что этот закон не распространяется на случаи «стопроцентного насыщения» (естественно, водная экосистема может развиваться только в водной среде). Этот закон может рассматриваться как развитие *принципа лимитирующих факторов Либиха — Шелфорда* (см. раздел 4.1). При этом «нормой» экологического компонента Н.Ф.Реймерс [198] рекомендует считать ту, которая обеспечивает экологическое равновесие именно данной экосистеме в сложившемся балансе всей иерархии природных систем.

***Модели экосистем:*** количество моделей экосистем огромно и продолжает экспоненциально расти; вопросами моделирования экосистем занимается *математическая экология*.

***Правило взаимоприспособленности*** Мёбиуса — Морозова: все виды в биоценозе приспособлены друг к другу настолько, что их сообщество составляет внутренне противоречивое, но единое и взаимно увязанное системное целое (в природе нет «полезных» и «вредных» видов, все виды, как правило, взаимоприспособлены). Правило было сформулировано немецким гидробиологом Карлом Мёбиусом (Möbius) в 1877 г. (тогда же он предложил и понятие «биоценоз»). В 1912 г. Г.Ф.Морозов в книге «Учение о лесе» [160, с. 392] писал: «...в природе не существует полезных и вредных птиц, полезных и вредных насекомых, там все служит друг другу и взаимно приспособлено».

***Правило внутренней непротиворечивости:*** в естественных экосистемах деятельность входящих в них видов, как правило, направлена на поддержание этих экосистем как среды собственного обитания.

«Наилучшее соответствие между организмами и изменяющимися условиями неизбежно предполагает некий компромисс между приспособлением к переменам и способностью к их переживанию. В условиях многократного воздействия циклических изменений на последовательные поколения организмов естественный отбор привел к возникновению ряда особенностей образа жизни, которые и сами по себе являются циклическими (*проявление правила внутренней непротиворечивости*.— Г.Р., Ф.Р.). К числу таких особенностей относятся: диапауза насекомых, ежегодное сбрасывание листьев листопадными деревьями, суточные движения листьев, приливно-отливный ритм перемещений у литоральных крабов, годовой цикл функционирования репродуктивных систем и сезонный цикл изменения густоты меха у млекопитающих» [17, т. 1, с. 57].

Наиболее яркими примерами соответствия между организмами и средой могут служить пищевые взаимоотношения (зависимость коалы от листьев эвкалипта или панды от побегов бамбука), мутуалистическая связь между азотфиксирующими бактериями и корнями бобовых растений, а также взаимодействия в системе «паразит — хозяин».

#### **4.8. Структура сообществ (общие закономерности, континуум)**

Соотношение *дискретности* и *непрерывности* в экосистемах — один из интереснейших и важнейших вопросов современной экологии. Косвенным доказательством тому являются непрекращающиеся дискуссии по этой проблеме.

Противопоставление взглядов на природу экосистем (точнее, растительности как автотрофной составляющей экосистем) сложилось прежде всего в геоботанике. Представления о дискретности фитоценозов (организмистские аналогии) связаны с работами американского эколога начала XX века Ф.Клементса. Заметим, что Ф.Клементс продолжил философско-позитивистские аналогии английского философа Г.Спенсера (Spenser), считавшего, что человеческое общество есть организм (классы общества — «органы») этого «организма»).

Однако в недрах парадигмы организмизма еще в конце прошлого столетия возникли новые представления о непрерывности растительного покрова (А.Н.Бекетов, Г.И.Танфильев, Г.Самуэльсон [Samuelsson]), которые были оформлены в 1910 г. трудами Л.Г.Раменского и американского эколога Генри Глизона (Gleason), позднее — в 1914 г.— континуум был описан итальянцем Г.Негри (Negri), а в 1926 г. французом Ф.Леноблем (Lenoble). Однако идеи континуума «пробили себе дорогу» лишь в 50—60-х гг. прошлого века, когда были выполнены оригинальные исследования

Р.Уиттекера [Whittaker, 375] и проведена исследовательская работа школы американского фитоценолога и эколога Дж.Кертиса [Curtis, 303], изучивших растительность штата Висконсин (США).

Третий этап внедрения континуальных представлений в экологию связан с бурным развитием количественных методов в 60—70-х гг. XX в. и дискуссией, проведенной журналом «The Botanical Review» в 1967—68-х гг. Из девяти участников дискуссии шесть высказались в пользу концепции континуума — В.И.Василевич (СССР), К.Гаймингем (Gimingham, Великобритания), американцы Дж.Кэнтлон (Cantlon), Х.Лит (Lieth), К.Монк (Monk) и итальянец Р.Томазелли (Tomaselli); против выступили М.Гуно (Guinochet, Франция), Ф.Иглер (Egler, США) и Р.Робинс (Robbins, Новая Гвинея). Правда, противники представлений о непрерывности растительного покрова признавали сам факт наличия переходов, но считали возможным выбраковывать такие переходные сообщества в ходе полевых исследований.

Можно констатировать, что после третьего этапа концепция континуума стала основополагающей в фитоценологии. Однако ее внедрение в экологию продолжается: фактически четвертым этапом дискуссии стало обсуждение дилеммы «холизм — редукционизм» в «Журнале общей биологии» в 1988—89-х гг. В этой дискуссии приняли участие А.М.Гиляров, Б.М.Миркин и А.К.Тимонин. Многие подобные дискуссии велись и в «Ботаническом журнале» [171; 156].

Наиболее полный и интересный обзор истории становления и современного состояния концепции континуума приведен в монографии Б.М.Миркина и Л.Г.Наумовой «Наука о растительности» [153].

В.С.Ипатов и Л.А.Кирикова [100, с. 222—232] попытались еще раз проанализировать причины, порождающие дискретность и континуум. Хотя авторы и предложили свое определение этих основных свойств растительности, в целом их позиция является традиционной — они придерживаются точки зрения о единстве непрерывности и дискретности растительного покрова, причем считают эти свойства не дополнительными друг к другу, а выраженными одновременно и всюду. Интерес представляет подробное рассмотрение причин, приводящих к континууму и дискретности. Повторный анализ этих причин (пять для континуума и шесть для дискретности) [100, с. 228] позволяет выделить среди них взаимоисключающие пары (табл. 2.16).

---

\* Хорошим примером, демонстрирующим это положение, является сравнение куска сыра (непрерывность) с плиткой шоколада (превалирование дискретности над непрерывностью).

**Причины непрерывности и дискретности растительности**

<b>Причины непрерывности</b>	<b>Причины дискретности</b>
1. Постепенность изменения среды и тесная зависимость от нее распределения видов в пространстве (непрерывность экотопа).	1. Наличие переломных пунктов в изменении прямодействующих факторов (дифференцированность экотопа).
2. Неспецифичность воздействия видов на среду.	2. Специфичность трансформации среды растениями.
3. Равномерность воздействия на среду природных факторов («рас- текание» видов в пространстве).	3. Катастрофическое воздействие природных факторов на среду и на растительный покров.
4. Непрерывность воздействия на среду и растительность деятельности животных и человека	4. Дискретность воздействия на среду и растительность деятельности животных и человека.
5. Отсутствие экологических групп видов.	5. Наличие экологических групп видов.

Если принять эти пять пар причин за основу, то на конкретном участке пространства возможно возникновение 32-х ( $2^5$ ) различных ситуаций, проанализировать которые достаточно сложно в силу того, что каждая из причин может оказывать различное по силе влияние, зачастую «уравновешивая» или «заменяя» другие причины. Однако, учитывая, что причины 1, 3, 4 и 5 отражают разные стороны одной комплексной причины, связанной с характером воздействия среды на растения, эту схему можно редуцировать всего до двух причин: непрерывности — дискретности экотопа и специфичности — неспецифичности воздействия растений на среду; тогда число возможных ситуаций сокращается до четырех.

Две «крайние» ситуации легко задают необходимые условия существования непрерывности (непрерывность экотопа и неспецифичность воздействия видов на среду) и дискретности (дифференцированность экотопа и специфичность трансформации среды растениями). Правда, в последнем случае возможна ситуация «несовпадения границ» основных причин, что приведет к возникновению более «пестрой картины» в распределении растительности, которая может идентифицироваться как непрерывность. Ситуация постепенности изменения среды и специфичности воздействия на нее растений будет в значительной степени зависеть от числа эдификаторов: для одного эдификатора (бореальная растительность) в этом случае можно говорить о дискретности; в случае полидоминантности (например, луговая растительность) на фоне непрерывности воздействия среды происходит «наложение» полей воздействия эдификаторов, что приводит к возникновению непрерывности. Наконец,



при неспецифичности воздействия видов на среду и наличии переломных пунктов в воздействии экологических факторов будет наблюдаться дискретность; например, по данным В.Д.Александровой, влияние снежного покрова на растительность тундры [см. об этом: 100, с. 229].

С этих позиций можно говорить о превалировании непрерывности над дискретностью в растительности, однако *само наличие дилеммы «дискретность — непрерывность» заставляет использовать различные методы изучения растительности и экосистем в целом — и классификацию, и ординацию*, причем классифицируют не только дискретные, но и непрерывные сообщества (например, растительные сообщества лугов), так же, как и ординируют существенно дискретные сообщества (например, «крест Сукачева» для типов еловых лесов).

Еще одна группа критериев (в какой-то степени пересекающаяся с критериями В.С.Ипатова и Л.А.Кириковой) приведена в таблице 2.17. Здесь особо подчеркнем «разное видение» динамики сообществ в сравниваемых парадигмах (см. об этом разделы 4.10 и 4.11). Важным является и последний элемент сравниваемых парадигм, касающийся возможности построения естественной классификации сообществ.

Таблица 2.17

**Сравнение основных элементов парадигм  
организмизма и континуализма**

Элемент парадигмы	Парадигма	
	организмизм	континуализм
Понимание фитоценоза	Реальные, исторически обусловленные целостные совокупности популяций, связанные в первую очередь взаимоотношениями растений и формирующиеся под контролем эдификаторов.	Условно однородные части континуума, совокупности дифференцированных по нишам популяций, объединенных условиями среды. Вклад взаимоотношений различен в разных типах растительности.
Категории для оценки разнородности популяций в сообществе	Фитоценоотипы — типы популяций по характеру отношений друг к другу.	Типы эколого-ценологических стратегий — типы популяций по реакции на биотические и абиотические условия.
Представления о синморфологии	Ценоэлементы различаются четко.	Ценоэлементы могут различаться и четко, и иметь континуумообразную структуру.

Элемент парадигмы	Парадигма	
	организмизм	континуализм
Представления о синдинамике	Сообщества изменяются как целостные единства, детерминированно с достижением ограниченного числа климаксовых состояний.	Популяции меняются более или менее независимо, процессы носят стохастический характер, сопровождаются дифференциацией экологических ниш и завершаются климаксомозаикой (континуумом).
Представления об эволюции	Коадаптация популяций.	Сеткообразный характер эволюции.
Классификация экосистем	Возможно построение естественной иерархической классификационной системы на основе сходства эдификаторов как видов, определяющих внутреннюю сущность сообществ.	Естественная иерархическая классификация невозможна, любая классификация — приближение к естественной.

С современных позиций континуум представляет собой сложное и иерархическое явление [156; 151]. При этом различают различные формы континуума — *топографический* (постепенное изменение растительности в пространстве), *временной* (постепенное изменение растительности в ходе экологической сукцессии), *синтаксономический* (наличие переходов между классификационными единицами фитоценозов), *биоценотический* (отсутствие четких границ у каналов трансформации вещества и энергии в экосистеме).

Для обоснования идеи иерархии континуумов полезны исследования И.Хэнски [Hanski, 322]: виды расклассифицированы им по двум параметрам — по широте амплитуды их распространения и обилию (табл. 2.18).

Таблица 2.18

### Классификация видов по И.Хэнски

Обилие	Диапазон условий среды	
	широкий	узкий
высокое	виды ядра (англ. core)	горожане (англ. urban)
низкое	селяне (англ. rural)	спутники (англ. satellite)

При этом континуумы высших уровней иерархии (зональные смены, высотная поясность) формируются центральными видами с различным составом видов-спутников и видов-горожан (последние дают вспышки обилия при отсутствии центральных видов). Континуумы низших

уровней более «мобильны» и в пространстве, и во времени; на фоне ограниченного числа центральных видов непрерывность формируют виды-селяне, а мозаичность (например, в сообществах высокотравной прерии) — виды-спутники.

Причины возникновения непрерывности (либо дискретности) подробно рассмотрены выше. Здесь лишь еще раз подчеркнем зависимость степени непрерывности растительного покрова от наличия доминантов и видового разнообразия (табл. 2.19).

Таблица 2.19

**Зависимость степени непрерывности растительного покрова от числа доминантов и видового разнообразия**

Видовое разнообразие	Доминанты	
	Сильные	Слабые
Высокое	Непрерывность (тропический лес)	Непрерывность (травяные сообщества)
Низкое	Дискретность (бореальный лес)	Дискретность (пустынные сообщества); непрерывность (лишайниковый покров тундры)

Все современные методы классификации и ординации растительности в основном эвристичны и не позволяют сделать какое-либо аналитическое обобщение — это «вотчина» эмпирико-статистического моделирования [205].<sup>1</sup> Единственное, что объединяет их, — это представление о некоторых «скоплениях» и «переходах» между объектами-описаниями в соответствующем пространстве видов и экологических факторов. Поэтому можно говорить о диалектическом синтезе представлений о континууме и дискретности [4]. Именно здесь происходит единение *экстенсивных* и *интенсивных* методов исследования: первые позволяют выделить группы более или менее однородных объектов, вторые — дать для них описание механизмов функционирования, которые и выступают в ранге теоретических законов для этих групп объектов.

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.30).

**Концепция континуума** — концепция, отражающая одно из коренных свойств экосистем и позволяющая рассматривать их как непрерывную мозаику популяционных распределений, связанных условиями среды.

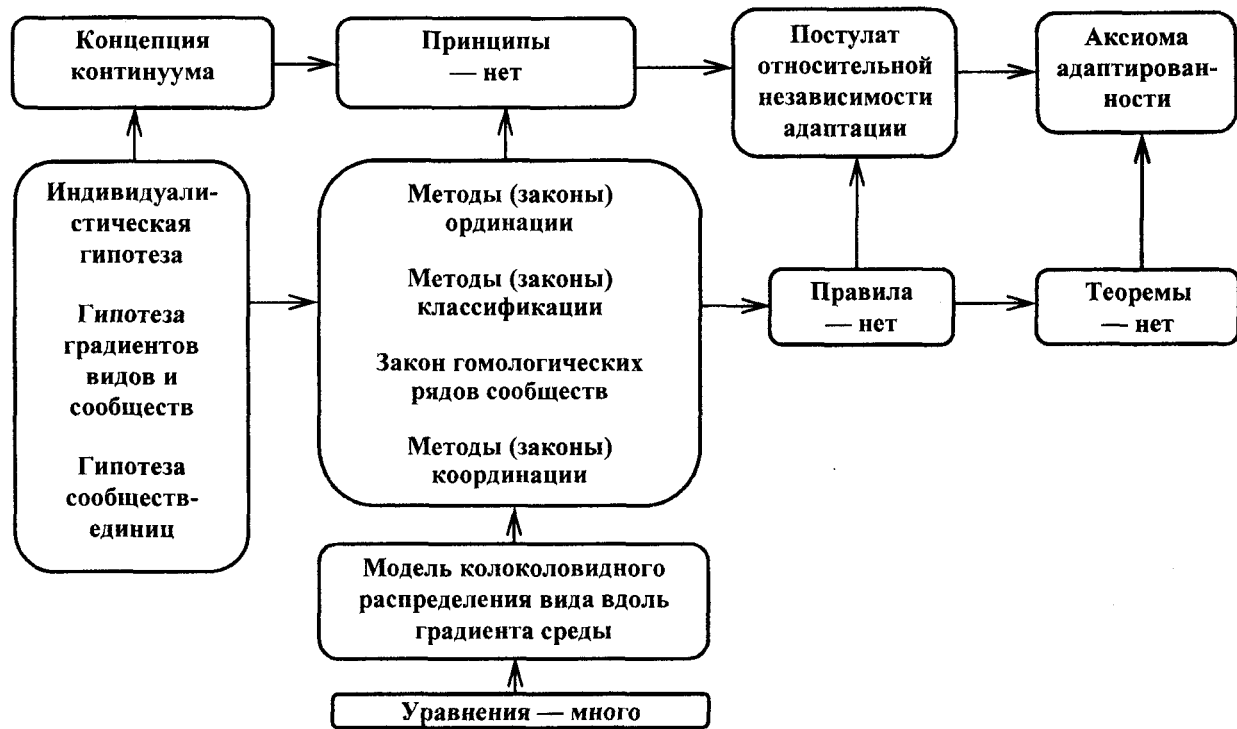


Рис 2.30. Структура сообществ (общие закономерности, континуум)

**Индивидуалистическая гипотеза** Раменского — Глизна — гипотеза, заключающаяся в признании неповторимости экологии каждого вида: «...каждое растение по-своему, своеобразно распределено по условиям среды, входя в ряд определенных группировок с другими видами. Нет двух кривых обилия, которые бы совпадали или были вполне параллельны друг другу: все кривые сложно пересекаются, на различных уровнях ориентируя свою вершину (уровень наибольшего обилия) и имея форму симметричную или неравнобокую, растянутую или сжатую с боков (стенотопные виды) и т.д. Видовая специфичность распределения, несомненно, является отражением факта *физиологического своеобразия* (курсив автора — Г.Р., Ф.Р.) каждого вида организмов. Нет сомнения, что реакция каждого организма на внешние условия своеобразна; было бы непонятной странностью если бы, вопреки этому, растения в природе маршировали в ногу» [191, с. 15].

**Гипотеза градиентов видов** (эко-, топо-, хроноклины) и **сообществ** (ценоэко-, ценотопо-, ценохроноклины) — предположения о закономерности распределения характеристик видов и сообществ вдоль отдельных факторов среды или комплексных градиентов. В известном смысле эта гипотеза является развитием *индивидуалистической гипотезы* Л.Г.Раменского.

**Гипотеза сообществ-единиц** — представление, согласно которому виды образуют группировки, характеризующие определенные четко ограниченные друг от друга типы сообществ — синтаксоны (одна из иерархий синтаксонов, построенная на флористическом подходе к классификации растительности, включает субвариант, вариант, субассоциацию, ассоциацию, подсоюз, союз, класс и дивизион).

**Методы (законы) ординации** — методы анализа и описания закономерностей распределения видов или сообществ вдоль некоторых осей (гипотеза градиентов видов и сообществ), определяющих характер варьирования компонент экосистем. **Ординация** (от лат. ordination — расположенный в порядке) — **упорядочение видов (R-анализ) или сообществ (Q-анализ) вдоль некоторых осей, определяющих характер их варьирования**

По методам различают ординации: **прямую** (ординация ведется по реальным факторам среды — экологическим, пространственным, временным), **полупрямую** (ось фактора задается максимальными и минимальными значениями при невозможности прямым способом измерить все значения фактора — например, пастбищная нагрузка) и **непрямую** (упорядочение объектов происходит вдоль направления изменения сходства между описаниями или вдоль направления связи между видами), **одномерную** (ординация ведется вдоль одного фактора или одной оси), **многомерную, экологическую** (призванную оценивать связь видов или сообществ с факторами среды, вскрывать влияние этих факторов и учитывать

распределение видов вдоль них) и *синтаксономическую* (призванную оценивать структуру сообществ в пространстве выделенных осей).

Существует очень большое число методов ординации [155; 156]. Рассмотрим лишь три метода, имеющих наиболее частое применение в экологических исследованиях.

**Прямой градиентный анализ** — один из наиболее эффективных методов ординации, который выполняется при возможности прямого измерения фактора среды, используемого как ось ординации. Своими корнями метод уходит в работы Л.Г.Раменского [191] и исландского геоботаника Х.Хансена [Hansen, 321]. Впоследствии метод получил развитие в работах американских исследователей — Р.Уиттекера [Whittaker] и Дж.Кертиса ([Curtis, 303]; справедливости ради отметим, что метод Дж.Кертиса было бы правильнее отнести к виду полупрямых).

Строгую статистическую форму прямому градиентному анализу придали исследования уфимских геоботаников под руководством Б.М.Миркина [147; 155; 150; 156]. **Количественный прямой градиентный f-анализ** складывается из следующих этапов:

- разбиение исследователем интересующего его прямо измеренного фактора **X** на классы (градации — **X<sub>j</sub>**);
- построение графика эмпирического распределения встречаемости (обилия, биомассы и пр.) некоторого вида в зависимости от градаций фактора среды (**p<sub>i</sub>**);
- проверка достоверности одновершинного характера этого распределения с использованием статистического критерия Стьюдента (см. далее: *модель колоколовидного распределения* и раздел 4.1);

если в одной или нескольких градациях на встречаемость вида оказывает достоверное влияние какой-либо другой фактор, приводящий к возникновению двух- или многовершинности эмпирического распределения, то проводится *процедура выравнивания* распределения методом скользящей средней до достоверно одновершинного распределения (эта процедура может осуществляться несколько раз);

- проводится *оценка силы влияния фактора* с использованием однофакторного дисперсионного анализа ( $\eta^2$ ) или критерия  $X^2$ ;
- если влияние на выравненное распределение встречаемости вида оценено (например, по критерию Фишера) как достоверное, то проводится определение *средневзвешенной напряженности фактора* и ее дисперсии:

$$\begin{aligned} X &= Z X_j \cdot p_i, \\ a^2 &= I(x_i - X)^2 \cdot p_i. \end{aligned}$$

При этом положение средневзвешенной напряженности фактора для данного вида на оси градиента будет свидетельствовать о «принадлежности» вида к минимальным или максимальным значениям

исследуемого фактора, а величина дисперсии — о степени эвритопности (большая дисперсия) или стеногопности вида (маленькая дисперсия). Пример прямого градиентного анализа приведен на рис. 2.31.

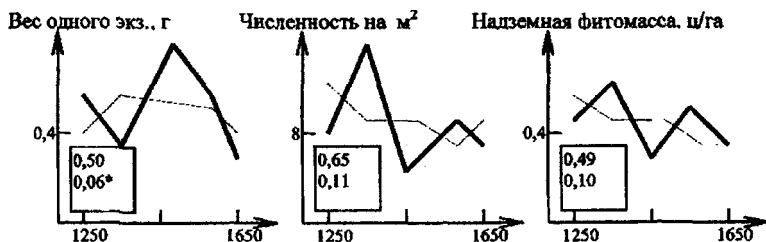


Рис. 2.31. Изменение некоторых количественных показателей распределения *Stipa gobica* в зависимости от высоты над уровнем моря [203, с. 94]; сплошная линия — до выравнивания, пунктирная — после; в квадратах — сила влияния фактора до (верхняя цифра) и после выравнивания (нижняя цифра)

Метод полярной ординации был предложен Б.Бреем и Дж.Кертисом (Braun, Curtis) в 1957 г. Суть метода сводится к следующему.

Первоначально рассчитывается матрица сходства между всеми сообществами, участвующими в анализе. В качестве индекса сходства может быть выбран любой показатель; пусть это будет коэффициент сходства Сьеренсена ( $K_s$ ). Следующий шаг: выбираются два самых различающихся сообщества (по минимальному значению  $K_s$ ); если минимальное значение  $K_s$  отмечено у нескольких пар сообществ, выбирается та пара, у которой минимальна сумма всех значений  $K_s$  по сравнению с остальными сообществами. Для выбранных сообществ находят расстояние  $L = 1 - K_s$ , и эти сообщества определяют противоположные (полярные) концевые точки первой оси ординации. Все остальные описания (C) ранжируются между этими концевыми точками (A и B), и их координаты на первой оси (CAв) определяются по теореме Пифагора (рис. 2.32).

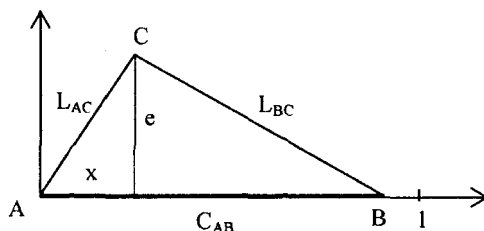


Рис. 2.32. Матрица сходства между сообществами

Заметим, что в качестве концевых точек A и B могут быть выбраны сообщества с заведомо резко различающимися условиями среды (например,

с сухими и увлажненными местообитаниями); в этом случае висконсинская ординация будет характеризоваться как полупрямая ординация и носить название *композиционной ординации*.

Пара конечных точек для второй оси должна отвечать следующим требованиям: сообщества должны находиться в средней части первой оси (т.е. должны быть примерно одинаково удаленными от конечных сообществ первой оси — координаты (x) относительно первой оси должны быть близки) и сходство между этими сообществами должно быть минимальным (расстояние L — максимальным). Если этим условиям отвечает несколько пар сообществ, то в качестве конечных точек второй оси выбираются те, для которых наибольшее значение имеет вертикальная дистанция (e); фактически эти условия соответствуют требованиям независимости первой и второй осей. Простота вычислительных алгоритмов висконсинской ординации делает ее, несомненно, полезной, особенно при первичном упорядочении экологической информации и построении рабочих гипотез о характере факторов воздействия, которые впоследствии могут быть проверены более точными методами.

**Факторный анализ** — раздел статистического многомерного анализа, объединяющий методы оценки размерности множества наблюдаемых переменных путем исследования структуры корреляционных (или ковариационных) матриц связи или сходства этих переменных. Основное предположение, лежащее в фундаменте всех методов факторного анализа, заключается в том, что корреляционные связи между всеми наблюдаемыми переменными определяются существенно меньшим числом гипотетических, ненаблюдаемых переменных или факторов. Математическая корректность методов факторного анализа позволяет не только выделять такие факторы (оси максимального варьирования переменных), но и определять их число и вклад каждого фактора в общее варьирование.

Одним из наиболее часто используемых (в том числе и в экологии) методов факторного анализа является *метод главных компонент* (англ. principal component analysis; далее — PCA). Основная идея этого метода состоит в предположении, что все разнообразие коэффициентов корреляции между N параметрами  $A_j$  объясняется наличием небольшого числа  $n < N$  простых, линейно независимых факторов  $X_p$ , через которые эти переменные выражаются следующим образом:

$$A_j = \sum a_{jp} \cdot X_p,$$

где  $a_{jp}$  — факторные нагрузки признака  $A_j$  на ось  $X_p$ , определяемые методами матричной алгебры с использованием собственных значений и собственных векторов исходной корреляционной матрицы. Математические аспекты PCA реализованы в целом ряде стандартных и специализированных пакетов прикладных программ для ПЭВМ (назовем СТАТГРАФ, ORDEFLEX, DECORANA, CANOCO и др.). *Достоинствами* метода главных компонент являются:



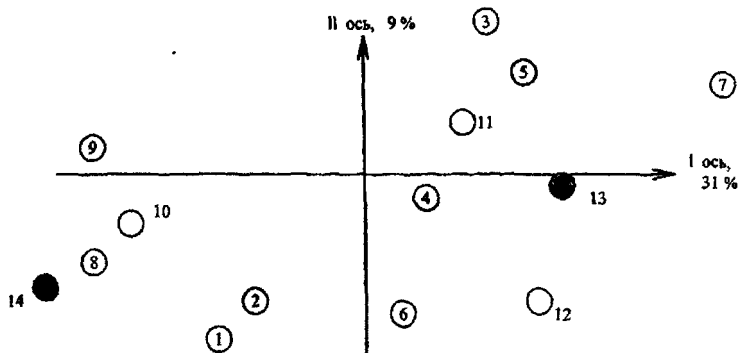
- количественное определение доли общего варьирования переменных, которую «берет на себя» та или иная выделенная ось максимального варьирования; при этом значения этих долей-нагрузок могут быть использованы в качестве количественных значений либо для некоторых факторов, для которых они не могут быть определены непосредственно (например, увлажнение при однократном наблюдении), либо для обобщенных комплексных градиентов;

- хорошее математическое обеспечение;
- удобная форма представления результатов ординации в независимых (перпендикулярных) осях варьирования.

*Недостатками* метода главных компонент являются:

- линейность исходной модели (особенно заметным этот недостаток становится при размерности корреляционных матриц для более 50 признаков);
- сложность идентификации получаемых осей максимального варьирования (преодоление этого недостатка возможно при использовании для интерпретации осей максимального варьирования результатов прямого градиентного анализа).

На рис. 2.33 показан результат непрямой ординации методом главных компонент (Q-анализ) малых рек Самарской области по гидробиологическим показателям (сообществам хирономид; [283, с. 52]). Первая ось интерпретируется как фактор разнообразия хирономид, вторая — как биомасса.



**Рис. 2.33.** Положение малых рек Самарской области в пространстве двух главных осей максимального варьирования, полученных методом главных компонент по матрице корреляции видов сообществ хирономид; реки: 1 — Уса, 2 — Большой Черемшан, 3 — Камышла, 4 — Сосновка, 5 — Черновка, 6 — Хорошенькая, 7 — Большой Кинель, 8 — Маза, 9 — Тайдаков, 10 — Муранка, 11 — Сок, 12 — Байтуган, 13 — Чапаевка (верховья), 14 — Чапаевка (низовья); верховья реки Чапаевки тяготеют к сравнительно чистым и биопродуктивным рекам области, низовья (после г. Чапаевска) отличаются сильным угнетением биомассы и видового разнообразия, превосходя в этом отношении другие грязные реки Самарской области [89]

**Методы (законы) классификации** — методы анализа экосистем как дискретных образований (гипотеза сообществ-единиц), осуществляемые по их функциональным или структурным признакам (в частности, широкое применение имеет классификация по *биомам*, основанная на типах растительности и основных стабильных физических чертах ландшафта).

Классификация является неотъемлемой частью практически любой науки, выполняя систематизирующую, объяснительную и прогностическую функции теории. Неслучайно С.В.Мейен [143] рассматривал классификацию (таксономию, мерономию) как раздел теоретической биологии. *Систематизирующая функция* классификации заключается в упорядочении имеющегося знания об объекте, *объяснительная* — в определении и оценке связей и сходства между объектами, *прогностическая* — в способности на основе выявленных закономерностей предсказывать существование новых объектов и связей.

Для понимания различий между классификацией и ординацией по соотношению дискретности и континуальности исследуемого объекта приведем следующий пример (в дополнение к примеру «о сыре и шоколаде»; см. об этом выше): можно классифицировать людей по росту, разделив их на группы по классам высоты (например, через каждые 10 см), а можно их ординировать, построив в шерегну по ранжиру от самого низкого к самому высокому.

Результаты ординации сообществ не очень удобны для прямого практического использования — они дают обширную информацию об экологии видов и сообществ, что служит, в свою очередь, фундаментом построения классификационных схем. Методы построения классификаций многочисленны, и система методов опирается в основном на множество используемых для классификации признаков. Наиболее полно разработаны методологические и методические подходы к классификации растительности. Р.Уиттекер [Whittaker, 376], рассмотрев множество классификационных подходов в фитоценологии (классификация растительности во многом определяет классификацию экологических сообществ в целом), разделил их на две основные группы:

- использование в качестве основного критерия классификации **доминантов сообщества** (этот подход еще называется **физиономическим** или **морфолого-флористическим**). Этот подход широко использовался и продолжает использоваться экологами северных стран: России, США, Швеции (основными объектами исследований были бореальные леса с заметным превалированием дискретности над непрерывностью); развитие подхода у нас в стране связано с именами В.Н.Сукачева, Н.В.Дылиса, БА.Быкова и др.;
- использование в качестве критерия **всех видов** с отбором из общего числа тех, которые выявляют различные экологические условия (такой подход называется **эколого-флористическим**). Это наиболее популярный в мире подход к классификации (в числе его сторонников — не менее 80% фитоценологов мира; [148, с. 111]) был разработан в 20-х гг. XX в.

Жозья Браун-Бланке (Braun-Blanquet); в развитие и использование этого метода большой вклад внесли Р.Тюксен (Tuxen), Э.Ван-дер-Маарел (Van der Maarel), у нас в стране — Б.М.Миркин.

В.С.Ипатов и Л.А.Кирикова [100] к этим двум группам добавляют:

- **топологический подход** (распределение сообществ в осях факторов среды; фактически эту функцию выполняют методы *координации*, рассматриваемые ниже); примерами могут служить разделение лугов на материковые (суходольные и низинные) и поемные, расположенные в разных частях поймы, а также классификация лесов и лесостепей украинско-белорусского Полесья, построенная П.С.Погребняком;

- методы **эколого-динамической классификации** (отражение в классификации смены растительности во времени; примером могут служить типы леса Б.П.Колесникова) [см. об этом: 185, с. 265].

Б.М.Миркин [148] еще больше расширяет этот список, выделяя, кроме названных выше, следующие подходы к классификации:

- **генетические** (филогенетические), пытающиеся отразить в синтаксономической иерархии историю растительности (А.Н.Краснов, И.К.Пачоский, С.И.Коржинский, В.Б.Сочава и др.);

- **прагматические** (основной элемент этого подхода — признание невозможности построения естественной классификации, допущение множественности синтаксономических решений, преодолеваемой на основе коллективной договоренности); развитие подхода связано с работами Б.М.Миркина;

- **количественные (автоматические) методы классификации.**

Количественные методы автоматической классификации могут быть сгруппированы по целому ряду критериев:

- по объектам классификации (как и при ординации) различают **R-анализ** (классификация видов) и **Q-анализ** (классификация сообществ);

- по принципам построения алгоритмов — **эвристические** (интуитивные) и **вариационные** (введение функционала качества классификации и его экстремумизация);

- по числу признаков классификации — **моно- и политетические**;

- по логике классификации — **объединяющие (индуктивные** — от отдельных объектов к общей совокупности) и **делящие (дедуктивные** — от общей совокупности к отдельным объектам);

- по порядку выделения классов — **иерархические** (группа 1-го ранга целиком входит в группу (i+1)-го ранга) и **неиерархические** (все группы выделяются одновременно);

- по объему классифицируемой совокупности — **тип А** (размерность задачи измеряется десятками объектов) и **тип В** (размерность измеряется сотнями и тысячами объектов); для задач типа А можно использовать процедуры полного перебора и вариационные алгоритмы, для задач типа В такие возможности исключаются.

Прежде чем переходить к иллюстрациям тех или иных классификационных построений, рассмотрим некоторые из самых распространенных в экологии *коэффициентов связи* видов и *индексов сходства* описаний.

Существует несколько классификаций *коэффициентов связи*, предложенных Дэвидом Гудолом (Goodall), В.И.Василевичем, Эвелин Пилу (Pielou) и др. Различают *коэффициенты корреляции*, *меры расстояния* (определяются по количественным признакам) и *коэффициенты сопряженности* (по качественным признакам: присутствие — отсутствие видов), *симметричные* (связь видов А и В равна связи видов В и А) и *несимметричные, центрированные* (меняются от -1 через 0 до +1) и *нецентрированные*. Коэффициенты сопряженности, кроме того, подразделяются на *полные* (элиминируют влияние различий встречаемости признаков) и *абсолютные* (достигают своего максимального значения только при равной встречаемости признаков), *перекрывающиеся* (элиминируют влияние клетки *d* четырехпольной таблицы) и собственно *коэффициенты межвидовой сопряженности* (испытывают влияние *d*-эффекта). Четырехпольная таблица имеет следующий вид (табл. 2.20):

Таблица 2.20

**Коэффициенты межвидовой сопряженности**

Объект	А	-А	
В	ac	bd	a + bc + d
-В	a + c	b + d	N = a + b + c + d

где N — общее число наблюдений за встречаемостью видов А и В, а — число случаев совместной встречаемости видов А и В; *b* и *c* — число случаев встречаемости только видов В или А; *d* — число случаев совместного отсутствия видов А и В в N-описаниях (-А и -В — отсутствие видов).

*Коэффициент линейной корреляции* — центрированный, симметричный, абсолютный индекс межвидовой сопряженности (для качественных данных иногда называется *коэффициентом Брауэ*):

$$r = (ad - be) / \sqrt{V(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)},$$

$$S_r^2 = (1 - r^2) / (N - 2),$$

где *S<sub>r</sub>* — ошибка коэффициента. Область применения этого коэффициента в экологии весьма ограничена, так как разные виды обычно имеют разную встречаемость, связанную с их биологическими и экологическими свойствами. Поэтому даже для очень близких по экологии видов, если один из них распространен массово, а другой — редко, связь оказывается крайне слабой.

*Трансформированный коэффициент Дайса* — центрированный, несимметричный, полный индекс перекрытия:

$$TKD = [a - \min(b, c)] / [a + \min(b, c)],$$

$$8_{\text{кд}}^2 = 4 \{ a - \min(b,c) / [a + \min(b,c)]^{3/2} \}.$$

Этот коэффициент свободен от **d**-эффекта (не зависит от разной встречаемости сравниваемых видов). **ТКД** целесообразно применять при высоком бета-разнообразии, когда амплитуды сравниваемых видов попадают в выборку целиком.

**Коэффициент ранговой корреляции Спирмена** — симметричный и центрированный показатель связи:

$$r = 1 - [6 \sum d_i^2 / \{N(N^2 - 1)\}],$$

$$S_r^2 = (1 - r^2) / (N - 2),$$

где  $d_i$  — разность рангов признаков сравниваемых видов на  $i$ -ой площадке. Этот коэффициент используется для предварительной ориентации в материале и при оценке признаков, полученных с использованием шкал (например, шкала проективного покрытия).

**Мера расстояния Евклида (ED)** — наиболее популярная в экологии мера расстояния, различия независимых признаков (или объектов) в многомерном пространстве объектов-описаний (или признаков-видов):

$$ED = D_E(A, B) = \left[ \sum_I^N (A_i - B_i)^2 \right]^{1/2},$$

$$ED = D_0, i(A, B) = V(b + c),$$

где первый коэффициент — для количественных признаков, второй — для качественных. В настоящее время известно около 50 коэффициентов связи и, как замечал еще в 1973 г. австралийский эколог Д.Гудол [Goodall, 315, p. 114], «...выбор лучшего индекса — дело вкуса». Правда, этот «вкус» должен диктоваться точными знаниями о возможностях того или иного показателя и целями, стоящими перед исследователем. Как справедливо подчеркивал В.И.Василевич [32, с. 18], «...сопряженности между видами интересуют геоботаников (и экологов.— Г.Р., Ф.Р.) не сами по себе». Интерес представляют причины, вызывающие ассоциированность видов и дальнейшее использование этих показателей в классификации и ординации.

Число используемых в экологии **показателей сходства** объектов-описаний также огромно (не менее 50). Р.Сокэл [Sokal, 360] подразделил коэффициенты сходства на три основных типа:

- **коэффициенты ассоциации** (выражают различные отношения числа совпадающих признаков к общему их числу и изменяются обычно от 0 до +1);

- **коэффициенты корреляции** (указывают на степень зависимости между объектами и могут определяться как по количественным, так и по качественным признакам; изменяются в пределах от -1 до +1);

- **меры расстояния** (определяют относительное расположение объектов в рассматриваемом пространстве видов-признаков).

К этому списку следует добавить:

- **вероятностные меры** (оценивающие вероятность того, что сравниваемые объекты будут идентичными);
- **информационные меры** (оценивают количество информации, содержащейся в совместном распределении признаков сравниваемых объектов);
- **преобразование показателей** (различные алгебраические или иные действия над мерами сходства и различия).

**Коэффициент сходства Жаккара:**

$$KJ = N_{A+B} / (N_A + N_B - N_{A+B}),$$

где  $N_{A+B}$  — число общих видов в сравниваемых описаниях **A** и **B**,  $N_A$  и  $N_B$  — число видов в каждом из описаний. Этот показатель был предложен в 1901 г. швейцарским флористом Пьером Жаккаром (Jaccard).

**Коэффициент сходства Сьеренсена:**

$$KS = 2N_{A+B} / (N_A + N_B).$$

Для количественных данных этот коэффициент иногда носит название **коэффициента Чекановского:**

$$K_s = \sum_{i=1}^N \min(A_i + B_i) / (\sum_{i=1}^N A_i + \sum_{i=1}^N B_i),$$

где  $A_i$  и  $B_i$  — количественные значения вида  $i$  в описаниях **A** и **B**,  $N$  — общее число видов. **Коэффициент Сьеренсена** — один из наиболее часто используемых в экологии показателей сходства. Его и **коэффициент Жаккара** для качественных данных в англоязычной научной литературе часто называют **коэффициентами общности** (англ. coefficients of community; CC), дополнение их до единицы (т.е.  $1 - K$ ) — **коэффициентами различия общности** (англ. coefficients of community difference; CD); эти же коэффициенты для количественных данных, соответственно, **процентным сходством** (англ. percentage similarity; PS) и **процентным различием** (англ. percentage difference; PD).

Рассмотренная выше мера расстояния Евклида для качественных данных **Do, I (A, B)** (учитывая только присутствие — отсутствие видов) позволяет установить связь между разными показателями сходства:

коэффициент Жаккара  $K_j = 1 - D^2 / (a+b+c),$

коэффициент Сьеренсена  $K_s = 1 - D^2 / (2a+b+c),$

парный коэффициент сходства  $K_{SM} = 1 - D^2 / (a+b+c+d) = 1 - D^2 / N,$   
Сокэла—Мичинера

модифицированный коэффициент  $K_{JM} = 1 - 2 \cdot D^2 / (a+b+c),$   
сходства Жаккара—Мальшиева

коэффициент Романа  $K_H = 1 - 2 \cdot D^2 / (a+b+c+d) = 1 - 2 \cdot D^2 / N,$

коэффициент Сокэла — Снита  $K_{s-s} = 1 - 2 \cdot D^2 / (a+2b+2c)$

Так же в общей форме ( $K = a / \tau$ ) для разных  $\tau$  может быть записан еще ряд показателей:

коэффициент Жаккара ( $K_j$ )	$m = (a+b+c),$
коэффициент Рассела — Рао ( $K_{RR}$ )	$m = N = (a+b+c+d),$
коэффициент Кульчинского ( $K_k$ )	$m = (b+c),$
коэффициент сходства Охай ( $K_o$ )	$\tau^2 = (a+b)(a+c).$

Представление коэффициентов сходства в некоторой общей форме позволяет легко записать ряд связывающих их неравенств:

$$K_k > K_o > K_s > K_j > K_{RR},$$

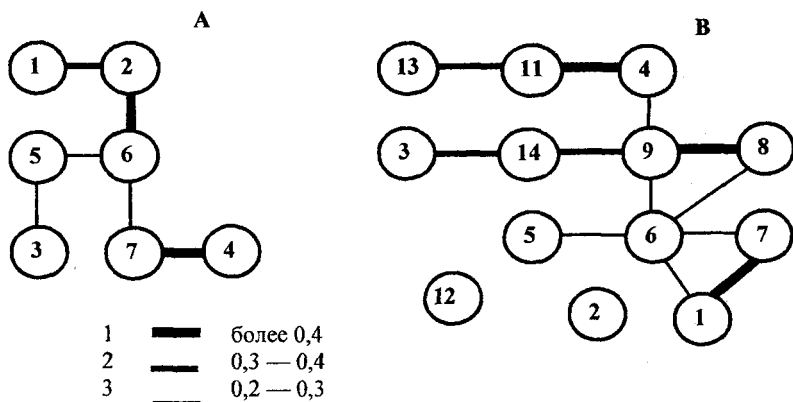
$$K_{S-M} > K_n > K_p, \quad K_{S-M} > K_j > K_{S-S}$$

Учитывая, что коэффициент Кульчинского несколько завышает, а Рассела — Рао занижает сходство между сообществами, **предпочтение следует отдать коэффициенту Сьеренсена**, занимающему в этой цепочке неравенств среднее положение. Кроме того, этот коэффициент корректен с математической точки зрения и удовлетворяет как основным аксиомам для мер сходства, так и общим положениям теории множеств; а также для этого показателя разработаны таблицы и номограммы [Falinski, 310] и ошибка выборочности [Freu, 312].

Описанию конкретных **методов классификации** и их результатов посвящены многие монографические работы. Мы приведем лишь один пример как результат автоматической классификации.

**Метод построения дендрита** — один из простейших эвристических, объединяющих, политетических и неиерархических методов, разработанный в 1951 г. польскими экологами К.Флореком (Florek), Я.Лукашевичем (Lukaszewicz), Я.Фалинским (Falinski) и др. и являющийся модификацией метода П.В.Терентьева, разработанного еще в 1928 г. Построение дендрита начинается с выбора наиболее сходных (тесно связанных) объектов. Впоследствии к одному из них присоединяется следующий, имеющий с ним максимальное сходство (или связь); эта процедура продолжается до тех пор, пока в одну разветвленную цепь не будут «увязаны» все объекты. Задавая далее граничное значение коэффициента сходства (или связи), производится разбиение полученного «графа связей» на подграфы, которые и принимаются в качестве синтаксонов (или корреляционных плеяд). Роберт Макинтош (Mcintosh) называет методы, основанные на теории графов, **методами сцепления** (англ. *plexus techniques*). Простота вычислительных алгоритмов позволяет быстро получить самые общие представления о скоплении классифицируемых объектов.

В качестве примера рассмотрим дендрит в варианте R-анализа (рис. 2.34) и выделение корреляционных плеяд для описания мозаичности растительности пойменных лугов реки Лены [115, с. 173].



**Рис. 2.34.** Корреляционные плеяды основных видов трех типов лугов поймы реки Лены: **A** (остепенный луг) 1 — *Cerastium maximum*, 2 — *Stellaria dahurica*, 3 — *Bromus irculensis*, 4 — *Pulsatilla flavescens*, 5 — *Koeleria gracilis*, 6 — *Poa stepposa*, 7 — *Kobresia filifolia*; **B** (влажный луг) 1 — *Carex lithophila*, 2 — *C. wiliuca*, 3 — *Orthostachys*, 4 — *Heleocharis interstita*, 5 — *Poa subfastigiata*, 6 — *P. palustris*, 7 — *Achillea cartilaginea*, 8 — *Sanguisorba officinalis*, 9 — *Equisetum arvense*, 10 — *Calia palustris*, 11 — *Iris setosa*, 12 — *Calamagrostis neglecta*, 13 — *Alopecurus arundinaceus*; 1,2,3 — уровни связи видов

**Закон гомологических рядов сообществ:** синтаксоны как близких, так и отдаленных типов растительных сообществ характеризуются параллельными рядами изменчивости флористического состава [Foucault, 311; 236, 237]. Понятие «гомология» (сходство, единство или близость объектов) достаточно широко используется в естествознании — неорганической химии (химические элементы главной подгруппы каждого вертикального столбца Периодической системы Д.И. Менделеева), органической химии (вещества, сходные по химическим свойствам — системы предельных и непредельных углеводородов), сравнительной анатомии (органы, имеющие общее происхождение), при изучении изменчивости признаков культурных растений (закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова), в молекулярной биологии и генетике — гомологии на уровне триплетов (состоят из четырех нуклеотидов), генов (семейства генов, несущих информацию о структуре родственных белков, имеют очень высокое сходство последовательностей триплетов),



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

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

- 1) из более простых однотипных элементов;
- 2) имеют общий план строения;
- 3) различаются между собой по составу, количеству или взаимному расположению этих элементов.

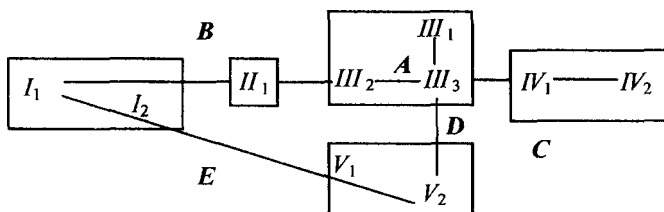
Свойства, присущие объектам, составляющим различные типы гомологических рядов, прослеживаются также и в растительности и отражающих ее разнообразие синтаксонах (*синтаксон — единица систематики растительных сообществ.* — Г.Р., Ф.Р.). В синтаксономии под общим планом строения мы будем понимать участие во флористическом составе близких синтаксонов одних и тех же групп диагностических видов, выявляющих определенный набор факторов среды. Группы диагностических видов в данном случае выступают в качестве однотипных, повторяющихся в разных синтаксонах и более простых по отношению ко всему флористическому составу синтаксонов. Если в двух или более синтаксонах имеется не одна, а несколько повторяющихся групп видов, то изменчивость таких синтаксонов может быть представлена в виде рядов с параллельно меняющимся флористическим составом, которые мы будем называть *гомологическими рядами изменчивости растительных сообществ*) (курсив автора. — Г.Р., Ф.Р.) [237, с. 427].

В качестве примера укажем на гомологические ряды изменчивости у трех ассоциаций сфагновых болот (две первые — из Западной Европы, последняя — из северо-западных районов России; [237, с. 429—430] класса *Scheuchzerio-Caricetea*, порядка *Sheuchzerietalia Nord.* 1936, союзов *Rhynchosporion albae* и *Caricion lasiocarpae*. Каждая из трех ассоциаций имеет сходный набор субассоциаций, выделяемых по доминированию сфагновых мхов и образующих параллельные ряды изменчивости. Подчеркнем только одно свойство гомологических рядов — их прогностическую роль, т.е. способность предсказывать существование новых, еще не описанных типов растительных сообществ.

Заметим также, что в синтаксономии с конца 80-х гг. прошлого века [145; 156, с. 158) используется понятие «рефрен» (от фр. refrain — припев) — повторяющиеся синтаксоны-аналоги в параллельных экологических рядах (например, ряды по отношению к фактору засоления при разных режимах увлажнения). В этом контексте рефрены являются аналогом гомологических рядов в понимании А.И.Соломеща [237].

**Методы (законы) координации.** Координация — это ординация вдоль некоторых факторов или абстрактных осей не отдельных видов или сообществ, а групп видов (*корреляционных плед*; *R-анализ*) или синтаксонов (*Q-анализ*). Методы координации практически ничем не отличаются от ординационных, если не считать того, что для координации стараются привлечь самые простые и наглядные алгоритмы.

Классической координационной схемой является показанный на рис. 2.35 так называемый «крест Сукачева» — эдафо-фитоценоотические ряды типов еловых лесов [240]. Ряды, изображенные пересекающимися линиями, показывают изменения условий существования растительности. Так, ряд **A** характеризуется увеличением сухости и уменьшением богатства почвы, ряд **B** — увеличением увлажнения и ухудшением почвенной аэрации, ряд **C** — увеличением почвенного богатства и аэрации, **D** — увеличением увлажнения проточной водой, **E** — переходный ряд от застойного увлажнения к проточному. В каждой группе ассоциаций, выделенных на доминантной основе, выделяются наиболее типичные «представители» (например, в группе ельников-зеленомошников [*Piceeta hylocomiosa*] таковым является ельник-кисличник).



**Рис. 2.35.** Координация типов еловых лесов («крест Сукачева»); **I** — *Piceeta sphagnosa* ( $I_1$  — ельник сфагновый,  $I_2$  — ельник осоково-сфагновый), **II** — *Piceeta polytrichosa* ( $II_1$  — ельник-долгомошник), **III** — *Piceeta hylocomiosa* ( $III_1$  — ельник-брусничник,  $III_2$  — ельник-черничник,  $III_3$  — ельник-кисличник), **IV** — *Piceeta composite* ( $IV_1$  — ельник липовый,  $IV_2$  — ельник дубовый), **V** — *Piceeta herbosa* ( $V_1$  — ельник сфагново-травяной,  $V_2$  — ельник приручевей)

**Модель колоколовидного распределения вида вдоль градиента среды** — один из вариантов из формализации нормальной [185] или равновесной [90] реакции популяций на изменения окружающей среды вдоль одного фактора, проявление принципа лимитирующих факторов (см. раздел 4.1). Данная модель используется как основа ряда методов ординации (*гауссова ординация*). Она широко используется также при описании взаимодействия популяций (см. раздел 4.4) и при формализации представлений об экологической нише (см. раздел 4.5; а также, например, рис. 2.18, 2.20).

**Постулат относительной независимости адаптации** — допущение, согласно которому степень выносливости по отношению к какому-либо фактору не означает соответствующей реакции вида по отношению к другим факторам. Это совершенно очевидный постулат, не требующий комментария, — «...индивидуальность популяций — это наиболее очевидное их свойство» [90, с. 60]. Более того, естественные популяции (включая сформированные под воздействием человека виды рудеральных и сегетальных сообществ) состоят из неодинаковых особей, также по-разному адаптированных не только к различным, но и к одному фактору. Эта неоднородность определяется *генотипическими* (экологические варианты вида, половая дифференциация особей) и *фенотипическими причинами* (возрастной состав и дифференциация по жизненному состоянию — виталитету). Отдельные ценопопуляции одного вида растений могут демонстрировать даже разные типы стратегий. Такого рода неоднородность ценопопуляции повышает их устойчивость в сообществе, так как они более полно используют ресурсы среды и легче переносят неблагоприятные условия.

**Постулат объединения видов по жизненным формам:** все виды сообщества (как систематически близкие, так и далекие) могут быть объединены в **группы по сходству типов приспособления (адаптации) к сходным условиям среды**. Классификаций жизненных форм существует множество: каждая из них отражает ту или иную особенность и среды обитания организмов, и их *приспособленности* к ней. Далее рассмотрены некоторые примеры классификаций организмов по жизненным формам. Само понятие «жизненная форма» было предложено в 1884 г. датским ботаником Э.Вармингом (Wanning).

**Нейстон** (совокупность живых организмов, обитающих у поверхности воды на границе водной и воздушной сред) подразделяется на:

- *эпинейстон* (организмы, располагающиеся как бы сверху этой пленки сгущения жизни, — водоросли, бактерии, цианеи, некоторые голые амёбы, известные клопы-водомерки и пр.);
- *гипонейстон* (организмы, «прикрепленные» снизу к поверхности этой пленки, — водоросли, бактерии, многие рачки и мальки рыб, имеющие на спине что-то вроде присоски для присоединения к этой пленке, а моллюски-янтиниды, например, передвигаются на особых пенистых плотиках из слизи и пр.; [239]).

Наиболее подробно соотношение понятий «жизненная форма», «форма роста» и «функциональный тип» рассмотрено в монографии Б.М.Миркина и Л.Г.Наумовой [153]. При этом подчеркивается, что система жизненных форм первична, а системы форм роста (попытка освободить морфологию от экологии) и функциональных типов (решение обратной задачи) являются ее прагматическими вариантами.

**Почвенные организмы** по признаку размера подразделяются на три группы жизненных форм [175]:

- *микробиота* (почвенные водоросли, бактерии, грибы, простейшие);
- *мезобиота* (нематоды, энхитреиды, личинки насекомых, микроартроподы, клещи, ногохвостки и пр.);
- *макробиота* (корни растений, крупные насекомые, черви, роющие позвоночные [кроты, суслики и др.] и пр.).

**Классификация жизненных форм растений по К.Раункиеру** [Raunkiaer, 352]. Согласно этой классификации, жизненные формы выделены по признаку положения у растений «переннирующих тканей» — почек и побегов (а также семян и плодов) — относительно почвы в неблагоприятный сезон жизни (зима, засуха и пр.; [175; 249]):

- *эпифиты* — «воздушные растения», не имеющие корней в почве;
- *фанерофиты* — древесные растения, почки возобновления которых находятся высоко над поверхностью почвы — выше 25 см — на вертикально расположенных побегах и полностью открыты воздействию атмосферы; по размерам различают *макро-*, *нано-* и *микрxfanерофиты*;

- *хамефиты* — различные растения с почками возобновления, расположенными на высоте до 25 см; зимой они могут быть защищены снежным покровом;

*гемикриптофиты* — многолетние травы с переннирующими тканями на уровне почвы или непосредственно под ее поверхностью;

- *криптофиты (геофиты)* — многолетние травы с переннирующими тканями, скрытыми в почве (луковицы, клубни, корневища и пр.), что защищает их от воздействий приземного слоя воздуха;

- *терофиты* — однолетники или эфемероидные травы, переживающие неблагоприятные сезоны только в виде семян.

«Эта типология сыграла в экологии и фитоценологии очень большую роль в познании структуры растительности и адаптивных реакций растений. Она была применена почти во всех растительных зонах Земли для выяснения закономерностей структуры растительности... Это позволило легко и быстро определить принадлежность каждого вида к жизненной форме и составить так называемые биологические спектры флоры определенных территорий, типов растительности или даже растительности всего земного шара» [248, с. 149].

**Классификация жизненных форм (экобиоформ) по И.Г.Серебрякову** основана на общем облике (габитусе) определенных групп растений, что выражает способности растений к пространственному расселению и закреплению на территории [228]:

- *деревья*;
- *кустарники*;

- *травянистые поликарпики* (стержнекорневые, кистеконовые, короткокорневищные, дерновые [в том числе — рыхлокустовые, длиннокорневищные, столонообразующие, корнеотпрысковые, ползучие]);

- *травянистые монокарпики* (однолетники).

**Классификация жизненных форм по Р. Уиттекеру [249]** — популярная система, основанная на физиономических особенностях (*формах роста*) растений:

- *деревья* (крупные древесные растения — иглолиственные, широколиственные вечнозеленые и листопадные, вечнозеленые склерофильные, колючие, розеточные, бамбуковые);

- *лианы* (древесные лазающие или вьющиеся растения);

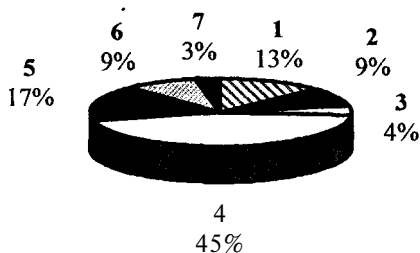
- *кустарники* (небольшие древесные растения, обычно ниже 3 м — те же группы, что и у деревьев, плюс стеблевые суккуленты, полукустарники и кустарнички);

- *эпифиты* (растения, растущие целиком над поверхностью земли, на других растениях);

- *травы* (папоротники, злаковидные, разнотравье);

- *таллофиты* (растения без четкого расчленения на стебли, листья и корни — лишайники, мхи, печеночники).

В качестве примера приведем спектр жизненных форм по К. Раункиеру (рис. 2.36) для пихтово-ельников липовых южной тайги Низменного Заволжья [282]:



**Рис. 2.36.** Спектр жизненных форм пихтово-ельников липовых;

1 — макрофанерофиты, 2 — микрофанерофиты, 3 — нанофанерофиты,

4 — гемикриптофиты, 5 — геофиты, 6 — хамефиты, 7 — терофиты

**Аксиома адаптированности** Дарвина — экологическая аксиома, в соответствии с которой каждый вид адаптирован к определенной, только для него специфичной совокупности условий существования (фактически к экологической нише). Эта аксиома вполне обеспечивает выполнение *правила экологической индивидуальности видов* [191]. Особенности распределения видов задают специфику сообществ, что требует применения специфических методов для их исследования и теоретического описания.

#### 4.9. Структура сообществ (частные, пространственные закономерности)

Учение о географической зональности, связанное с именами Ж. де Турнефора, А.Гумбольдта, А. Де Кандоля, В.В.Докучаева, В.В.Алехина, Л.С.Берга, А.А.Григорьева, М.И.Будыко, А.Г.Исаченко, Ф.М.Милькова, Ю.И.Лернова и других естествоиспытателей, на ранних этапах служило «двигателем» экологических исследований, а позднее само вошло в экологию как способ описания пространственных закономерностей изменения структуры экосистем. При этом следует согласиться с Ю.И.Черновым [268, с. 14], который подчеркивает, что «...в природе, безусловно, не существует реальных "почвенных зон", "климатических зон", "геоботанических зон", а тем более "зоогеографических" или "зон фауны"... Географическая зональность проявляется в ландшафтной оболочке Земли как единая закономерность, охватывающая все ее части. Однако сила влияния зональных факторов на разные элементы структуры биосферы неодинакова, поэтому отдельные компоненты могут быть критериями разных уровней зональной таксономии».

Основными факторами географической зональности являются солнечная радиация и показатели количества влаги. Именно на этих параметрах основаны многочисленные индексы, оценивающие различия и сопоставляющие величины тепла и влаги на разных территориях. В настоящее время наибольшей популярностью пользуется «радиационный индекс сухости» М.И.Будыко, предложенный им в 1948 г. и имеющий, по мнению многих географов, наиболее общий биогеографический смысл:

$$K_{\text{в}} = R / (L \cdot r),$$

где  $R$  — годовой радиационный баланс;  $L$  — скрытая теплота испарения;  $r$  — годовая сумма осадков. Если  $K_{\text{в}} = 1$ , то это свидетельствует о соразмерности между количеством тепла и влаги, что характеризует наиболее благоприятные для биологических компонентов ландшафта условия. Значения  $K_{\text{в}} < 1$  указывают на избыток влаги,  $K_{\text{в}} > 1$  — на повышенную сухость.

Близким по смыслу индексу Будыко является коэффициент, предложенный В.В.Докучаевым [75] и Г.Н.Высоцким [46] и модифицированный в 1949 г. Н.Н.Ивановым [92]:

$$K_{\text{дв1}} = r / E,$$

где  $E$  — возможная годовая испаряемость (с открытой водной поверхностью); иными словами,  $E = E(R)$ . Тогда  $K_{\text{дв1}} = 1$  в зонах с примерно равным соотношением тепла и влаги, в остальных случаях он обратно пропорционален индексу Будыко.

Существует еще целый ряд гидротермических индексов, используемых при количественном анализе отдельных компонент биосферы. Укажем на один показатель, который использовал Д.А.Криволицкий [125] для анализа зонального распределения панцирных клещей,— показатель благоприятствования условий:

$$K_k = R \cdot \frac{(F+L)}{F} \cdot \frac{r}{E_m},$$

где  $F$  — годовое количество опада,  $L$  — вес подстилки,  $E_m$  — среднегодовая испаряемость.

Все эти показатели, несмотря на их логическую убедительность и широкое использование,— объект «индексологии». В их основе лежат индуктивные представления, они не вытекают ни из какой дедуктивной оптимизационной модели, что делает их весьма «ненадежными» и допускающими широкую трактовку.

Завершая вступление к этой главе, еще раз процитируем Ю.И.Чернова [268, с. 33]: «Необходимое условие изучения структуры живого покрова в зональном плане — последовательный анализ зональных и азональных факторов как в смысле общих глобальных закономерностей, так и в отношении конкретного воплощения на земной поверхности. При ведущей роли зональных факторов, определяющих наиболее общие закономерности ландшафтной оболочки, в их проявлении на поверхности Земли огромную роль играют азональные влияния, которые на некоторых территориях могут даже играть доминирующую роль в формировании сообществ».

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.37).

**Концепция периодической географической зональности** Григорьева — Будыко: со сменой физико-географических поясов аналогичные ландшафтные зоны и их некоторые общие свойства периодически повторяются. В частности, наблюдается повторение индекса Будыко ( $K_b$ ) — в разных климатических поясах имеются зоны-аналоги с близкими величинами  $K_b$  и сходными по структуре сообществами. Хорошей иллюстрацией этой концепции является соотношение численности панцирных клещей и индекса  $K_k$  [125], представленное на рис. 2.38.

**Принцип природной зональности** Гумбольдта — Докучаева — закон, согласно которому распределение растений и животных на земной поверхности закономерно зависит от температуры и климата.

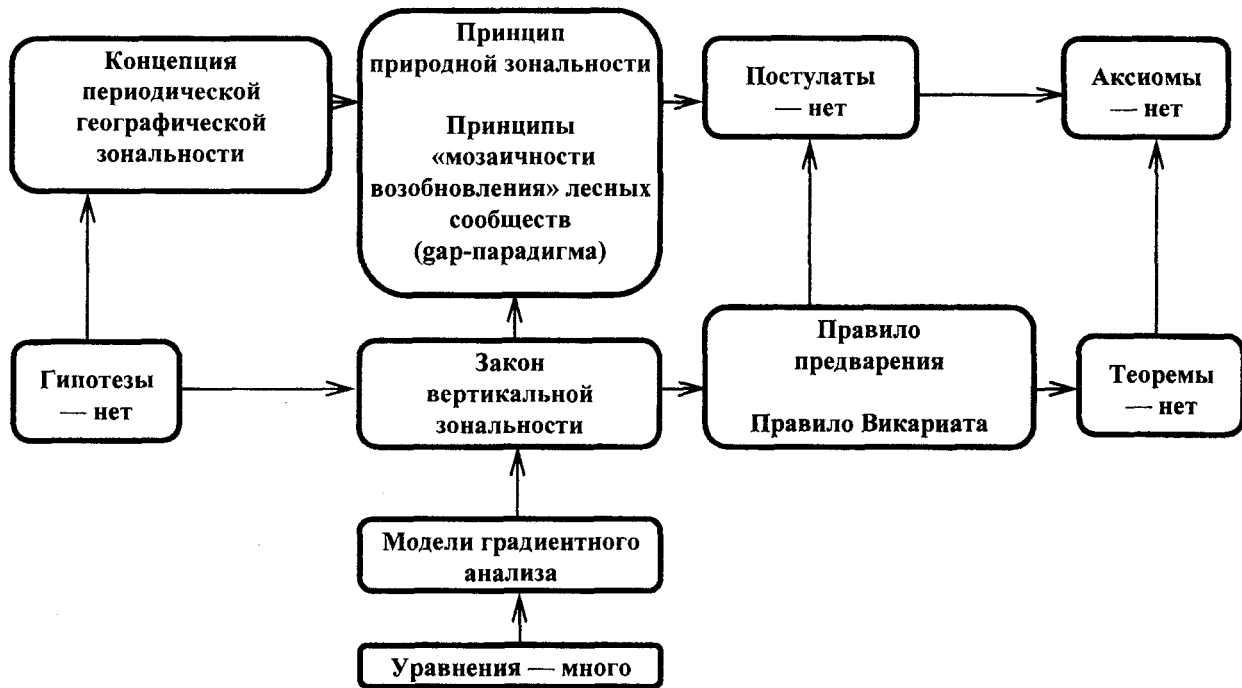
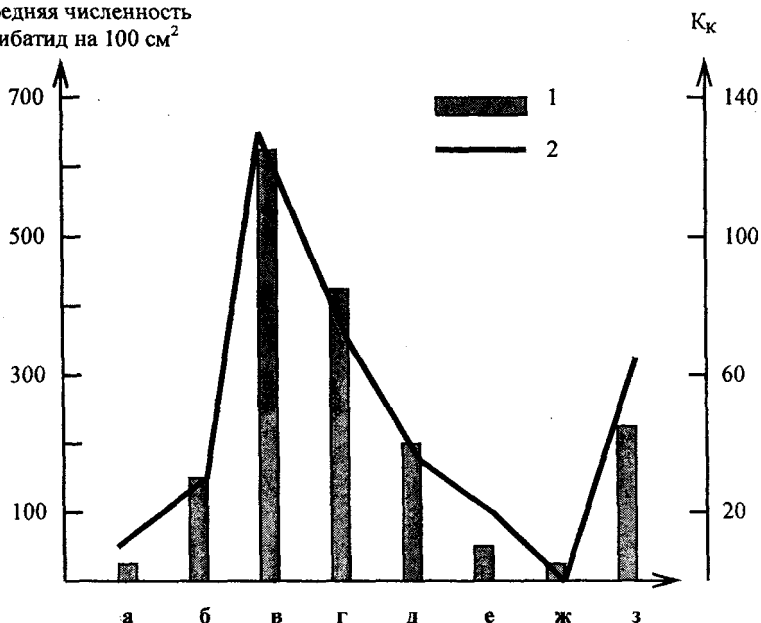


Рис. 2.37. Структура сообществ (частные, пространственные закономерности)



Средняя численность  
орibatид на 100 см<sup>2</sup>



**Рис. 2.38.** Соотношение численности панцирных клещей (1) и показателя благоприятствования условий (2) в разных географических зонах: а — арктическая пустыня, б — тундра, в — тайга, г — широколиственный лес, д — луговая степь, е — сухая степь, ж — пустыня, з — субтропический лес

**Принципы «мозаичности возобновления» лесных сообществ (GAP-парадигма)** — современные представления о структуре и динамике естественных лесных сообществ тропических и умеренных широт. Основы этих принципов были заложены А.Уаттом [Watt, 371, 372]. В соответствии с обзором В.Н.Короткова [117], выделяются следующие основные положения этой парадигмы:

- вне зависимости от географического положения и флористического состава естественные леса имеют сходные принципы мозаично-ярусной организации;
- естественные леса представляют собой сукцессионную мозаику разновозрастных элементов мозаично-ярусной структуры;
- элементы мозаично-ярусной структуры выделяются по скоплениям синхронно развивающихся популяционных локусов древесных видов; скопления, в свою очередь, формируются в естественных лесах

после нарушений, приводящих к образованию прорывов в сплошном пологе леса;

- размеры прорывов (gaps, «окон») в пологе леса определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов и их количественные сочетания;
- онтогенез древесных видов в лесных ценозах, включающих стадии молодости, зрелости, старения и смерти, определяет популяционную жизнь видов подчиненных синузий автотрофов и в некоторой степени популяционную жизнь гетеротрофов;
- устойчивое существование лесного массива возможно лишь при условии закономерного сочетания элементов мозаично-ярусной структуры, находящихся на разных стадиях развития.

Большое число работ в рамках *ГАР-парадигмы* проводится на цено-тическом и внутрицено-тическом уровнях.

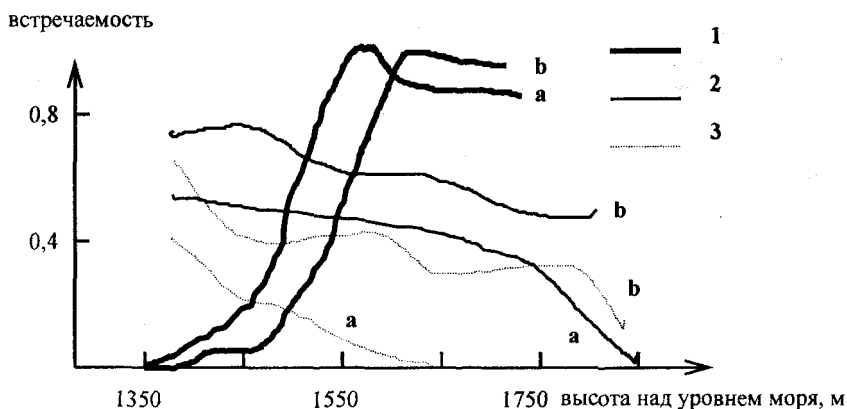
**Закон вертикальной зональности** — изменение характера в первую очередь фитоценозов, связанное с изменением климата и почв в зависимости от высоты над уровнем моря; имеет смысл указать и на ряд «отступлений» от этого закона, связанных с инверсией вертикальных поясов (например, спускание «языков» высокогорной растительности по узким горным долинам в силу скапливания там холодного воздуха). Пример закона вертикальной зональности позаимствуем из монографии французского географа Э.Реклю (Reclus) «Земля. Описание жизни земного шара» [199, 43—44]:

«Во Франции, среди высоких гор (*Пиренеи, юг Франции. — Г.Р., Ф.Р.*), выше всего над равнинами поднимается Канигу; на его склонах, вполне заметных с открытого моря, Эме Массо и другие ботаники могли с полнейшей точностью измерить пояса растительности, расположенные ярусами. Оливковые деревья, покрывающие поля Тета и Тека, растут на выступающей подошве горы до высоты 420 метров; виноградная лоза заходит выше, но на высоте 550 метров и она исчезает; каштан поднимается только до 800 метров. Последние поля, на которых возделываются рожь и картофель, не поднимаются выше 1 640 метров, где бук, сосна, ель и береза уже страдают от ветров и холодных зим. Ель останавливается на высоте 1 250 метров; береза не осмеливается расти выше 2 000 метров; более смелая сосна лепится по обрывистым склонам до высоты 2 430 метров, подходя близко к вершине горы. Еще выше растительность составляют лишь альпийские или полярные виды. Рододендрон, первые кустики которого показываются на высоте 1 320 метров, достигает предельной высоты 2 640 метров. Можжевельник, стелясь по земле и наполовину пряча в ней свои ветки, доходит до самой вершины, возвышающейся на 2 785 метров и остающейся под снегом ежегодно в течение трех месяцев».

**Модели градиентного анализа** (топо- и цено-топоклины) — наиболее эффективные методы прямой ординации, позволяющие анализировать характер распределения параметров популяций и сообществ

при возможности прямого измерения факторов среды (наиболее простой вариант выбора таких факторов — это пространственные и высотные топоклины).

На рис. 2.39 представлен результат прямой ординации вдоль фактора «высота над уровнем моря» для растительности степей Тэвшрулэх (Монголия) [106].



**Рис. 2.39.** Высотный топоклин трех видов степей Северо-Восточного Хангая (Монголия); **a** — северная экспозиция, **b** — южная экспозиция; 1 — *Sangisorba officinalis*, 2 — *Arenaria capillaris*, 3 — *Agropyron cristatum*

Ценотопоклин описывается уравнением регрессии зависимости показателя сходства от значений фактора. Расчеты таких уравнений [155], выполненные для явлений вертикальной поясности и широтной зональности, позволяют количественно измерить интенсивность изменений растительности по выбранным градиентам. Так, например, изменения растительности Монголии при переходе от пустынь к полупустынным степям описываются следующим уравнением гиперболического типа:

$$y = 0,356 - 0,0012 \cdot x + 3,114 / x,$$

где  $y$  — коэффициент сходства Сьеренсена между трансектами;  $x$  — расстояние между трансектами (в км).

Аналогичные уравнения для характеристики смены пустынных степей сухими имеют следующий вид [155, с. 72]:

$$y_1 = 0,448 - 0,0029 \cdot x,$$

$$y_2 = 0,525 - 0,0015 \cdot x.$$

Судя по коэффициентам регрессии этих уравнений, можно сделать вывод о том, что интенсивность изменений растительности в южной части профиля ( $y_1$  в 2 раза выше по сравнению с интенсивностью изменений в северной части ( $y_2$ ).

**Правило предвращения** Вальтера — Алехина — широко распространенное в эколого-географических исследованиях правило, сущность которого сводится к объяснению отклонений от правил зональности в распределении растительных сообществ (появление по северным склонам более «северной» растительности, а по южным — более «южной») через угол падения солнечных лучей.

Подтверждением этому правилу могут служить наблюдения Э.Реклю [199, с. 45—46]:

«Ярусы растительности могут быть поразительно несходны даже на противоположных склонах одной и той же горы. Так, горная сосна (*Pinus uncinata*) поднимается почти на 200 метров выше на южных склонах горы Ванту, чем на противоположных; наоборот, зеленый дуб с северной стороны склона доходит до высоты 620 м и только до 550 м на склоне, вполне обращенному к полуденному солнцу. Можно заметить еще, что каждому склону свойственны особые древесные породы: на южном мы находим оливковые деревья, на северном — орешники и ели».

**Правило Викариата** Вагнера — Джордана: ареалы близкородственных форм животных (видов или подвидов), как правило, занимают смежные территории и существенно не перекрываются (обычно родственные формы географически замещают друг друга). Данное положение теории географического видообразования следует учитывать при акклиматизации с целью «улучшения крови» местной популяции (например, отрицательность результата при вселении сибирских белок в Крым). Правило викариата было предложено немецким зоологом М.Вагнером (*Wagner*) в 1868 г. и перетворено американским ихтиологом и биогеографом Д.Джорданом (*Jordan*) в 1906 г.

#### 4.10. Динамика сообществ (сукцессии, климакс)

Как отмечалось выше (см. раздел 2.2), любая система характеризуется *структурой* и *поведением* (изменением системы во времени). Все многообразие динамических процессов в экосистемах с известной долей условности можно свести к следующим типам изменений:

- *обратимые* (суточные, сезонные, флуктуации);
- *необратимые* (сукцессии, эволюция сообществ, нарушения).

Один из вариантов классификации необратимых изменений экосистем приведен на рис. 2.40.

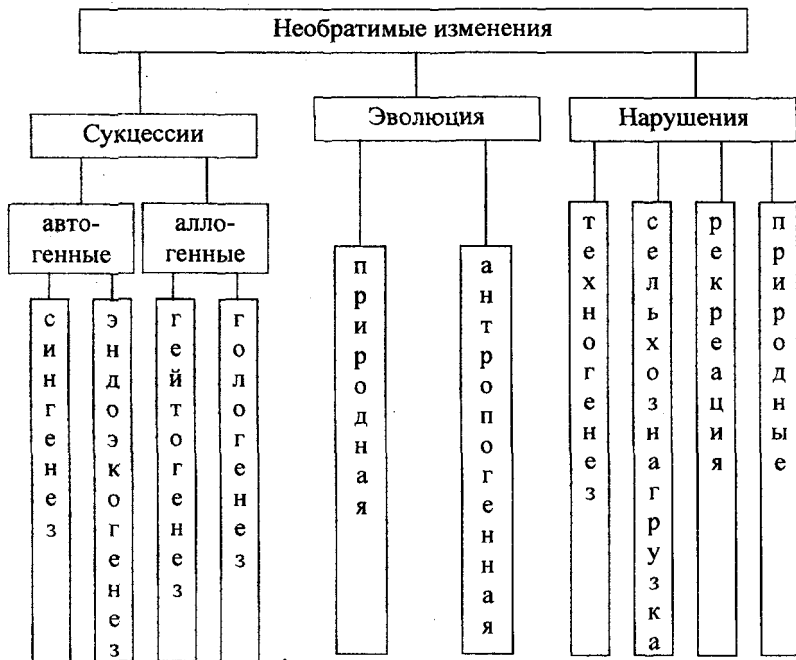


Рис. 2.40. Классификация необратимых изменений экосистем [148; 165]

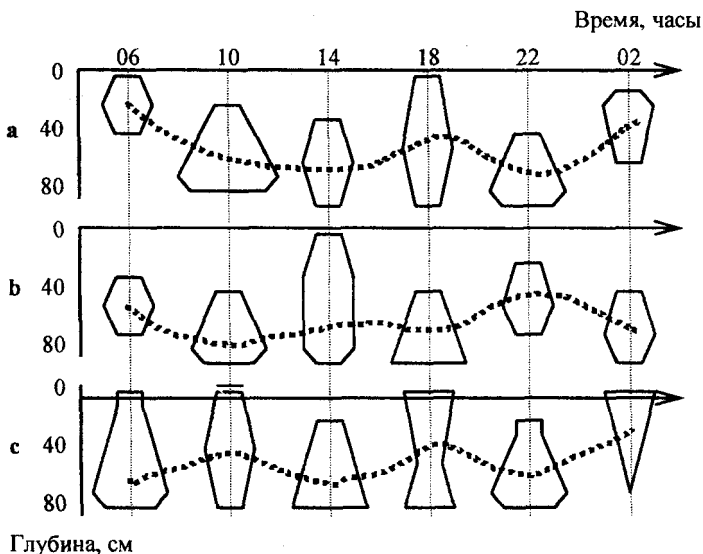
**Суточные изменения** сообществ связаны с ритмикой многих природных процессов, когда температура, освещенность и некоторые другие факторы имеют четко выраженную суточную (сезонную и годовую) циклику. Например, на побережьях океана существуют сложные ритмы жизни, связанные со сменой приливов и отливов.

Интересную картину суточной динамики сообществ коралловых рифов рисует Р. Уиттекер [249, с. 83—84]:

«На коралловых рифах Гавайских островов в дневное время активны многие виды рыб разнообразных и удивительных расцветок. Поскольку к вечеру освещенность уменьшается, эти рыбы перемещаются вглубь от поверхности воды в поисках укрытия в расщелинах коралловых рифов или в других защищенных местах. По мере того как в воде темнеет, из убежищ появляются и обретают активность ночные рыбы. И дневные, и ночные обитатели рифов включают разные по способу питания представителей; многие дневные рыбы питаются водорослями и планктоном, а некоторые "чистят" других рыб, собирая паразитов с их кожи. Большая часть ночных рыб — это хищники, поедающие различных беспозвоночных животных, включая планктон, который ночью активен. Ночные рыбы в отличие от дневных имеют

в большинстве своем оранжево-красную окраску. Кажется, что в некотором смысле красный цвет для морей является тем же, что серый для суши. Большинство наземных животных, деятельных ночью или в сумерках, — серые или коричневые по цвету, но рыба в океане и многие беспозвоночные животные, которые активны в темноте или при очень слабом свете, — фиасные. Красным цветом обладают не только ночные рыбы рифов, но и многие рыбы и беспозвоночные, постоянно живущие в темном среднем слое океана — ниже освещенных поверхностных вод, но выше самых глубоких частей океана. Незадолго до восхода солнца ночные рыбы уходят в убежище и замещаются дневными. Обратная картина наблюдается вечером. Именно в это время суток, в период вечерних и утренних сумерек, обе группы наиболее уязвимы для хищников, так как их цвет, глаза и поведение приспособлены или к свету, или к темноте. В сумерках наиболее активна третья группа рыб-хищников, питающихся другими рыбами. Эти виды окрашены различно, но в целом они не похожи на остальные группы и имеют либо светлую, либо крапчатую окраску. Таким образом, эволюция на рифах выработала три группы рыб, каждая из которых богата видами, приспособленными к активности в различных условиях среды — на свету, в темноте и в сумерках».

Классическим примером суточной динамики может служить «вертикальная миграция» планктонных сообществ пресных вод. В качестве примера приведем данные В.И.Попченко (и соавторов его книги [180]), которые исследовали динамику эপিфитона в Саратовском водохранилище в зарослях рогоза узколистного (*Typha angustifolia*) (рис. 2.41).



**Рис. 2.41.** Суточная вертикальная динамика фитопланктона (а), микро- (b), мезо- и макрозоофитоса (с) в июле 1979 г. в фитоценозе рогоза узколистного в Саратовском водохранилище

Эта картина отличается от «классических» иллюстраций суточной вертикальной миграции планктона [см., например: 249, с. 85] учетом не только освещенности, но и трофических особенностей данного сообщества.

«У популяций организмов разных трофических уровней суточные миграции, связанные с ритмикой питания, в зарослях рогоза протекают в разное время. На свету водоросли активно усваивают минеральные соли, а развитие альгофлоры влечет за собой потребление их фильтраторами (низшие ракообразные, колоставки, моллюски и др.). С наступлением сумерек и ночью питаются бокоплавы, ручейники, гидрахнеллы и т.д. В утренние и вечерние часы, при массовом скоплении беспозвоночных и водорослей ближе к поверхности растений, обычно нагуливаются личинки и молодь леща, густеры, плотвы, синца, окуня и др. Такой характер трофических связей способствует исключению напряженности конкурентных пищевых взаимоотношений (иными словами, происходит увеличение размерности экологической ниши. — Г.Р., Ф.Р.)» [180, с. 18].

Суточная изменчивость сообществ выражена и в наземных экосистемах. Это касается и сообществ птиц (насекомоядные птицы — мухоловки, славки — активны днем, козодой — в сумерках, совы — ночью), а также насекомых (яркая окраска и неопределенность траектории полетов у дневных бабочек и тусклая окраска и медленный полет под защитой сумерек или темноты у молей).

*Сезонные изменения.* Смена сезонов для растительных сообществ характеризуется явлениями *сменодоминантности* (в одном и том же сообществе в разное время года или в разные годы, но в один период сезона выражены разные доминанты) и *сменой аспектов* (происходит изменение облика фитоценоза в течение сезона; наиболее четко смена аспектов выражена в степях, где она была предметом, изучения отечественных геоботаников — Г.И.Танфильева, И.К.Пачоского, В.В.Алехина, И.Н.Бейдеман и др.). Так, в заповеднике «Стрелецкая степь», где охраняются участки северных луговых степей на черноземах, поочередно зацветают сон-трава (*Pulsatilla patens*) с фиолетовыми цветами, желтым цветом — горичвет весенний (*Adonis vernalis*) и синим — шалфеем луговой (*Salvia pratensis*). Такого рода фенологические изменения растительных сообществ отражают их адаптацию к климату и почвенным условиям и служат демонстрацией процессов дифференциации экологических ниш, снижающих конкуренцию внутри сообщества. Сезонный характер носит и динамика накопления надземной фитомассы растительных сообществ (в течение вегетационного периода или при смене времен года в тех зонах, где вегетационный период длится круглый год).

Оригинальной иллюстрацией сезонной динамики может послужить исследование частоты столкновений самолетов с птицами, проведенное в 1985 г. в районе аэродрома «Ульяновск» [21], где за год исследований было отмечено 96 видов птиц, еще 12 видов были встречены не более чем в 1 км от летного поля. Среди зарегистрированных птиц доминировали

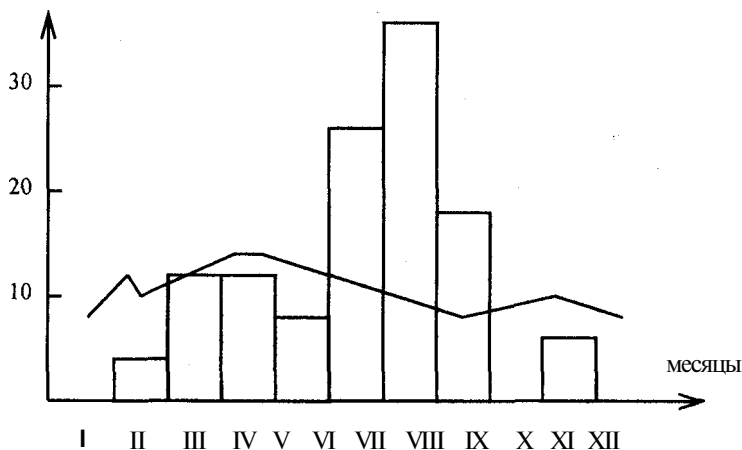
врановые, вьюрковые, обыкновенные скворцы и голубеобразные, а также овсянковые и трясогузковые. Всего в 1985 г. было отмечено 29 случаев столкновений самолетов с птицами (36 особей), 4 из них привели к повреждению воздушных судов ИЛ-86 и ТУ-154м. Чаще всего самолеты сбивали полевых жаворонков, черных стрижей и кобчиков.

Увеличение числа столкновений весной, во второй половине августа и осенью (рис. 2.42) объясняется сезонными миграциями птиц. Количество столкновений в конце июня, июле и августе заметно увеличивается, что объясняется в основном двумя причинами:

- повышением активности птиц, совершающих послегнездовые кочевки (численность птиц многократно возрастает, многие виды начинают вести стайный образ жизни);
- около взлетно-посадочной полосы оказываются молодые особи, которые еще плохо летают, слабо ориентируются и не умеют избегать столкновений с воздушными судами.

Интересно отметить, что все это наблюдается на фоне малой изменчивости интенсивности полетов самолетов.

количество  
столкновений, %



**Рис. 2.42.** Частота столкновений самолетов с птицами (гистограмма) и интенсивность полетов воздушных судов (кривая) в районе аэропорта «Ульяновск» в 1985 г.

**Флуктуации** (от лат. fluctuatio — колебание) — ненаправленные, различно ориентированные или циклические (с циклом не более 10 лет;



[185]) разногодичные изменения сообществ, завершающиеся возвратом к состоянию, близкому к исходному. Термин «флуктуация» в этом смысле одним из первых использовал в 1939 г. американский фитоценолог Г.Глизон (Gleason). Флуктуации порождаются либо колебаниями климата, либо ритмами развития биотических компонент экосистемы. По амплитуде и длительности флуктуации подразделяются на следующие типы:

- *скрытые* (изменения визуально не улавливаются);
- *осцилляции* (обнаруживаются при непосредственном наблюдении);
- *дигрессионно-демутационные* (амплитуда и длительность изменений превышает 5—6 лет).

Т.А.Работнов [185] различал следующие типы флуктуации по воздействующим факторам.

- *Экотопические (климатогенные) флуктуации* — наиболее распространенный их тип. Разногодичная изменчивость параметров экосистемы (например, численность, продуктивность или биомасса) может достигать очень высоких значений. Так, количество зайцев за 80 лет наблюдений (классическая система «зайцы — рыси»; см. рис. 2.25) изменялось более чем в 100 раз, рысей — более чем в 50 раз. (Справедливости ради заметим, что данный пример демонстрирует не только экотопические флуктуации, несущие основную нагрузку в динамике системы «зайцы — рыси», но и некоторые другие типы, которые будут рассмотрены далее).

- *Фитоциклические флуктуации* относятся к растительным сообществам и связаны с особенностями биологических ритмов растений. Например, дуб (*Quercus robur*) обильно плодоносит в среднем 1 раз в 4 года и, естественно, на следующий после массового плодоношения год в растительном сообществе будет много его всходов.

- *Зоогенные флуктуации* обусловлены массовым развитием какого-либо вида животных (например, саранча, непарный шелкопряд и др.), существенно изменяющим всю экосистему.

- *Антропогенные флуктуации*. Эти изменения связаны с кратковременными и ненаправленными воздействиями человека на экосистемы (например, перевыпас может привести к значительному изменению структуры травостой пастбищ).

*Сукцессии* (от лат. *successio* — преемственность, наследование) относятся к разряду *необратимых изменений экосистем*. В качестве иллюстрации приведем несколько определений, которые объясняют это сложное природное явление.

«*Развитие экосистемы, чаще всего называемое экологической сукцессией* (курсив автора—Г.Р., Ф.Р.), можно определить по следующим трем параметрам:

1) это упорядоченный процесс развития сообщества, связанный с изменениями во времени видовой структуры и протекающих в сообществе процессов; он определенным образом направлен и, таким образом, предсказуем;

2) сукцессия происходит в результате изменения физической среды под действием сообщества, т.е. сукцессия контролируется сообществом...;

3) кульминацией развития является стабилизированная экосистема, в которой на единицу имеющегося потока энергии приходится максимальная биомасса (или высокое содержание информации) и максимальное количество симбиотических связей между организмами.

Последовательность сообществ, сменяющих друг друга в данном районе, называется *сукцессией*» [175, с. 324].

«Последовательность изменений, происходящих в нарушенном местообитании, называется *сукцессией*, а достигаемая в конечном счете растительная формация — *климаксом* (курсив автора — Г.Р., Ф.Р.)» [201, с. 355].

«...процесс развития сообществ называется сукцессией... Сукцессионные изменения сообществ в разной степени связаны с внешними и внутренними по отношению к сообществу факторами, многие сукцессии могут быть вызваны одновременно причинами того и другого рода в их тесном переплетении. В любом случае градиент изменения условий среды и градиент изменения видовых популяций и сообществ оказываются параллельными. *Сукцессии — это экоклин во времени* (курсив наш. — П.Р., Ф.Р.)» [249, с. 176].

«Сукцессия — постепенные необратимые... изменения состава и структуры сообщества, вызываемые внутренними (автогенная сукцессия) или внешними (аллогенная сукцессия) причинами» [156, с. 178].

Эта подборка цитат позволяет увидеть как общую часть, так и различия в определении такого сложного понятия, как «сукцессия». Например, Ю.Одум понимает сукцессию достаточно узко, относя к ней только автогенные процессы, Р.Риклефс — только вторичную сукцессию, другие авторы рассматривают сукцессию как многомерное и непрерывное явление в пространстве различных изменяющихся характеристик.

Соотношение разных видов сукцессии хорошо иллюстрирует таблица 2.21, которая взята из работ Б.М.Миркина [148, с. 77] и Л.Г.Наумовой [165, с. 95].

## Классификация сукцессии сообществ

Варианты	Типы в подтипы сукцессии			
	автогенные		аллогенные	
	сингенез	эндоэкогенез	гейтогенез	гологенез
<i>По масштабу времени:</i>				
быстрые (10-летия)	+		+	+
средние (100-летия)		+	+	+
медленные (1000-летия)		+		+
очень медленные (десятки 1000-летий)		+		+
<i>По обратимости:</i>				
необратимые	+	+	+	+
обратимые (циклические)			+	+
<i>По степени постоянства процесса:</i>				
постоянные	+	+	+	+
непостоянные			+	
<i>По происхождению:</i>				
первичные	+	+		
вторичные	+	+		
<i>По тенденции изменения продуктивности и видового богатства:</i>				
прогрессивные	+	+	+	+
регрессивные	+	+	+	+
<i>По антропогенности:</i>				
антропогенные	+	+	+	+
природные	+	+	+	+
<i>По биоэнергетике развития:</i>				
автотрофные	+	+	+	+
гетеротрофные		+	+	+

**Сингенез** — изменения, происходящие под влиянием взаимоотношений между видами сообщества, а также под влиянием дифференциации экологических ниш без существенного изменения видами условий местообитания. Основная роль сингенеза отмечается для начальных стадий сукцессий и для очень быстро протекающих сукцессий. Соотношение  $P/R > 1$  ( $P$  — первичная продукция,  $R$  — дыхание). **Сингенетические изменения необратимы и постепенны**, могут проявляться как на первичных, так и на вторичных местообитаниях (в последнем случае чаще всего время, «отпущенное» на сингенез, меньше, чем для первичной сукцессии), могут протекать по типу прогрессивной и, реже, регрессивной сукцессии (для растительных сообществ с участием на первых этапах *оппортунистических популяций*, плотность которых не зависит от смертности, и потому растения могут плодоносить при очень

высоком перенаселении за счет миниатюризации особей; например, у мари белой (*Chenopodium album*) возможно уменьшение особей в 20 тысяч раз!). Наконец, **сингенез** — **природный процесс**, но его «пусковым механизмом» могут быть и антропогенные факторы [148].

Примерами сингенеза могут служить первые стадии зарастания новых субстратов (песчаных отмелей, скальных осыпей, лавовых потоков — первичные природные сукцессии) и восстановление растительности на нарушенных человеком территориях (зарастание насыпей дорог, залежей и пр. — первичные и вторичные антропогенные сукцессии).

**Эндозоогенез** — изменение сообщества путем изменения условий среды, **сукцессия в классическом (узком) смысле**. Рассматриваемые далее модели сукцессии дают достаточно полное описание этого типа автогенных сукцессии.

Примерами эндозоогенеза являются процессы зарастания стариц, переход низинных болот в верховые и т.д. (природная сукцессия), а также изменения под воздействием разного рода деструкции (полное или частичное разрушение сообщества в результате воздействия антропогенных факторов — например, рубки ухода в лесу).

**Гейтогенез** — локальные (т.е. не связанные с общими тенденциями развития ландшафта) аллогенные смены. **Гейтогенез** — **сравнительно быстрая по масштабу времени сукцессия** (что, естественно, связано с ее локальностью), **вызываемая чаще всего антропогенными факторами** (см. далее **законы Дансера**). Необратимый характер гейтогенеза может наблюдаться, как правило, в экологически ранимых ландшафтах, в экстремальных условиях среды (техногенное загрязнение тундровых экосистем в условиях нефтедобывающих районов Северо-Восточной Сибири). **Регрессивный гейтогенез называется ретрогрессией**.

Примером локальных внешних воздействий, приводящих к гейтогенезу, можно считать воздействие на растительность диких животных (природная сукцессия) и на хозяйственную деятельность человека (пастбищная дигрессия, воздействие мелиорации и пр. — антропогенные смены).

**Гологенез** — изменения целых ландшафтов с более или менее параллельным изменением растительных сообществ и экосистем разных урочищ. Природный гологенез — это процесс, протекающий тысячелетиями (например, развитие ильменей в низовьях Волги), антропогенный гологенез (в результате, например, строительства гидротехнических сооружений, вызывающих подтопление, затопление, засоление и пр.) протекает значительно быстрее.

**Природный гологенез всегда постоянен и необратим, а вот антропогенный может оказаться обратимым процессом, если его последствия не зашли слишком далеко (третий закон Дансера)**.

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.43).



Рис. 2.43. Динамика сообществ (сукцессии, климакс)

**Концепция климакса** — концепция, заключающаяся в признании возможности существования некоторых устойчивых и равновесных по отношению к внешней среде экосистем. **Климакс\*** — это **результат автогенных и аллогенных сукцессий, не абсолютно устойчивое состояние, а фаза относительно медленного развития.** Изменения, происходящие в экосистемах, различающихся основными структурными и функциональными характеристиками, представлены в таблице 2.22.

Таблица 2.22

**Тенденции, которые следует ожидать в процессе сукцессии экосистем**

Признаки экосистемы	Стадии сукцессии	
	начальные (развивающиеся)	климаксовые (зрелые)
<b>Энергетика сообщества</b>		
<i>P/R</i> (отношение валовой продукции к дыханию)	> 1 <	1
<i>P/B</i> (отношение валовой продукции к биомассе)	высокое	низкое
<i>B/E</i> (отношение биомассы к единице потока энергии)	низкое	высокое
Чистая продукция сообщества	высокая	низкая
Пищевые цепи	линейные (пастбищные)	ветвящиеся (детритные)
<b>Структура сообщества</b>		
Общее органическое вещество	мало	много
Неорганические биогенные вещества	экстрабиотические	интрабиотические
Видовое и биохимическое разнообразие	мало	велико
Структурное разнообразие (ярусность и пространственная гетерогенность)	мало	велико
<b>Жизненный цикл</b>		
Специализация по нишам	широкая	узкая
Размеры организмов	небольшие	крупные
Жизненные циклы	короткие и простые	длинные и сложные
<b>Круговороты биогенных веществ</b>		
Круговороты минеральных веществ	открытые	замкнутые
Скорость обмена биогенных веществ между организмами и средой	высокая	низкая
Роль детрита в регенерации биогенных веществ	незначительная	значительная

\* Правильная транскрипция английского слова climax — «клаймэкс», но по установившейся традиции используется термин «климакс» (аналогично: пианист Ван Клиберн вместо Ван Клайберн).

Признаки экосистемы	Стадии сукцессии	
	начальные (развивающиеся)	климаксовые (зрелые)
Изменения «вперед»	медленные	
Изменения «назад» (ретрогрессия)	быстрые	
<i>Давление отбора</i>		
Характер роста	быстрый (г-отбор)	медленный (К-отбор)
Продукция	количество	качество
<i>Всеобщий гомеостаз</i>		
Внутренний симбиоз	не развит	развит
Стабильность	низкая	высокая
Энтропия	высокая	низкая

**Гипотеза моноклимакса** Клементса—**признание возможности существования в каждой природной зоне** (исключительное значение климатических факторов) **одного устойчивого климаксового состояния** вне зависимости от того, где начиналась сукцессия — на скальных осыпях, песчаных дюнах или при зарастании пруда. Гипотеза была предложена американским экологом и фитоценологом Ф.Клементсом (Clements) в 1904 г.

Сущность гипотезы климатического моноклимакса Клементса сводится к четырем положениям, три из которых Р.Уиттекер считал обязательными — **устойчивость**, **конвергенция** (сближение признаков сообщества в ходе сукцессии) и **превалирование** (преобладание этих климаксов по площади). Четвертое положение — **аналогия климаксового сообщества организму** — факультативное. Кроме основных климаксов, Ф.Клементс допускал существование большого числа вспомогательных климаксов — отклонений под воздействием того или иного существенного фактора на той или иной территории. В числе вспомогательных климаксов Ф.Клементс [см. об этом: 248, с. 98] называет:

- *субклимакс* («задержавшаяся» сукцессионная стадия — растительность речной поймы),
- *дисклимакс* (нарушенный климакс — пастбищные сообщества),
- *постклимакс* (климакс более высокой по уровню организации жизненной формы — лес в степи),
- *преклимакс* (обратный постклимаксу — степь в лесу).

Все климаксы одного района объединялись Ф.Клементсом в *панклимакс* (высшая синтаксономическая единица — *климакс-формация*).

Гипотеза моноклимакса с момента появления подвергалась критике — три основных ее положения оказались неспряженными, и потому ей на смену пришли представления о поликлимаксе. Таким образом, гипотеза моноклимакса сегодня представляет только исторический интерес.

Правда, заметим, что в монографии С.М.Разумовского [189] имеет место «возврат» к этим представлениям в связи с отстаиванием автором представлений о дискретности растительного покрова.

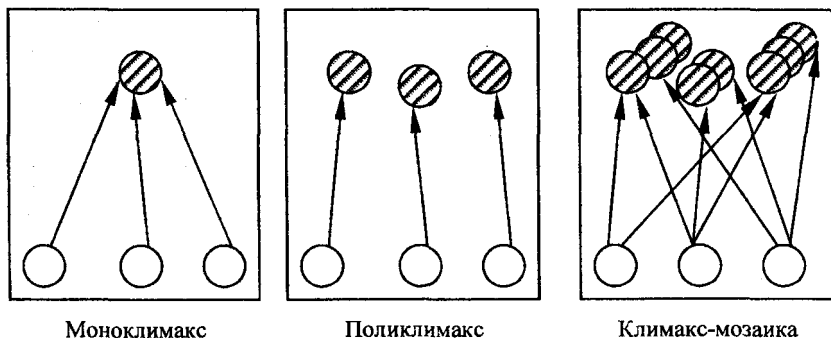
**Гипотеза поликлимакса** Нихолса — Тенсли — **признание существования в одном климатическом районе нескольких климаксов, различающихся эдафически.** Представления о поликлимаксе были развиты путем критики концепции моноклимакса американским геоботаником Г.Нихолсом (Nichols) в 1917 г. и английским экологом А.Тенсли (Tansley) в 1920 г.

Английская геоботаника начала века стояла против преувеличения формальных физиономических признаков сообществ, и при изучении растительного сообщества подчеркивалось три обязательных положения (ср. с положениями Ф.Клементса): **развитие, состав и экология.** Особо следует подчеркнуть теоретические представления Артура Тенсли — одного из крупнейших экологов того периода. Так, А.Тенсли отрицал прямолинейную аналогию Ф.Клементса между сообществом и организмом: «...из того, что единицы растительности выгодно рассматривать как органические целостности, нельзя заключить, что сравнение с организмами, которое до известного предела может быть оправдано, оправдывало бы нас при аргументации, которой мы объясняем сущность и развитие единицы растительности исходя из сущности и развития самого организма» [Tansley, 361, p. 122]. При этом в понятие «климакс-формация» А.Тенсли вкладывает несколько иное содержание — на территории с одинаковым климатом может образовываться несколько климакс-формаций, что и составляет сущность гипотезы поликлимакса.

**Гипотеза климакс-мозаики** Уиттекера — **признание наличия непрерывно варьирующих под воздействием эдафических факторов климаксов на однородной в климатическом отношении территории;** климакс в каждой точке признается индивидуальным и трактуется как мозаика видовых популяций, совмещенных условиями среды.

Р.Уиттекер, начав свою научную деятельность с достаточно язвительной полемики с Ф.Клементсом, уже в 1953 г. предложил свою гипотезу сукцессионного развития, основанную на представлениях о непрерывности и стохастичности сообществ (в отличие от организменных аналогий Ф.Клементса) и получившую название «климакс-мозаики» (англ. climax-pattern). Р.Уиттекер [249] считал, что между климаксовыми сообществами существуют переходы и что количество климаксов в поликлимаксе стремится к бесконечности, т.е. что в каждой точке — свой индивидуальный климакс (рис. 2.44).





Моноклимакс

Поликлимакс

Климакс-мозаика

Рис. 2.44. Схемы, иллюстрирующие гипотезы достижения климакса

**Гипотеза подвижного равновесия** Еленкина. Согласно этой гипотезе, на фоне некоторых постоянных колебаний воздействующих факторов сообщество сохраняется как единое целое, в то время как под воздействием непостоянных внешних сил происходит изменение его структуры и «запускается» новый виток сукцессии. Эта гипотеза (базирующаяся на взглядах Г.Спенсера) была предложена в 1906 г. А.А.Еленкиным для объяснения сущности симбиоза у лишайников. Впоследствии А.А.Еленкин [79, с. 37] отмечал, что «...эта теория {подвижного равновесия.— Г.Р., Ф.Р.} объединяет в одно целое и объясняет противоречивые факты, примиряет противоположные теории и дает единое научное мировоззрение, а также позволяет приблизиться к математической формулировке законов, обуславливающих все явления совместной жизни организма... в сообществах».

Представления о подвижном равновесии развивал и отечественный ботанико-географ А.П.Ильинский [98, 99]. При этом предлагалась следующая формализация подвижного равновесия:

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

где  $y$  — параметр, характеризующий состояние организма (например, его встречаемость в определенном месте в момент времени  $t$ ,  $p$  — сумма наследственных потенций вида,  $q$  — условия данного местообитания, ограничивающие осуществление последних,  $a$  — амплитуда колебаний внешних условий (или условий, находящихся в минимуме в соответствии с законом Либиха),  $x(t)$  — функция времени. Если  $x = 0$ , то  $y = p/q$  представляет собой «тип» данного местообитания, выраженный через среднюю величину интересующего нас параметра (встречаемости).

Таким образом, в рамках данной гипотезы процесс управления сукцессией и достижения климаксового состояния «отдан» абиотическим компонентам экосистемы (в отличие от рассмотренных выше

гипотез, где основным моментом сукцессионного развития признается взаимодействие между биотическими компонентами). По-видимому, в этом и слабость, и сила данной гипотезы, которая подвергалась критике с момента ее появления.

**Принцип сукцессионного замещения:** в процессе сукцессии формируется ряд экосистем, ведущий к наиболее устойчивой в данных условиях климаксовой экосистеме. Напомним, что термин «климакс» был предложен в 1901 г. американскими исследователями Г.Уитфордом (Whitford) и Г.Каулесом (Cowles). Последний проводил свои исследования, по образному выражению Ю.Одума, в «природной лаборатории сукцессии» — на песчаных дюнах озера Мичиган, что позволило сформулировать главное теоретическое положение: **растительные сообщества образуют разные ряды развития — сукцессионные серии**, исследование которых и является, по мнению Г.Каулеса, основной задачей экологии.

«Замещение видов в сукцессии вызывается тем, что популяции, стремясь модифицировать окружающую среду, создают условия, благоприятные для других популяций; это продолжается до тех пор, пока не будет достигнуто равновесие между биотическими и абиотическими компонентами» [175, с. 324]. Этот принцип можно считать «продолжением», развитием принципа «плотной упаковки» экологических ниш (см. раздел 4.5). Этот процесс П.Дансеро [Dansegeau, 304] образно назвал *relais* (в переводе с французского — смена почтовых лошадей, эстафета).

**Закон системогенетический:** многие экологические системы в своем сукцессионном развитии повторяют в сокращенной форме эволюционный путь развития всей своей системной структуры (восстановление леса в тайге проходит через фазы: кустарники — лиственные деревья — хвойные деревья-пионеры — основные лесообразователи). Интересно, что это явление описал все тот же Г.Каулес в 1901 г. Этот закон (онтогенез повторяет филогенез), по Р.Маргалефу [140], является статистическим результатом многократно повторяющихся эволюционных шаблонов.

**Закон сукцессионного замедления:** процессы, идущие в зрелых (климаксовых) экосистемах, находящиеся в устойчивом состоянии, проявляют тенденцию к замедлению. Подтверждение этого закона (см. табл. 2.22) — отношение  $P/V$ , чистая продукция, скорость круговорота биогенных веществ. «Действительно, в полевых условиях очень трудно выделить устойчивое климаксовое сообщество — обычно удается только заметить, что скорость сукцессии падает до определенного уровня, после которого мы уже не видим никаких изменений... встает вопрос, не является ли климаксовая растительность лишь мечтой теоретика» [17]. И еще одна цитата: «Климакс никогда не бывает

абсолютным, так как в фитоценозах происходят регенерационные процессы, на них влияет изменение климата, наконец, возможно видообразование и появление (или занос) в фитоценозе новых видов. По существу, климаксовые фитоценозы — это фитоценозы, находящиеся в стадии очень медленного изменения» [165].

**Законы Дансеро** — законы динамики системы «Природа — Человек»:

- **закон необратимости взаимодействия** в системе «Природа — Человек» (часть возобновляемых природных ресурсов при нерациональном использовании может перейти в разряд невозобновляемых);

- **закон обратной связи взаимодействия** в системе «Природа — Человек» (любое изменение в природной среде, вызванное хозяйственной деятельностью человека, «возвращается» к нему и имеет для него нежелательные последствия; в этом проявляется общесистемный принцип контринтуитивного поведения сложных систем Дж.Форрестера (см. раздел 2.5) и **четвертый закон-афоризм экологии Б.Коммонера: ничто не дается даром** (there is no such thing as a free lunch);

- **закон обратимости биосферы** (биосфера после прекращения воздействия на ее компоненты антропогенных факторов стремится восстановить свое экологическое равновесие; например, заброшенные сельскохозяйственные поля возвращаются в состояние «дикой» природы).

Эти законы были сформулированы американским биогеографом П.Дансеро (Dansereau) в 1957 г.

**Модели сукцессий** — идеализированные схемы *автогенных сукцессий*, предложенные Дж.Коннелом (Connell), Р.Слейтиером (Slatyer) в 1977 г. (обозначаются C+S-модели) и развитые Д.Боткиным (Botkin) в 1981 г. (рис. 2.45);

- **модель стимуляции** — в ходе сукцессии происходит улучшение условий среды (например, зарастание скал — лишайники мхи травы кустарники деревья);

- **модель ингибирования** — обратный стимуляции процесс ухудшения условий среды;

- **модель толерантности** — процесс, аналогичный ингибированию, но с компенсацией за счет внедрения в сообщество все более толерантных видов (при восстановлении леса поселение ели возможно только под полог ольхи, т.е. при некотором ухудшении условий);

- **модель нейтральности** — сукцессия как чисто популяционный процесс (смена видов с разными жизненными циклами и разными типами эколого-ценотических стратегий; см. раздел 4.2) без заметного воздействия на среду.

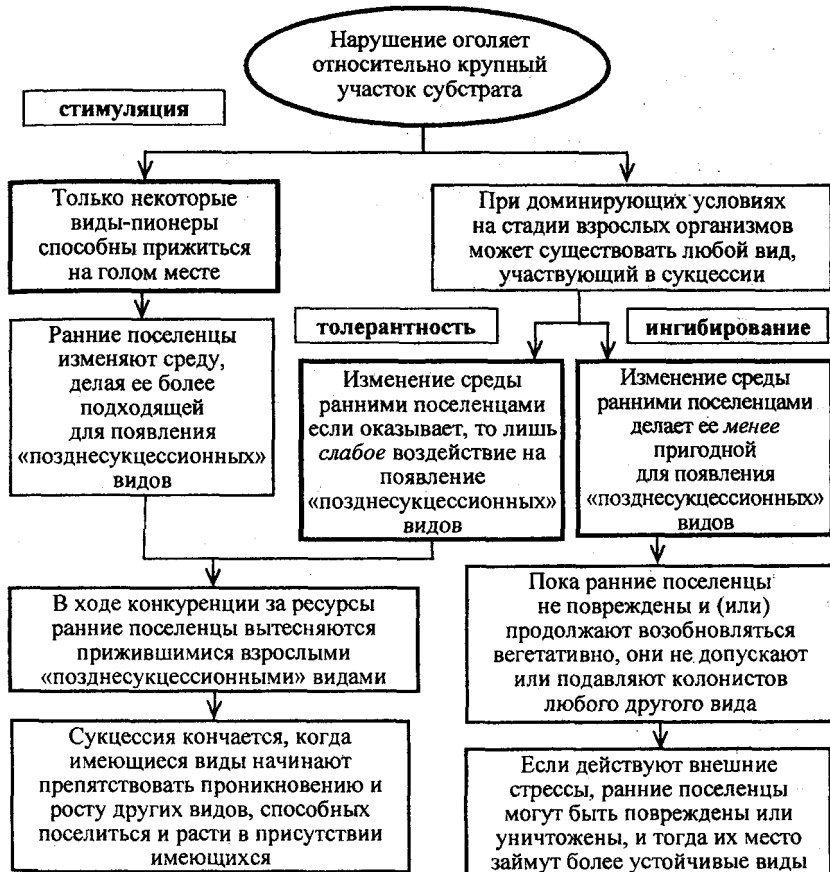


Рис. 2.45. Основные модели сукцессий [Connell, Slatyer, 302]

Достаточно подробный анализ механизмов сукцессии был осуществлен И.Э.Смелянским [231], различившим шесть типов механизмов:

- Ф.Клементса (концепция моноклимакса);
- В.Н.Сукачева (сингенез, эндоэкогенез, гейтогенез и гологенез);
- Дж.Коннела и Р.Слейтиера (C+S-модели);
- процесс дифференциации экологических ниш (см. раздел 4.5);
- механизм С.М.Разумовского (организмистская смена ассоциаций);
- системный подход (информационный характер сукцессии).

Кроме того, существует большое число математических моделей сукцессионных изменений экосистем.

**Уравнения динамики популяций и сообществ** — специальный раздел математической экологии.

**Постулат «нулевого» максимума** Маргалефа: экосистема в сукцессионном развитии стремится к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности (практически нулевой). Этот постулат был сформулирован испанским экологом и гидробиологом Районом Маргалефом (Margalef) в 1963 г. Из этого постулата «вытекает» закон сукцессионного замедления.

**Правило оптимизации** Реммерта: в естественной экосистеме отношение между первичной и вторичной продукцией, как правило, стремится к оптимуму.

Вторичная продукция определяется как скорость образования новой биомассы гетеротрофными организмами. Аксиомой является утверждение о зависимости вторичной продукции от первичной (консументы разных уровней получают энергию, потребляя растительное вещество либо прямо, либо опосредованно — поедая друг друга). Действительно, такая положительная корреляция наблюдается для целого ряда экосистем.

Завершая рассмотрение сукцессии, заметим, что этот аспект изучения экосистем очень многогранен и что целый ряд специфических типов сукцессии остался за рамками нашего обсуждения: *циклические сукцессии* — с возвратом к исходному состоянию при цикличности больше 10 лет (гологенез растительности речных пойм [147]), *ландшафтные сукцессии* (саморазвитие целых ландшафтов на примере формирования островов в водохранилищах Днепра — по материалам Л.Н.Зимбалевской [88]), *программированные сукцессии* (при создании искусственных экосистем [156]) и др.

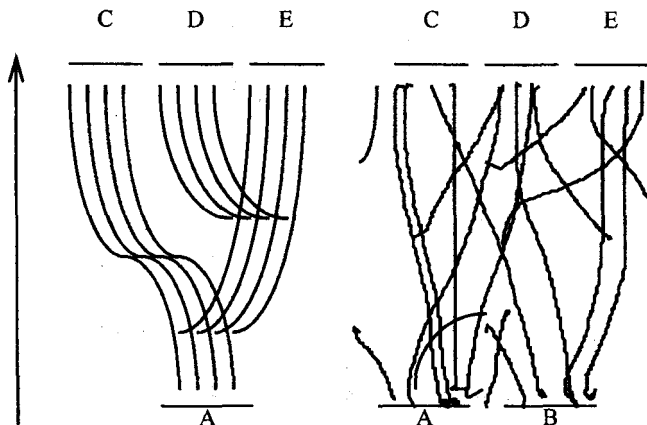
Наконец, приведем слова Р.Маргалефа [140, с. 161], который, как всегда, парадоксален: «Климакс оборачивается просто названием утопии, созданной группой экологов. Но это-то и хорошо, поскольку он может служить идеальным пределом или асимптотой, которая может быть, по существу, эталоном действия обратной связи на экосистемном уровне... Можно понять Браун-Бланке, который писал, что, возможно, не существует других областей, кроме изучения сукцессии, где так переплетаются факты и фантазии».

#### 4.11. Динамика сообществ (эволюция)

**Эволюция экосистем** (синоним — *филоценогенез*; по-видимому, неверно считать филоценогенез синонимом только экологии фитоценозов, как это принято у геоботаников [242; 33; 156]) — это процесс возникновения новых типов экосистем.

В соответствии с двумя основными представлениями о структуре и функционировании экосистем («организмизмом» и непрерывностью; см. раздел 4.8) различают две модели эволюции — эволюция экосистем как целостностей (параллельная) и сетчатая модель эволюции (рис. 2.46).

Сторонники дискретного видения экологического мира рассматривают эволюционный процесс как взаимоприспособление (*коадаптацию*) видов экосистемы: чем дольше существует экосистема, тем более «подогнаны» друг к другу виды. Возникновение новых типов экосистем рассматривается как следствие процесса «гибридизации» исходных типов, называемых *вкладчиками*.



**Рис 2.46. Графическое изображение двух направлений в ассоциации видов в процессе эволюции (каждая линия представляет один вид):**  
*слева*—параллельная эволюция, три сообщества (С, D и E) происходят от исходного, древнего сообщества А; *справа*—сетчатая модель эволюции; центры популяций древних видов распределены вдоль градиента окружающей среды, А и В—древние типы сообществ

Через эволюционное время виды произвольно изменяют распределение по градиенту, часть из них эволюционирует параллельно, некоторые разделяются в два и более вида, другие погибают, одни эволюционируют в направлении выхода из данного древнего сообщества, иные проникают в новое сообщество из других сообществ; после периода эволюции «на выходе» различимы три сообщества (С, D и E), общее число видов несколько увеличилось, и их распределение по градиенту характеризуется как «более непрерывное»; наконец, виды каждой группы имеют различную эволюционную историю возникновения ассоциаций с другими видами.

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.47).

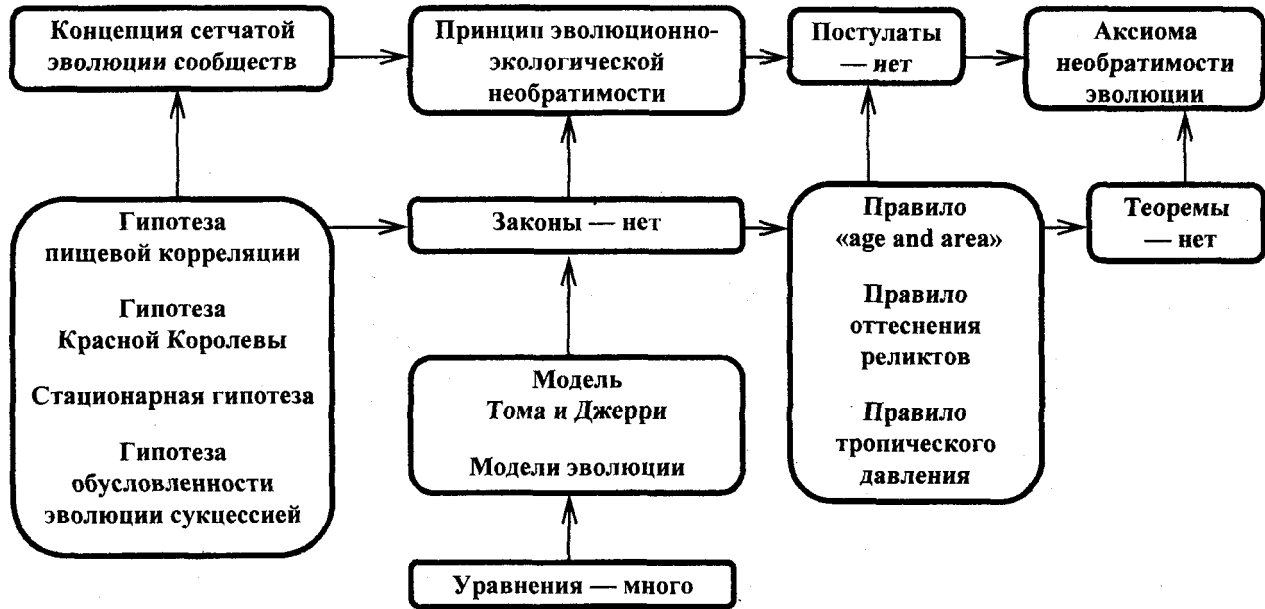


Рис. 2.47. Динамика сообществ (эволюция)

**Концепция сетчатой эволюции сообществ** Уиттекера — современное представление об эволюции как о сеткообразном процессе, когда распределения видов вдоль градиента эволюционного времени так же независимы и индивидуальны, как и распределения этих видов вдоль экологических или пространственных градиентов. В этом случае коадаптировать (коэволюционировать) могут только виды разных трофических уровней (хозяин — паразит, хищник — жертва). В ходе таким образом представленной эволюции происходят дифференциация экологических ниш и плотная упаковка видов сообщества в эти ниши (см. раздел 4.5).

Закономерности сетчатой эволюции сообществ описаны американским экологом Робертом Уиттекером (Whittaker) в 70-х гг. XX в., и их можно выразить следующими основными принципами:

- видовое разнообразие увеличивается при добавлении видов, отличающихся от других экологической нишей и местообитанием;
- адаптация к окружающей среде проявляется в нескольких признаках структуры и функционирования сообщества (среда, по-видимому, создавала некоторые возможности для этих адаптаций, а они были по-разному реализованы отдельными комбинациями видов, которые эволюционировали в разных районах);
- сообщества развиваются в направлении формирования разных уровней устойчивости их структуры и функционирования, а виды — в направлении разнообразия типов функции популяции и различной степени стабильности популяции в одном и том же сообществе (эволюция выработала некоторые комбинации видов в климаксовых сообществах, приспособленных к самоподдержанию);
- объединения одних видов с другими в основном слабые и изменчивые; эволюция сообщества подобна сетке в том смысле, что в ходе эволюции виды различным образом комбинируются и рекомбинируются в сообществах;
- поскольку сообщества как целые не имеют центральной контрольной системы и не наследуют для себя генетической информации (отрицание организменных аналогий), их эволюция является, главным образом, результатом эволюции видов, входящих в их состав;
- у природных сообществ в процессе эволюции развился специфический тип организации (под этим Р.Уиттекер понимает способы, с помощью которых сложная функциональная система поддерживается или более-менее гармонично изменяется в процессе роста. «Этот тип организации, возникающий в результате взаимодействия относительно слабо связанных друг с другом компонентов — видов, каждый из которых имеет свою собственную наследственность,— не имеет сходства с какими-либо другими биологическими системами. *Аналогия между*



*организмами и сообществами не оправдывается* (курсив наш.— Г.Р., Ф.Р.). Сообщества — это живые системы, которые существенно отличаются от организмов, поскольку принципы эволюции сообществ иные и более ограничены по сравнению с законами эволюции организмов»; [249, с. 324—325]).

Эволюция может быть не только *природной* (изменения сообществ геологического масштаба времени — десятки тысяч и более лет), но и *антропогенной* (сотни и даже десятки лет — создание агроэкосистем, синантропизация и урбанизация экосистем). Кроме того, Ю.Одум [175] различает *аллогенную эволюцию* (проходящую под воздействием внешних сил — геологических, климатических изменений и пр.) и *автогенную* (проходящую под воздействием внутренних процессов, обусловленных активностью живых компонентов экосистемы).

Интересную классификацию антропогенной эволюции предлагает Б.М.Миркин [148, с. 74]:

- **целенаправленная эволюция:**

- замена естественных сообществ на искусственные (например, создание искусственных травосмесей, которые по устойчивости и продуктивности не уступают или превосходят естественные кормовые угодья);
- интродукция видов и включение их в состав сообществ (например, завоз кроликов в Австралию или сообщества с американской секвойей в Крыму);
- конструирование новых типов искусственных сообществ (например, газон стадиона или рекультивация техногенных отвалов);

- **стихийная эволюция:**

- занос видов из других районов («Одно из крестоцветных России, *Bunias orientalis*, натурализовалось в Булонском лесу после вступления казаков в Париж в 1815 г., а злаки Трансильвании заглушаются русским терновником, с тех пор как семена этого растения были перенесены туда в грибах русских лошадей»; [199, с. 56]);
- уничтожение видов или снижение их генетического разнообразия за счет уничтожения некоторых форм (примеров этого явления *Homo sapiens* дал более чем достаточно, о чем свидетельствуют многочисленные «Красные книги»);
- смещение границ природных зон вследствие хозяйственной деятельности человека (классический пример — уничтожение лесов в Древней Греции и, как следствие, опустынивание);
- возникновение новых устойчивых к влиянию человека вторичных типов сообществ (например, развитие бедных видами пастбищных сообществ в результате перевыпаса и сокращения естественных кормовых угодий);

— формирование новых сообществ на антропогенных субстратах вследствие их самозаращения (антропогенная эволюция на техногенных отвалах — возникают сочетания видов, которые отсутствовали в природе в этих зонах).

Нельзя не согласиться с выводом Б.М.Миркина [148, с. 75]: «В конечном итоге задача человечества на рубеже нового тысячелетия — это сведение стихийной эволюции к минимуму, повсеместный переход к управляемым формам использования и охраны биосферы и, стало быть, к целенаправленной эволюции».

**Гипотеза пищевой корреляции** Уини-Эдвардса (*козволюции*): в ходе эволюции, как правило, сохраняются только те популяции, скорость размножения которых скоррелирована с количеством пищевых ресурсов среды их обитания (при этом скорость размножения должна быть ниже максимально возможной). Гипотеза предложена английским биологом В.Уини-Эдвардсом (Wynne-Edwards) в 1962 г.

В монографии М.Бигона с соавторами [17, т. 2, с. 6—30] приведено много примеров как отрицательной, так и положительной корреляции репродуктивных трат от ресурсов среды.

**Гипотеза Красной Королевы** (*The Red Queen; примат биотических факторов в эволюции*): каждое эволюционное прогрессивное изменение любого вида в экосистеме связано с ухудшением окружающей среды для других видов. Поэтому, чтобы выжить, все виды должны эволюционировать вместе, быстро и непрерывно («бежать», чтобы оставаться на том же месте). Название гипотезы связано со сказкой Льюиса Кэрролла «Алиса в Зазеркалье». *Гипотеза Красной Королевы* была выдвинута в 1973 г. в работах Л.Ван Валена (Van Valen) и М.Розенцвейга (Rosenzweig) и получила свое развитие в целом ряде специальных исследований; «...в рамках гипотезы предполагается, что наиболее важным фактором среды для популяции являются другие популяции, так как все виды связаны тесной сетью взаимоотношений. Поэтому даже при неизменности климата и других физических факторов эволюция идет с постоянной скоростью» [1, с. 125].

Согласно гипотезе Красной Королевы, «...для каждого вида существует адаптивный пик, к которому вид эволюционирует. Проблема состоит в том, что пик непрерывно отстывает, потому что окружающая среда — биотическая окружающая среда — постоянно ухудшается... Модель менее точна относительно ожидаемых перемен условий среды, но скорость эволюционных изменений увеличивается в одном или другом направлении» [Lewin, 337, p. 399]. И еще одна цитата: «...и хотя гипотеза (*Красной Королевы*.— Г.Р., Ф.Р.) во многом спорна, ей нельзя отказать в привлекательности, в блестящем выборе названия, в способности завоевывать сторонников и держать в боевой готовности противников» [1, с. 6]. Конкретизирует эту гипотезу (по отношению

к бинарным коэволюционирующим системам) *модель Тома и Джерри* (см. об этом ниже).

### ***Гипотеза обусловленности эволюции sukcesseией***

Маргалефа: «...если замена одного генотипа на другой приводит к уменьшению *P/B*-коэффициента как для указанного вида, так и для всей экосистемы, или к соответствующему изменению любого другого индикаторного показателя, пригодного для всей экосистемы и связанного с принятой нами концепцией сукцессии, тогда замена эта будет, вероятно, успешной, поскольку новый генотип является локально приемлемым. Это кажется смелым утверждением в том смысле, что *переносит естественный отбор на экосистемный уровень* (курсив наш. — Г.Р., Ф.Р.)... Виды развиваются благодаря естественному отбору, но кто именно будет отобран, определяется контекстом. И контекст этот изменяется в течение любого сукцессионного процесса, но тенденция к увеличению сложности не включена в концепцию естественного отбора в приложении к видам. Однако сложность, замедление круговорота и некоторые другие свойства в процессе сукцессии усиливаются — большая система устанавливает постепенно сдвигающиеся рамки для действия естественного отбора видов...» [140, с. 187].

***Стационарная гипотеза (примат абиотических факторов в эволюции)*** — предположение, альтернативное *гипотезе Красной Королевы*, согласно которому при постоянстве факторов среды эволюция остановится, но ее механизм снова «запустится», если изменятся внешние условия.

Сегодня практически нет однозначного ответа на вопрос о том, какая из этих альтернативных гипотез верна. Более того, привлечение палеонтологических данных (планктонные организмы возраста 40 и 22 млн. лет) для проверки этой гипотезы [Hoffman, Kitchell, 325; Wei, Kennett, 373; Lewin, 337] дало свидетельства как в пользу одной, так и другой гипотез. Это все равно позволило Р.Левину достаточно оптимистично завершить свою статью: «Когда была предложена гипотеза Красной Королевы, это приветствовалось как "главный шаг к интерпретации эволюционных изменений в терминах общих правил и процессов". Дальнейшее развитие этих представлений и связь с некоторыми высококачественными палеонтологическими данными обещает в будущем более полное понимание этого явления» [Lewin, 337, p. 400].

***Принцип эволюционно-экологической необратимости:*** экосистема, потерявшая часть своих элементов или сменившаяся другой в результате сукцессии, не может вернуться к первоначальному своему состоянию, если в ходе изменений произошли эволюционные (микрорволюционные) изменения в ее компонентах. Иными словами, **к такой экосистеме надо подходить как к новому природному образованию** и не переносить на нее ранее выясненные закономерности.

**Модель Тома и Джерри** Маргалефа — представления о параллельном коэволюционном развитии системы с сопоставимым уровнем организации хищника и жертвы: «...как хищник, так и жертвы оказываются включенными в эволюционный процесс, ведущий к увеличению размеров всех его участников... Это эскалация экологической войны» [140, с. 139]. Модель получила такое название по аналогии с названием известного мультипликационного сериала Уолта Диснея (если бы эта модель была предложена отечественными исследователями, ее можно было бы назвать *моделью «Ну, погоди!»*).

**Модели эволюции** — специальный раздел математической экологии. Число моделей эволюции огромно.

**Правило «Age and Area»** — положение, высказанное еще А. Де Кандолем (De Candolle) в 1855 г., обсуждавшееся Ч.Дарвиным (Darwin), Дж.Виллисом (Willis) и сравнительно недавно ставшее предметом рассмотрения в статьях А.И.Кафанова [105] и Ю.И.Чернова [269]: **чем древнее таксон, тем, как правило, обширнее его ареал.** Фактически как продолжение этого правила могут использоваться еще два правила биогеографии — **правило оттеснения реликтов** А.Уоллеса (Wallace) и **правило тропического давления** П.Дарлингтона (Darlington). Общим для этих двух правил является «...положение об "оттеснении" архаичных примитивных форм более молодыми и продвинутыми» [269, с. 1445].

По данным Н.Н.Цвелева [266], центр разнообразия бамбуков (*Bambusoideae*) находится в тропиках Юго-Восточной Азии, где преобладают по числу видов достаточно продвинутые формы, а в субтропических районах и в горах наибольшее разнообразие демонстрируют в основном формы примитивные. Та же закономерность, по данным Д.П.Жужикова [85], просматривается и в распространении видов отряда термитов (*hoptera*). Еще более яркую картину дают амфибии, и, в частности, высокую приспособленность к экстремальным условиям севера демонстрирует сибирский углозуб (*Hynobius keyserlingii*) — примитивнейшая форма хвостатых земноводных [269]. Заметим, что действие этих правил накладывается на глобальный градиент тепловых условий и на природно-климатическую зональность.

Вопрос о том, какова роль тропических сообществ в процессах фауно- и флорогенеза, рассматривался С.В.Мейеном [144] в «бинарном аспекте»: «тропики-музей» и «тропики-колыбель». На палеонтологическом материале С.В.Мейен дал веские аргументы в пользу второй точки зрения, образно назвав ее «экваториальная помпа»: тропическая биота — законодатель макроэволюции и, как подчеркивает Ю.И.Чернов [269, с. 1453], это «...вполне можно принять в качестве рабочей гипотезы».

**Аксиома необратимости эволюции** Дарвина — Долло: эволюционные процессы необратимы; популяция не может вернуться к состоянию, уже осуществленному в ряду ее «предков».

Интересный список общих закономерностей для действительно эволюционных процессов в геологическом масштабе времени недавно предложили А.С.Раутиан и В.В.Жерихин [195, с. 37—43]:

6. Эволюция сообществ организмов складывается из длительных периодов их направленной самоорганизации и кратких (в геологическом масштабе времени) экологических кризисов, сопровождающихся деструкцией прежних сообществ (*перемежающееся равновесие*).

7. Применительно к сообществам справедливо важнейшее следствие кибернетического **принципа порогового реагирования У.Росс Эшби**: дискретность есть выражение устойчивости; экологические сообщества — открытые системы с механизмами поддержания устойчивости, основанными на процессах саморегуляции; в этих условиях простейший природный регуляторный механизм — принцип «строптивости» Ле Шаталье — Брауна (см. раздел 4.12) — заменяется более сложным механизмом — *принципом эволюции Пригожина — Глендорфа*.

8. **Филоценогенез прерывисто непрерывен** («...прерывистость выражает устойчивость субъекта развития, преодоление пределов которой происходит как пороговая реакция, а градуальность — преемственность сменяющих друг друга состояний в процессе развития»; [195, с. 38]).

9. В основе всех типов саморегуляции лежит кибернетический **принцип отрицательной обратной связи**, который пригоден для балансовых соотношений в моделях функционирования экосистем и не подходит для описания эволюции сообществ.

10. Эволюция сообществ и биосферы в целом начинается тогда, когда мощности отрицательных обратных связей оказывается недостаточно для погашения эффектов внешних воздействий и/или внутренних возмущений.

11. Явления резонанса всегда являются выражением положительных обратных связей, возникающих в эволюционирующем сообществе. Представляет интерес следствие из этой закономерности: исследователь должен вскрывать не только внешние (отрицательные связи), но и понять внутренние причины (положительные связи) наблюдаемых эффектов потери устойчивости живых систем.

12. Резонансные эффекты саморазрушения экологических сообществ ведут в эпохи экологических кризисов к массовому вымиранию организмов (прежде всего наиболее специализированных форм, участвующих в выполнении наиболее уникальных функций в глобальных

геохимических круговоротах, что, естественно, делает их «замену» крайне сложной или даже невозможной задачей).

13. Резонансные эффекты, разрушая структуру сообществ в эпоху экологического кризиса, ослабляют биоценологические ограничения филогенеза и вызывают смену доминирующих групп организмов; в соответствии с *гипотезой константности* (см. раздел 4.12), а также если исходить из антропоцентрических позиций, будет идти процесс **синантропизации**.

14. Темп эволюционной адаптации человека как биологического вида к новым, им же вызванным условиям жизни, не успевает за темпом перемен в окружающей его природной среде, что ведет к распаду нашей собственной адаптивной нормы и, как следствие, к экспоненциальному росту затрат на реабилитацию окружающей среды и на поддержку здоровья населения.

15. Наконец, палеонтологическая реконструкция эволюционных процессов свидетельствует о том, что **хотя экологические кризисы и кратки** (в геологическом масштабе времени), **последующие процессы релаксации продолжительны даже по геологическим меркам**.

Естественно, что закономерность № 10 в сочетании с эффектами положительных обратных связей (№ 6—8) явно не устраивает *Homo sapiens*. «Единственно реалистическая стратегия — вращение хозяйственной деятельности человека в исторически сложившуюся биосферу» [195, с. 43].

Завершим этот раздел словами С.С.Шварца [272, с. 13]: «*Закономерности, отражающие зависимость между динамикой структуры популяций и преобразованием их генетического состава, мы рассматриваем в качестве важнейшего фактора эволюционного процесса*. Изучение этих закономерностей — одна из важнейших задач эволюционной экологии (курсив автора.— Г.Р., Ф.Р.)».

#### **4.12. Экология биосферы (энергетика, продуктивность)**

Понятия «биосфера» и «ноосфера» совершенно справедливо ассоциируются с именем выдающегося отечественного ученого В.И.Вернадского. «Биосфера — термин, введенный в науку В.И.Вернадским» [67, с. 29]. Однако и тот, и другой термины были использованы, а не предложены В.И.Вернадским. «Величайшая заслуга Вернадского в том, что он, используя, по существу, весьма образную метафору, вложил в понятие "биосфера" совершенно новый смысл» [233, с. 6]. Понятие «ноосфера» введено французским философом Э.Леруа в 1927 г. и до В.И.Вернадского активно разрабатывалось П.Тейяром де Шарденом;

термин «биосфера» был введен в 1875 г. австрийским геологом Э.Зюсом\* (Suess).

**Геохронологическая шкала.** История развития жизни на Земле подразделяется на 6 эр и 17 систем или периодов, охватывающих промежутки времени в 3,5 млрд. лет. Свыше 3 млрд. лет назад, когда на Земле зародилась жизнь, атмосфера содержала в основном азот, аммиак, водород, окись углерода, метан, водяной пар, хлор, сероводород и другие газы, ядовитые для многих из живущих сейчас на Земле организмов; свободный кислород в ней отсутствовал. Таким образом, до тех пор, пока атмосферного кислорода и озона (который является «экраном», защищающим от воздействия ультрафиолета) было мало, жизнь могла развиваться только под защитой воды. Вероятно, первыми живыми организмами были дрожжеподобные одноклеточные анаэробы, получавшие энергию за счет брожения, «...их питание, по-видимому, зависело от медленно опускающихся на дно органических веществ, синтезируемых под действием радиации в верхних слоях воды, куда не могли отважиться проникнуть эти голодные микробы!» [Одум, 175]. Эти представления соответствуют **гетеротрофной теории возникновения жизни** А.И.Опарина. Но следует отметить и точку зрения В.И.Вернадского [37]: «...среди миллионов видов нет ни одного, который мог бы исполнять один все геохимические функции жизни, существующие в биосфере изначала... первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-либо организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни».

В течение протерозоя первые организмы провели колоссальную биогеохимическую работу, главным итогом которой стало накопление в атмосфере кислорода. Важный этап в развитии органического мира — возникновение многоклеточности. Считается, что первые многоклеточные смогли появиться (как? — это другой, специальный вопрос) после того, когда

---

\* А.Гумбольдт в 1845 г. в своем фундаментальном труде «Космос» одноразово использовал понятие «жизнесфера» [130, с. 14]. Заметим также, что вплотную к понятию «биосфера» подошел французский географ Элизе Реклю (Reclus). Одна из основных его работ — 12-томный труд «Земля. Описание жизни земного шара» (1868—1872 гг.); в X томе этой работы, который называется «Жизнь на Земле», встречаем такие слова [200, с. 4, 6, 8]: «Вся совокупность живых существ на поверхности планеты образует как бы своего рода тонкую оболочку или покров; ...мы должны признать, что жизнь на Земле едина. Как бы далеко растения, животные и люди ни расходились друг от друга, как бы они ни различались своим видом и строением, все они все-таки прежде всего дети Земли. Их создала одна и та же почва, они дышат одним и тем же воздухом; ...царства растений и животных не стоят друг от друга отдельно, а находятся в тесной взаимной зависимости, образуя один общий мир органических существ, служащий прямым продолжением неорганического мира».

содержание кислорода в атмосфере достигло 0,6% (современный уровень — 20%). В эту эру биосфера «...охватила всю планету, и ее эволюция обусловила характер и направление эволюции отдельных видов» [103].

К началу девона потребление кислорода сравнялось с его образованием, содержание его в атмосфере стало близким к современному. Но с середины девона и до конца палеозоя произошло заметное уменьшение содержания кислорода (может быть, в 4 раза) и повышение содержания углекислого газа. Все это сопровождалось глобальным изменением климата и привело к обширному «автотрофному цветению», создавшему запасы ископаемого топлива. Затем последовало потепление, и соотношение  $O_2/CO_2$  остается до сих пор в «...состоянии, которое можно назвать "колебательным стационарным состоянием"» [Одум, 1975, с. 353].

**Типы земного вещества.** Еще в написанной в 1922 г. книге «Химическое строение биосферы Земли и ее окружения» [38] В.И.Вернадский выделил 7 типов земного вещества, из которых складывается биосфера; с учетом некоторых поправок эти типы представлены в таблице 2.23.

Таблица 2.23

Типы вещества биосферы Земли

Характер вещества	Градации по исходному веществу	Типы вещества	
		земного происхождения	внеземного происхождения
Живое	биогенное	<b>живое вещество</b> (синонимы: биос, биота)	неизвестно
	абиогенное	неизвестно	неизвестно
Неживое	биогенное	<b>биогенное вещество</b> <i>а) небиогенное</i> <i>б) палеобиогенное</i> (синоним: органогенное вещество)	неизвестно
	абиогенное	<b>абиогенное вещество земного происхождения</b> (синоним: косное вещество)	<b>абиогенное вещество внеземного происхождения</b> (синоним: вещество космического происхождения)

Согласно расчетам (естественно, очень приблизительным; [103]), за всю историю Земли существовало в рамках **живого вещества** примерно 500 млн. видов организмов, сейчас на нашей планете насчитывается не менее 5 млн. видов (по другим данным — от 3 до 30 млн. видов; [342]); иными словами, КПД эволюции биосферы мало отличается от 1%. По своей массе живое вещество составляет очень малую часть биосферы —



равномерно распределенное по всей поверхности, оно покрывает Землю слоем всего в 2 см. Но именно живому веществу, по В.И.Вернадскому, и принадлежит главная роль в формировании земной коры.

**Биогенное вещество** было создано в результате жизнедеятельности организмов (например, речной рак за 20 лет жизни сбрасывает 50 панцирей); оно подразделяется на *небиогенное вещество*, образованное существующим в настоящий момент живым веществом, и *палеобиогенное вещество*, сохранившееся в составе горных пород («жизнь, превращенная в камень»). В 1997 г. вновь вспыхнул интерес к **биогенному веществу внеземного происхождения**; одной из первых публикаций, в которой были описаны необычные микроскопические образования, встречающиеся в метеоритах, была статья в журнале «Nature» в 1961 г. (см. также статью С.И.Жмур и др. в журнале «Природа», 1997, № 8 [84]). Думается, что становление и развитие астробиологии принесет еще много открытий, способных поколебать и перевернуть наши представления о процессах возникновения жизни на Земле...

Примером **абиогенного вещества земного происхождения** могут служить продукты вулканизма и газы, выделяющиеся из недр Земли. По современным оценкам [130, с. 44], ежегодный «...приход абиогенного вещества в биосферу составляет около 3 млрд. т в год».

Метеориты, о которых слышали все,— это пример **абиогенного вещества внеземного происхождения**. Однако явление это весьма редкое\*. Основная составляющая абиогенного вещества внеземного происхождения — это метеоритная пыль, приход которой на Землю оценивается величиной  $10^4$ — $10^6$  т/год. Это немного, но за 4,5 млрд. лет существования Земли «космической пыли» на ней накопилось сотни метров (правда, она перемешалась с компонентами земного вещества).

Но вернемся к характеристике живого вещества биосферы. Обновление всего живого вещества биосферы Земли осуществляется в среднем за 8 лет. При этом вещество наземных растений (фитомасса суши) обновляется примерно за 14 лет. В океане циркулирующая вещества происходит во много раз быстрее: вся масса живого вещества обновляется за 33 дня, в то время как фитомасса океана — каждый день! Процесс

---

\* По данным А.В.Лапо [130, с. 66], с XV века до наших дней наблюдалось и было найдено всего лишь несколько сотен метеоритов; «...попаданий в человека было только 5 — по одному за век, убитых — 1. Последнее попадание произошло, видимо, 30 ноября 1954 г. Четырехкилограммовый метеорит пробил крышу дома и потолок, отскочил от радиоприемника и ударил по ноге хозяйку дома, отдыхавшую после ленча. Так вошла в историю человечества миссис Ходжес из Силакоги, штат Алабама, США...» .

полной смены вод в гидросфере осуществляется за 2800 лет. В атмосфере смена кислорода происходит за несколько тысяч лет, а углекислого газа — за 6,3 года. Эти цифры показывают, что геохимический эффект деятельности живого вещества в биосфере проявляется в течение не только геологического времени (миллионы и миллиарды лет), но и в пределах времени исторического (тысячи лет и менее; [130, с. 23]).

В зависимости от занимаемой площади В.И.Вернадский [36] различал (табл. 2.24) *жизненные пленки* (прослеживаются на огромных расстояниях — планктонные сообщества поверхности океана) и *сгущения жизни* (более локальные скопления — например, Саргассово море, впервые описанное Х.Колумбом 21 октября 1492 г.).

Таблица 2.24

### Классификация форм концентрации жизни в биосфере

Формы концентрации жизни	Суша (включая континентальные водоемы)	Океан
Жизненные пленки	Наземные Почвенные	Планктонные Донные
Сгущения жизни	Береговые Пойменные Влажных дождевых лесов тропиков и отчасти субтропиков Стоячие водоемы	Прибрежные Саргассовые Рифовые Апвеллинговые Абиссальные рифтовые
Зона разряжения живого вещества	Пустыни Область подземного разряжения жизни	Водные пустыни (например, в районе Гавайских островов)

Представленные далее основные типы биомов не требуют подробного комментирования. Особо рассмотрим только сравнительно новые *абиссальные рифтовые сообщества*, открытие которых в 1977 г. существенно изменило представление о путях формирования биосферы (см. далее: *гипотеза абиссальных сгущений жизни*).

Рассмотрим «теоретические конструкции» данной концепции (рис. 2.48).

**Концепция биосферы** (Вернадский, [36]) — представление о самой крупной экосистеме как о взаимосвязанном единстве живого, биогенного, биокосного и косного веществ. Самая существенная особенность биосферы — биогенная миграция атомов химических элементов (см. далее: *аксиома биогенной миграции атомов*).



Рис. 2.48. Экология биосферы (энергетика, продуктивность)

**Гипотеза абиссальных сгущений жизни.** Абиссаль — глубоководная (свыше 2 000 м) зона Мирового океана, характеризующаяся постоянной температурой (ниже 2°C) и бедностью животного мира. Сгущения жизни на этой огромной по территории, в этой считавшейся совершенно бесплодной зоне были открыты\* 15 февраля 1977 г., когда американский подводный аппарат «Алвин», с помощью которого проводились исследования гидротермальных источников рифтов (зон раздвижения земной коры), в районе Галапагосских островов достиг дна Тихого океана на глубине 2 540 м.

Откуда в царстве вечного мрака на глубине более 2 500 км взялось такое буйство жизни? Ответ оказался прост и неожидан. Трофическую нишу фотоавтотрофов, которые, естественно, не могли существовать в этих условиях, заняли хемоавтотрофные микроорганизмы. Гидротермальные источники несут эндогенный сероводород (обязанный своим происхождением глубинным геологическим процессам), который используют большинство хемоавтотрофов. *Таким образом, происходит замена солнечной энергии на эндогенную — это главная особенность абиссальных сообществ.*

Другими особенностями этих сообществ являются [130]:

- широкое распространение симбиотрофных организмов;
- уникальное своеобразие органического мира каждого из сообществ;
- гигантизм обитателей абиссальных сообществ (рифтии — представители новооткрытого рода погонофор — червеобразные животные до 1,5 м (длина обычных погонофор не превышает 10 см), раковина двустворчатых моллюсков достигает 25—30 см в поперечнике, даже бактерии достигают здесь величины 0,11 мм — неслыханный размер для организмов этого подцарства).

Абиссальные сгущения жизни играют в биосфере особую роль, и их следует рассматривать как возможный новый источник жизни в случае прекращения ее на основе фотосинтеза.

**Гипотеза Геомериды** Беклемишева — одна из первых гипотез теоретической глобальной экологии. *Геомерида* — весь живой покров

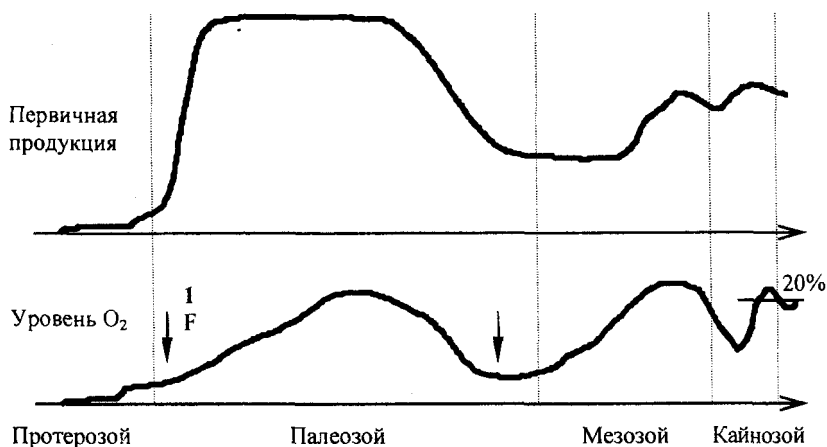
---

\* Вот как описывает это событие один из его участников Дж.М.Эдмонд (Edmond): «Типичный базальтовый ландшафт выглядел довольно уныло: монотонные поля бурых "подушек" (излившаяся под водой лава. — Г.Р., Ф.Р.) разбиты многочисленными трещинами; на площади в несколько квадратных метров не всегда можно было увидеть живое существо... Но здесь мы оказались в оазисе. Рифы из мидий и целые поля гигантских двустворок, крабы, актинии и крупные рыбы, казалось, купались в мерцающей воде... Мы наткнулись на поле горячих источников. Внутри круга диаметром около 100 м теплая вода струилась из каждой расщелины, каждого отверстия в морском дне» (цит. по: [130]; см. также фотографии в журнале «Природа». 1985. № 8).

Земли, рассматриваемый как целостная иерархическая система, миллионы лет пребывающая в состоянии динамического устойчивого равновесия. **Если биосфера — высший биотоп, то Геомерида — высший биоценоз.** Гипотеза предложена в 1931 г. В.Н.Беклемишевым.

**Гипотеза Геи** Лавлока — Маргулис — представление о биологическом «контроле» на биосферном уровне факторов абиотической среды, а также о существовании сложной, живой, саморегулирующей системы поддержания на Земле условий, благоприятных для жизни. Атмосфера Земли, создающая стабильные и благоприятные условия для жизни, сама пребывает в крайне неустойчивом с точки зрения законов химического равновесия состоянии: ее равновесие поддерживается самой жизнью, которая ранее создала современную атмосферу (см. об этом выше). Гипотеза Геи была предложена английским химиком Дж.Лавлоком (Lovelock) и американским микробиологом Л.Маргулис (Margulis) в 1975 г.; у нас в стране представления о биологической регуляции окружающей среды в эти же годы развивает В.Г.Горшков [61, 62, 64]. Проблемы гомеостаза на уровне популяций, сообществ и биосферы в целом являлись предметом рассмотрения и исследователя И.А.Шилова [277, 278, 279, 280, 281].

На рис. 2.49 представлены данные о связи в ходе эволюции первичной продукции биосферы и содержания в ней кислорода [175, с. 352].



**Рис. 2.49.** Связь в ходе эволюции первичной продукции биосферы и кислородного режима:

- 1 — возникновение многоклеточных организмов,
- 2 — формирование запасов ископаемого топлива

Рассматривая гипотезу Геи с биологической точки зрения, Линн Маргулис\* предположила, что жизнь на Земле представляет собой «сеть обратных связей», позволяющих планете выступать в качестве саморегулирующейся и самовоспроизводящейся системы. Особая роль при этом отводится процессам симбиоза организмов. В пользу гипотезы Геи свидетельствуют данные, приведенные в таблице 2.25 [см.: 176, т. 1, с. 37].

Таблица 2.25

**Сравнительный состав атмосферы и температурных условий на некоторых планетах Солнечной системы**

Параметры	Марс	Венера	Земля (без жизни)	Земля
Содержание газов в атмосфере, %				
двуокись углерода	95	98	98	0,03
азот	2,7	1,9	1,9	79
кислород	0,13	следы	следы	21
Температура поверхности, °С	-53	+477	+290	+13

Анализ данных этой таблицы говорит о том, что представления о чисто случайном возникновении атмосферы при взаимодействии физических факторов маловероятны. «Вероятнее всего, что именно организмы играли основную роль в развитии и регуляции геохимической среды, благоприятной для них. Дж.Лавлок и Л.Маргулис рассматривают сложную сеть микроорганизмов "коричневого пояса" как тонкую регулируемую систему, функционирующую по принципу хемостата и несколько напоминающую систему кондиционирования, которая поддерживает пригодные для жизни условия в небоскребе. Эта регулирующая система ("Гея") делает Землю сложной, но единой кибернетической системой... Лавлок согласен, что "поиски Геи" могут быть долгими и трудными, поскольку в интегрированном механизме регуляции такого масштаба должны участвовать сотни разных процессов» [176, т. 1, с. 37].

Заметим, что отечественные специалисты (М.И.Будыко, Г.А.Заварзин и др.) не склонны принимать эту гипотезу, считая, в противоположность

---

\* Заметим, что именно Л.Маргулис была первой, кто еще в 60-х гг. прошлого века предположил, что эукариотические клетки появились в результате симбиоза простых прокариотических клеток (таких как бактерии). Сегодня эти представления уже не выглядят так убедительно и критикуются [285]. В частности, симбиогенетическое происхождение эукариот не объясняет сохранения индивидуальности отдельных симбионтов (примером могут служить лишайники), а также «запрета» на увеличение размеров прокариот, слабой проницаемости мембран для симбионтов и пр.

мнению Дж.Лавлока и Л.Маргулис, что допускаемое ими относительное постоянство климата и характер изменений атмосферы — явления маловероятные.

**Гипотеза биотической регуляции** Горшкова — представления о биотическом механизме регуляции окружающей среды на основе высокой степени замкнутости круговорота углерода, разработанные с начала 80-х гг. прошлого века биофизиком В.Г.Горшковым. «Потоки синтеза и разложения органических веществ совпадают с точностью  $10^{-4}$  и скоррелированы с точностью  $10^{-7}$ . Отношение потока отложения органического углерода к потоку его синтеза характеризует разомкнутость круговорота веществ. Естественная разомкнутость, таким образом, имеет положительное значение порядка  $10^{-4}$ , которое поддерживается с относительной точностью порядка  $10^{-3}$ . Скоррелированность потоков синтеза и распада с указанной точностью доказывает наличие *биологической регуляции окружающей среды* (курсив наш. — Г.Р., Ф.Р.), ибо случайная связь величин с такой точностью в течение миллионов лет невероятна» [64, с. 1016].

Эти процессы синтеза и распада могут совпадать со столь высокой точностью только в условиях отсутствия значимых флуктуации этих потоков. Именно этот факт с учетом рассматриваемого ниже *правила десяти процентов* (переход энергии по трофической пирамиде) позволил В.Г.Горшкову предложить свое *правило одного процента* для оценки глобальной стабилизации окружающей среды (см. об этом далее).

**Гипотеза односторонности потока энергии** — представление о потоке энергии через продуценты к консументам и редуцентам с падением величины потока на каждом трофическом уровне (в результате процессов жизнедеятельности). Поскольку в обратный поток (от редуцентов к продуцентам) поступает ничтожное количество от исходной энергии (не более 0,25%), **говорить о «круговороте энергии» нельзя**. Данная гипотеза представляет собой «экологическую интерпретацию» второго начала термодинамики: любой вид энергии в конечном счете превращается в тепло — в форму энергии, наименее пригодную для превращения в работу и наиболее легко рассеивающуюся.

Именно гипотеза односторонности потока энергии выступает в качестве ограничителя прямых аналогий и оценок в «экологической валюте» эколого-экономических систем (деньги циркулируют, а при обмене деньги и энергия движутся в противоположных направлениях) — на это указывает Говард Одум [177].

**Гипотеза константности** Вернадского: количество живого вещества биосферы для данного геологического периода есть величина постоянная (оценки биомассы организмов Земли; табл. 2.26).

## Биомасса организмов Земли [10, с 48]

Сухое вещество	Континенты			Океан			Всего
	зеленые растения	животные и микроорганизмы	итого	зеленые растения	животные в микроорганизмы	итого	
Тонны сухого в-ва	$2,4 \cdot 10^{12}$	$0,02 \cdot 10^{12}$	$2,42 \cdot 10^{12}$	$0,02 \cdot 10^{10}$	$0,3 \cdot 10^{10}$	$0,32 \cdot 10^{10}$	$2,4232 \cdot 10^{12}$

Согласно этой гипотезе, любое изменение количества живого вещества в одном из регионов биосферы должно быть компенсировано в каком-либо другом регионе. Правда, в соответствии с постулатами видового обеднения (см. раздел 4.6), высокоразвитые виды и экосистемы чаще всего будут заменяться эволюционно (сукцессионно) объектами более низкого уровня. Кроме того, в соответствии с разными типами эколого-ценотических стратегий (см. раздел 4.2), будет происходить процесс рудерализации видового состава экосистем, и «полезные» для человека виды будут замещаться менее полезными, нейтральными или даже вредными. Примером может служить изменение процентного соотношения вылова разных видов рыб в Волжском бассейне за последние 50 лет (табл. 2.27).

Таблица 2.27

**Процентное соотношение промыслового вылова рыб  
в Куйбышевском водохранилище [133; 214]**

Виды рыб	Годы		
	1954-1960	1967	1993
Ценные виды рыб (лещ, щука, судак)	80	62	41
Частиковые	17	35	54

**Принцип максимизации энергии** Лотки — Одума — Пинкертон: в «соперничестве» с другими экологическими объектами выживают (сохраняются) те из них, которые наилучшим образом способствуют поступлению энергии и используют максимальное ее количество наиболее эффективным способом. «С этой целью система:

- создает накопители (*хранилища*.— Г.Р., Ф.Р.) высококачественной энергии;
- затрачивает {*определенное количество*.— Г.Р., Ф.Р.) накопленной энергии на обеспечение поступления новой энергии;
- обеспечивает кругооборот различных веществ;
- создает механизмы регулирования, поддерживающие устойчивость системы и ее способность приспособления к изменяющимся условиям;



- налаживает с другими системами обмен, необходимый для обеспечения потребности в энергии специальных видов» [177, с. 72—73].

Следует заметить, что этот принцип справедлив и в отношении информации, а вот максимальное поступление вещества как такового не гарантирует успеха экологическому объекту в конкурентной борьбе с другими аналогичными объектами.

**Принцип Ле Шаталье — Брауна:** при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, равновесие смещается в том направлении, в котором эффект внешнего воздействия ослабляется. При этом чем больше отклонение от состояния экологического равновесия, тем значительнее должны быть энергетические затраты на ослабление противодействия экосистем этому отклонению.

По-видимому, одними из первых применили на уровне аутоэкологии принцип Ле Шаталье — Брауна (Le Chatelier, Brown), представляющего собой удачное толкование третьего закона Ньютона, американский физиолог Ф.Пайк [Pike, 350], а на уровне экологии сообществ — Д.Н.Кашкаров [107].

Этот принцип применим в рамках классической физики для описания процессов в *закрытых системах* (не получающих энергии извне); этот факт следует учитывать при интерпретации получаемых результатов (соответствующие ограничения на структуру и динамику описываемых систем); так как экосистемы — принципиально *открытые системы* (обмениваются энергией, веществом, информацией с окружающей средой), то для их описания более корректны представления теории нелинейных необратимых процессов.

**Принцип неравновесной динамики Пригожина — Онсагера.** Этот принцип обсуждался Л.Онсагером (Onsager) в 1931 г. и был развит в работах И.Пригожина (Prigogine) 1947 г., а также в его работах 60—80-х гг. «Здесь мы подходим к одному из наших главных выводов: на всех уровнях, будь то уровень макроскопической физики, уровень флуктуации или микроскопический уровень, *источником порядка является неравновесность. Неравновесность есть то, что порождает "порядок из хаоса"* (курсив авторов.— Г.Р., Ф.Р.)... Если устойчивые системы ассоциируются с понятием детерминистического, симметричного времени, то неустойчивые хаотические системы ассоциируются с понятием вероятностного времени, подразумевающего нарушение симметрии между прошлым и будущим» [182, с. 357, 255—256].

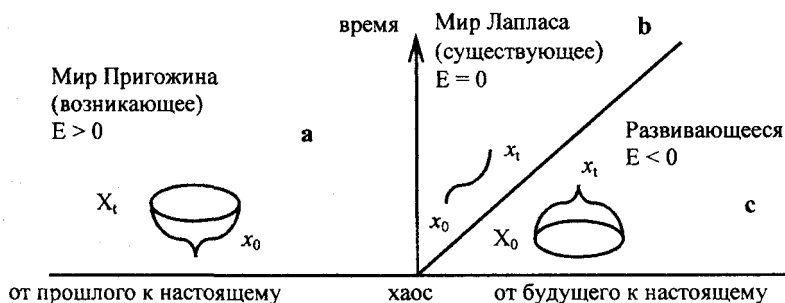
Перейдя границу устойчивости, система попадает в критическое состояние, называемое **точкой бифуркации**. В этой точке даже небольшая флуктуация может вывести систему на иной путь эволюции и резко изменить ее структуру и поведение. Таким образом, случайность и необходимость дополняют друг друга, определяя судьбу открытой системы.

В таблице 2.28 сравниваются особенности поведения открытых (неравновесных) и закрытых (равновесных) систем, а рис. 2.50 позволяет сравнить их траектории ( $x_t$ ).

Таблица 2.28

**Свойства открытых и закрытых систем**

Открытые системы	Закрытые системы
Система «адаптируется» к внешним условиям, изменяя свою структуру	Для перехода из одной структуры к другой требуются сильные возмущения или изменения граничных условий
Наличие большого числа стационарных состояний	Одно стационарное состояние
Высокая чувствительность к случайным флуктуациям	Нечувствительность к флуктуациям
Неравновесность — источник порядка (все элементы системы действуют согласованно) и сложности	Элементы системы ведут себя независимо друг от друга
Фундаментальная неопределенность (непредсказуемость) поведения системы	Поведение системы детерминированное, определенное



**Рис. 2.50.** Фазовое пространство для состояний со слабой устойчивостью (а), детерминированных состояний (b) и квазителеологических (с);  $E$  — энтропия

Таким образом, для закрытых систем общим принципом является второе начало термодинамики, для открытых — принцип Пригожина — Онсагера. Класс закрытых (консервативных) систем весьма узок по сравнению с более широким классом диссипативных систем. Однако класс сильно **диссипативных процессов** (для поддержания которых требуется больше энергии, чем для поддержания более простых структур) также весьма узок по сравнению с классом промежуточных процессов. Так, принцип Пригожина — Онсагера не описывает колебательные процессы. Иными словами, каждый из используемых «по аналогии» принципов

«строгой физики» имеет свою, вполне конкретную область применения, в которой он конструктивен. Это следует обязательно помнить, «переноса» на экологию представления смежных (и несмежных) дисциплин.

Интересно, что данный принцип неравновесной динамики сторонниками классического термодинамического подхода (их называют еще *креационистами*) принимается «в штыки» — здесь легко просматривается аналогия дискуссии «редукционизм — системный подход» (см. раздел 2.7) со сходными позициями непримиримости одних и демократичности других. Креационисты считают, что никакой альтернативы термодинамике просто не может быть. Но тогда справедлив вопрос «с философским оттенком»: вся эволюция биосферы — это «...тормозящийся и флуктуирующий, но неотвратимый спад в океан энтропии или трудное и геологически длительное всплывание из этого океана по пути минимального производства энтропии и создания тем самым все большего количества порядка, структурированности и, позволим себе сказать, красоты, обычно именуемой негэнтропией?» [239, с. 136]. Сам И.Пригожин отвечает так: «*Вопрос о том, что физически реализуемо и что нереализуемо, эмпирический*» (выделено нами — Г.Р., Ф.Р.; курсив автора — Г.Р., Ф.Р.) [182]. И здесь следует помнить, что состояния физических и биологических систем качественно различны и несводимы друг к другу. В известной степени, решающую роль в этом, играет **принцип Реди\***: «все живое происходит только от живого» (*omne vivum e vivo*). Для экологических систем (см. рис. 2.50) физический детерминированный мир Лапласа (переход из состояния  $x_0$  в состояние  $x$ , по одной траектории) является «пограничным» (по терминологии И.Пригожина, имеет место «энтропийный барьер»). Две другие ситуации могут быть реализованы в экосистемах при определенных соотношениях факторов среды (например, гипотезы моноклимакса [ $E < 0$ ] и климакс-мозаики [ $E > 0$ ]; см. раздел 4.10, рис. 2.44).

Пусть физики решают свои проблемы, но с точки зрения экологов второй вариант («всплывание») выглядит более приемлемой теоретической схемой. Косвенным подтверждением тому является рост био-разнообразия (рис. 2.51), нарастание совершенства организации живых существ и пр.

---

\* Принцип назван в честь флорентийского натуралиста, врача и поэта Ф.Реди, который в 1668 г. в «Опытах о размножении насекомых» экспериментально доказал, что черви в мясе — это не что иное, как личинки мух.

N, число видов, тыс.

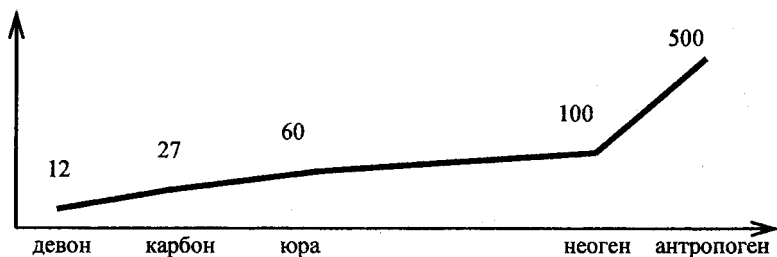


Рис. 2.51. Увеличение биоразнообразия [239, с. 136]

Интересно, что Рамон Маргалеф [140, с. 30] видит «противостояние классической и неклассической термодинамики» в ответе на вопрос: «...образуется ли нечто новое при переходе от процесса к структуре?» И тот же вопрос, но в более общей, философской форме: «Но если действительную сложность экосистем или социальных структур человечества невозможно легко вывести из порождающих процессов и если такая сложность важна, то что можно ожидать от научного подхода к изучению систем, имеющих историю?».

**Система (принцип) биомов.** Широкое применение имеет классификация по биомам, основанная на типах растительности и основных стабильных физических чертах климата и ландшафта [Walter, 370; 201; 249; 30; 176]. Для каждого биома характерна определенная жизненная форма климатической климаксовой растительности (например, для степного биома — злаки). Сам термин «биом» был введен в 1916 г. Ф.Клементсом (Clements). Всего было выделено более 40 биомов (табл. 2.29).

Таблица 2.29

### Основные системы типов биомов

Биомы	Риклефс	Уиттекер	Вальтер	Ю.Одум
1	2	3	4	5
Условия, в которых жизнь отсутствует	+			
Влажные тропики (широколиственные вечнозеленые леса, тропические дождевые леса)	+	+	+	+
Горные местообитания в тропиках	+			
Тропические сезонные леса		+	+	
Тропические широколиственные леса из невысоких деревьев (бразильские церрадо)		+		

<b>Биомы</b>	<b>Рвклефс</b>	<b>Уиттекер</b>	<b>Вальтер</b>	<b>Ю.Одум</b>
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
Тропические кустарники (скрэб) и листопадные леса			+	+
Тропическая саванна		+		+
Субтропические пустыни	+		+	
Кустарники и редколесья умеренных областей	+			+
Чапарраль				+
Карликовая сосна и можжевельник		+		+
Дождевые леса умеренной зоны		+		
Листопадные леса умеренной зоны	+	+	+	+
Вечнозеленые леса умеренной зоны		+		
Редколесья умеренной зоны				+
Кустарники умеренной зоны		+		
Степи умеренной зоны (африканские вельды, американские пампасы)	+	+	+	+
Пустыни		+		+
Полупустынные кустарники теплого климата		+	+	
Холодные полупустыни		+		
Аркто-альпийские полупустыни		+		
Аркто-альпийские пустыни в условиях крайне холодного климата		+		
Гигрофитные сообщества (болота)		+		
Пресноводные местообитания: стоячие воды проточные воды	+	+		
Горные местообитания умеренной зоны	+			
Альпийские кустарники		+		
Альпийские луга		+		
Хвойные леса умеренной зоны	+	+	+	+
Северные хвойные леса				+
Арктическая тундра	+	+	+	+
На границе суши и моря: скалистые побережья песчаные отмели илистые мелководья	+	+		
Морская среда: поверхностная пелагиаль глубоководная пелагиаль	+	+		
Бентос континентального шельфа		+		
Бентос океанических глубоководий		+		

Биомы	Риклефс	Унтгерер	Вальтер	Ю.Одум
1	2	3	4	5
Коралловые рифы		+		
Абиссальные стущения жизни (еще не включены в число биомов)				

**Биогеохимические принципы** Вернадского — сформулированные В.И.Вернадским три основных положения, звучащие следующим образом.

**Первый принцип.** «Биогенная миграция атомов химических элементов в биосфере всегда стремится к максимальному своему проявлению» [38, с. 283]. Фактически этот принцип связан со способностью живого вещества неограниченно размножаться в оптимальных условиях. Формализацией этого принципа могут служить модели, описанные в разделе 4.2: модели экспоненциального, логистического роста и др.

**Второй принцип.** «Эволюция видов в ходе геологического времени, приводящая к созданию форм жизни, устойчивых в биосфере, идет в направлении, увеличивающем биогенную миграцию атомов биосферы» [38, с. 286]. Иллюстрацией этого принципа могут служить данные В.А.Ковды [112], который проанализировал более 1 300 образцов золы современных высших растений и показал, что зольность растений возрастает от представителей древних таксонов к более молодым. Иными словами, в ходе эволюции растения активно вовлекают новые минеральные вещества в биогеохимический круговорот.

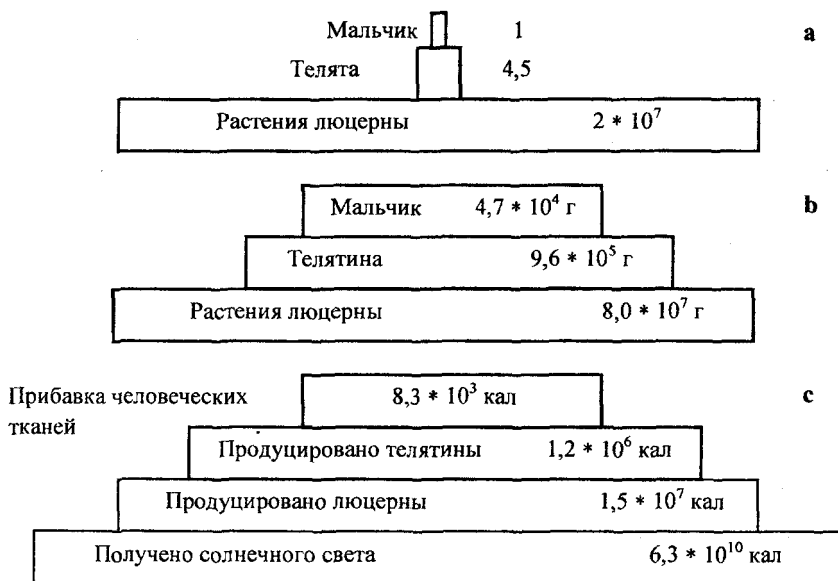
**Третий принцип.** «В течение всего геологического времени, с криптозой (эон, *объединяющий катархеическую, архейскую и протерозойскую эры; то же, что и докембрий.* — Г.Р., Ф.Р.), заселение планеты должно было быть максимально возможное для всего живого вещества, которое тогда существовало» [40, с. 260]. Этот принцип связан «...со "всеюдностью" или "давлением" жизни. Этот фактор обеспечивает безостановочный захват живым веществом любой территории, где возможно нормальное функционирование живых организмов» [130, с. 157].

Можно констатировать, что **биогеохимические принципы Вернадского направлены на увеличение КПД биосферы в целом.**

**Закон пирамиды чисел** Элтона: число индивидуумов в последовательности трофических уровней убывает и формирует *пирамиду чисел*. Однако возможны исключения из этого закона: например, тысячи насекомых могут питаться одним деревом. Закон предложен Ч.Элтоном (Elton) в 1927 г.

**Закон пирамиды биомасс.** *Пирамиды биомасс* представляют более фундаментальный интерес, так как они дают «...картину общего влияния отношений в пищевой цепи на экологическую группу как на целое» [175].

**Закон пирамиды продуктивности** — более «стабильная» пирамида, чем пирамида чисел или пирамида биомасс, которая в значительно большей степени отражает последовательность трофических уровней. Отношение каждого уровня *пирамиды продуктивности* к расположенному ниже уровню интерпретируется как *эффективность*. Примеры пирамид разных типов приведены на рис. 2.52, многочисленные примеры «переворота» пирамид приводят Ю.Одум [175] и Р.Риклефс [201].



**Рис. 2.52.** Три типа экологических пирамид для пищевой цепи «люцерна — теленок — мальчик» [175, с. 107];

**а** — пирамида чисел, **б** — пирамида биомасс, **в** — пирамида продукции

Экологические пирамиды как своеобразный вид диаграмм хорошо иллюстрируют количественные соотношения в отдельных звеньях экосистем (таких как «паразит — хозяин» и «хищник — жертва»). Правда, для системы «паразит — хозяин» пирамида численности обычно бывает перевернутой.

**Закон торможения развития:** в период наибольших потенциальных темпов развития системы возникают максимальные тормозящие эффекты (следствие из принципа *Ле Шателье — Брауна*).

**Модели круговорота веществ в биосфере** — некоторые в достаточной степени упрощенные представления о циркуляции

основных химических элементов и веществ в биосфере по характерным путям из внешней среды в организмы и назад во внешнюю среду. Эти в большей или меньшей степени замкнутые пути и называют **биогеохимическими круговоротами**. «Под биологическим круговоротом понимается поступление (*химических*.— *Г.Р., Ф.Р.*) элементов из почвы и атмосферы в живые организмы; превращение в них поступающих элементов в новые сложные соединения и возвращение их в почву и атмосферу (*и в воду*.— *Г.Р., Ф.Р.*) в процессе жизнедеятельности с ежегодным опадом части органического вещества или с полностью отмершими организмами, входящими в состав биогеоценоза» [202].

Очень наглядный пример чисто физического круговорота веществ приводит Р.Уиттекер [249, с. 306—307]: «Пути передвижения питательных веществ через лабиринт поверхностных и глубоководных течений океанов сложны и разнообразны, но мы можем построить в качестве примера модель предполагаемого пути **атома калия**: от прибрежных вод Новой Англии в северную оконечность Гольфстрима; через северную Атлантику до Исландии; совместно с холодными арктическими водами переход с поверхности в глубь атлантических движущихся к югу глубинных вод; через экватор к Антарктическому океану и назад в места подъема антарктических глубинных вод к поверхности, к востоку вместе с Западным ветровым дрейфом, минуя Индийский океан, через Тихий океан к Южной Америке; к северу с Перуанским течением вдоль побережья и по кривой в экваториальное течение южной части Тихого океана; на запад с этим течением и по дуге великого Южно-Тихоокеанского кругового течения мимо Новой Зеландии к району антарктической конвергенции; вниз, в глубоководья, смещаемые к северу под поверхностной циркуляцией вод Тихого океана; через экватор к Беренговому морю; через Беренгов пролив в Северный Ледовитый океан и через последнюю циркуляцию в течение вдоль восточного побережья Гренландии, затем в южные воды Лабрадорского течения и, наконец, в воды морских провинций Канады и Новой Англии. Здесь атом калия может быть вновь отнесен на континент северо-восточными ветрами. Такое путешествие без серьезных задержек в пути может длиться 1000 лет».

Подробные описания круговорота тех или иных элементов и веществ можно найти в каждом учебнике по экологии. Здесь приведем в качестве примера лишь глобальные циклы воды и углерода (рис. 2.53 и 2.54). Сразу отметим, что у разных авторов при общем сходстве схемы круговорота отмечается различие в конкретных цифрах, что для биосферного уровня исследований вполне объяснимо масштабностью биосферы и сложностью получения «валовых показателей».



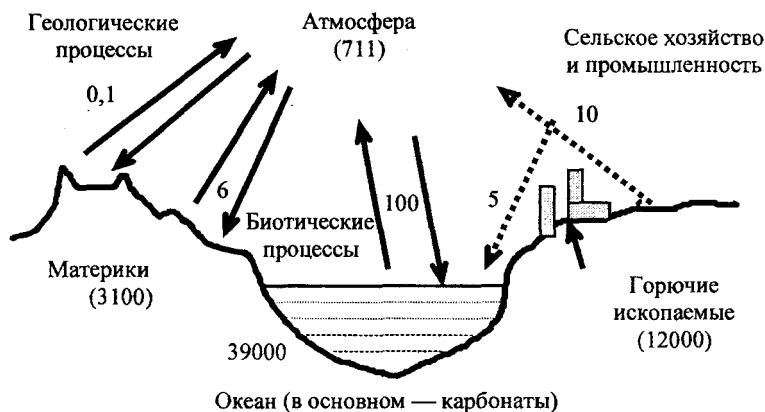


Рис. 2.53. Круговорот воды ( $10^{20}$  г/год; Одум [175, с. 127])

«Биогеохимический круговорот и биогеохимические связи суши, моря, атмосферы, почвы, пресных вод и организмов весьма сложны. Каждый элемент или вещество имеет свою собственную структуру биогеохимического круговорота, отличающегося, по крайней мере в количественных деталях, от циркуляции всех других элементов. Все эти циклы, дополняемые циклами воздуха и воды, которые являются важной составной частью механизмов круговорота веществ, дают основание говорить о том, что локальные экосистемы земного шара образуют вместе единую мировую экосистему — биосферу... Человек является частью мировой экосистемы, и ее среда — это среда человека» [249, с. 312].

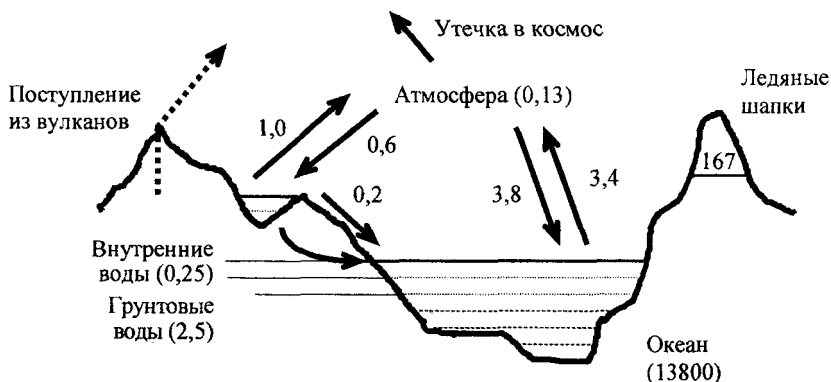


Рис. 2.54. Круговорот двуокиси углерода ( $10^{15}$  г; Одум [176, т. 1, с. 226])

**Имитационные модели глобальных процессов в биосфере** {биогеохимических циклов)— модели для описания изменений компонент экосистем под воздействием антропогенных факторов в масштабе биосферы. Одной из первых глобальных моделей изменения биосферы, атмосферы и климата была модель В.А.Костицына [119].

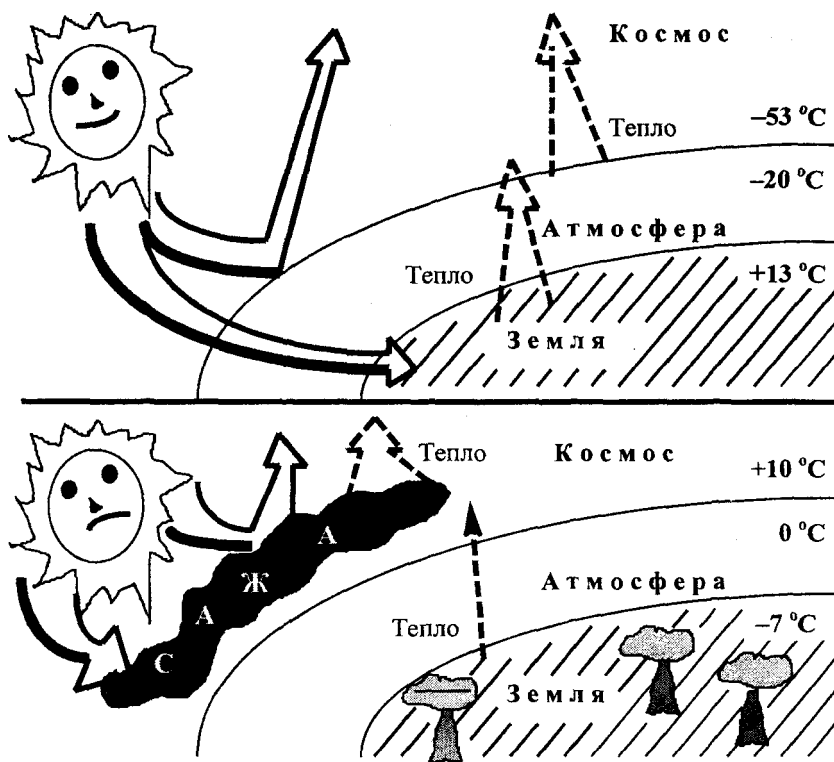
В апреле 1968 г. в Риме по инициативе предпринимателя — одного из экономических директоров компании «Фиат» — Аурелио Печчеи (Рессеи) собралась группа из 30 специалистов (естественники, математики, экономисты, социологи, промышленники) из десяти стран с целью выработать стратегию человечества по предотвращению глобального эколого-экономического кризиса. Эта группа получила название «*Римский клуб*».

Методологической основой построения прогнозов в глобальном масштабе стали методы математического моделирования, прежде всего методы системной динамики Джея Форрестера [Forrester, 310] — особенно его первый опыт глобального имитационного моделирования, обобщенный в монографии «Мировая динамика» (1971). По одному из рассмотренных сценариев (при сохранении тенденций развития конца 60-х гг. прошлого века) численность населения Земли к 2030-2050 гг. должна достигнуть 6,5 млрд., после чего в результате истощения природных ресурсов, загрязнения окружающей природной среды и ряда других необратимых изменений она за 20-30 лет должна сократиться до 1,5-2 млрд., что интерпретировалось как «эколого-демографическая катастрофа». Уже сегодня ясно, что этот «отрицательный прогноз» Форрестера не сбывается, но сами методы моделирования оказались чрезвычайно плодотворными.

По словам Э.Ласло [Laslo, 334, с. 127], «главным образом благодаря усилиям Римского клуба быстро возросла международная осведомленность о мировой проблематике. Если продолжить аналогию с медицинской, то можно сказать, что Клуб первым перешел от "постановки диагноза" (Медоуз, Месарович, Пестель) к "предписанию определенных средств" (Гинберген, Ласло и другие доклады). Но (не в укор героическим усилиям группы Аурелио Печчеи) в области терапии было достигнуто сравнительно мало. Используя другую метафору, можно сказать, что Клуб помог наметить путь, но мало сделал, чтобы возникло желание следовать по этому пути. Если верна пословица, что где хотение, там и умение, то телега оказалась впереди лошади...».

Версия глобальной модели биосферы, названная «Системой Геи», была создана в ВЦ АН СССР в конце 70-х — начале 80-х гг. прошлого века под руководством Н.Н.Моисеева. Это одна из самых «экологических» имитационных моделей глобального уровня. В частности, с ее помощью был проанализирован сценарий «локального ядерного конфликта», описан

эффект «ядерной зимы» (рис. 2.55) и дан прогноз глобальных изменений в биосфере.



**Рис. 2.55.** Иллюстрация эффекта «ядерной зимы» (температура указана для поверхности почвы, средних и верхних слоев атмосферы); рисунок был предложен Ю.М.Свиричевым на конференции «Математическое моделирование в биогеоценологии» (г.Петрозаводск, 1985 г.)

**Аксиома экологической аккумуляции энергии:** часть проходящей через экосистему энергии накапливается и временно «выключается» из общего энергетического потока.

**Аксиома биогенной миграции атомов** Вернадского — аксиома, согласно которой миграция химических элементов на земной поверхности и в биосфере осуществляется или непосредственно при участии живого вещества, или протекает в среде, геохимические свойства

которой обусловлены живым веществом (как современным, так и «действовавшим» на Земле в течение всей геологической истории).

«Земная оболочка биосферы, обнимающая весь земной шар, имеет резко обособленные размеры; в значительной мере она обусловливается существованием в ней живого вещества — им *заселена*. Между ее косной безжизненной частью, ее косными природными телами и живыми веществами, ее населяющими, идет непрерывный материальный и энергетический обмен, материально выражающийся в движении атомов, вызванном живым веществом. Этот обмен в ходе времени выражается закономерно меняющимся, непрерывно стремящимся к устойчивости *равновесием*. Оно пронизывает всю биосферу, и этот *биогенный ток атомов* в значительной степени ее создает. Так неотделимо и неразрывно биосфера на всем протяжении геологического времени связана с живым заселяющим ее веществом. В этом биогенном токе атомов и связанной с ним энергии проявляется резко планетное, космическое значение живого вещества. Ибо биосфера является той единственной земной оболочкой, в которую непрерывно проникают космическая энергия, космические излучения и прежде всего лучеиспускание Солнца, поддерживающее динамическое равновесие, организованность: биосфера — живое вещество (курсив автора.— *Г.Р., Ф.Р.*)» [39, с. 15].

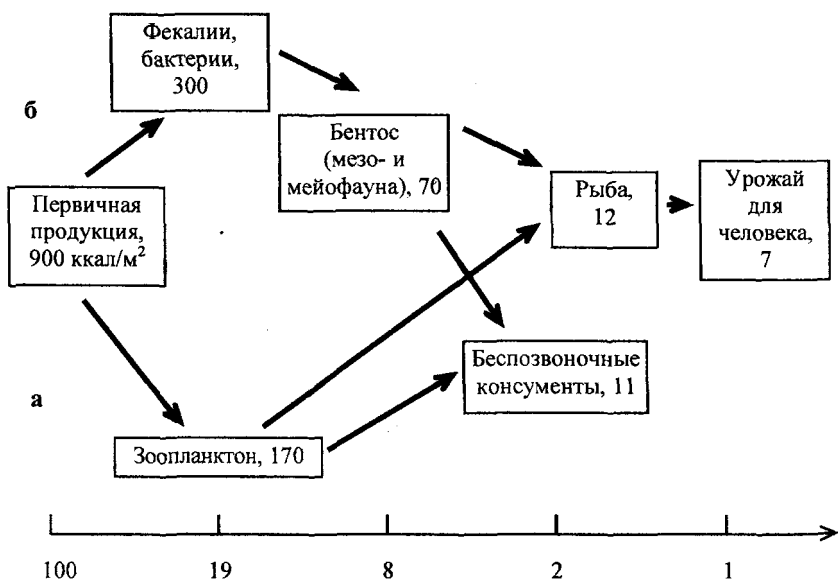
**Постулат максимума биоэнергии** Вернадского — Бауэра: любая экосистема, находясь в состоянии «устойчивого неравновесия» (т.е. динамического подвижного равновесия с окружающей средой) и эволюционно развиваясь, увеличивает свое воздействие на среду.

**Правила Бейеринка** — два правила, сформулированные голландским микробиологом М.Бейеринком (Bejerinck) в 1921 г.: ***все есть всюду*** (бактерии — жизненная пленка — развиваются повсюду, где есть условия для их существования; А.В.Лапо [130, с. 66] пишет, что «...жизнеспособные бактерии были найдены даже на Луне, куда они были занесены за несколько лет до этого каким-то ранее прибывшим с Земли космическим аппаратом»), и ***среда отбирает*** (изучаются организмы, которые «отобраны средой» либо потому, что в данных условиях могут развиваться только эти организмы, либо потому, что они побеждают своих конкурентов). Первое из этих правил перекликается с ***правилом обязательности заполнения экологических ниш*** (см. раздел 4.5), второе — с ***гипотезой абиотической регуляции численности популяции*** (см. раздел 4.4).

**Правило десяти процентов** (пирамида энергий Станчинского — Линдемана) — среднemaxимальный переход 10% энергии (или вещества в энергетическом выражении) с одного трофического

уровня экологической пирамиды на другой, как правило, не ведет к неблагоприятным последствиям для экосистемы в целом и для теряющего энергию трофического уровня. Рис. 2.56 иллюстрирует данное правило: в цепочке «первичная продукция — зоопланктон — рыба — человек» на каждый следующий трофический уровень переходит примерно 10% энергии предыдущего уровня.

Пищевая пирамида из пяти уровней дает только  $10^{-5}$  первичной продукции. Таким образом, верхний уровень пирамиды (чаще всего это крупные хищники) может поддерживаться только при эксплуатации очень обширных территорий — «...популяция тигров не может существовать на очень маленьком острове» [140]. Интересный образец достаточно длинной пищевой цепи (семь уровней) приводит на примере спермацетовых китов Рамон Маргалеф — в страцифицированных и гетерогенных условиях обитания киты знают, как определять местонахождение крупных кальмаров, те, в свою очередь знают, как добывать себе пищу и т.д.

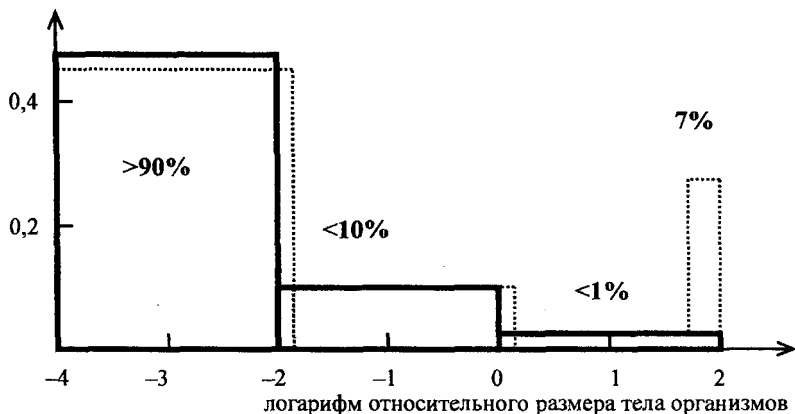


**Рис. 2.56.** Схема пищевой сети Северного моря; показаны количества энергии, переносимой по пастбищной (а) и детритной (б) пищевым цепям (в ккал/м<sup>2</sup>)

**Правило одного процента** Горшкова: изменение энергетики природной системы на 1%, как правило, выводит природную систему из равновесного (квазистационарного) состояния. Пример такой ситуации

показан на рис. 2.57. Правило было сформулировано В.Г.Горшковым в 1985 г.

плотность деструкции органического вещества



**Рис. 2.57.** Естественное (сплошная линия) и антропогенно измененное (пунктирная линия) распределение деструкции органического вещества в биосфере в зависимости от размера тела организмов

«В настоящее время с повышением антропогенной доли потребления до 7% биосфера и окружающая среда утратили стационарность», — отмечает В.Г.Горшков [64, с. 1018].

Следует заметить, что под *правилом одного процента* иногда понимается эффективность превращения путем фотосинтеза энергии Солнца в энергию пищи в соответствии с первым и вторым законами термодинамики. В этом контексте интересно и такое определение экологии, приведенное Ю.Одумом [175, с. 29]: «Экология, по сути дела, изучает связь между светом и экологическими системами и способы превращения энергии внутри системы».

**Правило «трех третей»** — правило стратегического соотношения условий для экологии человека (на глобальном, региональном и локальном уровнях): треть территории должна быть занята заповедной дикой природой (**ЗТ**); треть — допускать ограниченное хозяйственное использование (**ОТ**) с сохранением естественного ландшафта; треть — подвергаться окультуриванию (агрэкосистемы, дороги, города, карьеры и пр. — **РТ**). Заметим, что А.Д.Сахаров в футурологической работе «Мир через полвека», написанной 17 мая 1974 г. [222], предлагал различать в индустриальном мире два типа территорий — рабочие (**РТ**) и заповедные (**ЗТ**), причем их соотношение для оптимального равновесного

состояния Земли должно быть  $PT : 3T = 3 : 8$ . Ландшафтовед Д.Л.Арманд [7, с. 259-260] предлагал противоположный вариант —  $3T : OT : PT = 1 : 9 : 90$ . Думается, что истина, как ей и положено, находится где-то близко к «середине», и правилом должно быть соотношение  $3T : OT : PT = 1 : 1 : 1$ .

*Пропорция (уравнение) Рэдфилда.* Соотношение атомов важнейших элементов в биосфере имеет следующий вид:

$$C : N : P = 100 : 15 : 1.$$

Это соотношение выведено А.Рэдфилдом (Redfield, 1958) и хорошо соответствует, главным образом, планктонным сообществам [140, с. 34]. «Одним из результатов продолжительной деятельности организмов является сопоставимость отношения  $N : P$  в окружающей среде и в организмах» [140, с. 35]. Локальные отклонения от этих соотношений оказываются весьма чувствительными для экосистем, но сглаживаются деятельностью биосферы в целом.

### Вопросы к разделу

1. Что такое «система» и «сложная система»?
2. Раскройте основы системологии. Что такое «редукционизм» и «холистизм» применительно к современной экологии?
3. Назовите основные понятия системной экологии.
4. Дайте определения основным разделам современной экологии — от факториальной до биосферной.

Часть II

ПРИКЛАДНАЯ  
ЭКОЛОГИЯ



## Раздел 3. ИНЖЕНЕРИЯ И КАЧЕСТВО СРЕДЫ

### *Инженерия и качество среды. Инженерная экология. Качество природной среды*

#### **Тема 5. ИНЖЕНЕРИЯ И КАЧЕСТВО СРЕДЫ. ИНЖЕНЕРНАЯ ЭКОЛОГИЯ**

##### **5.1. Инженерная экология**

В практику современных научных исследований уже прочно вошли такие направления, как «математическая генетика», «биологическая физика», «физическая химия», «математическая лингвистика», «инженерная психология», «генная инженерия» и др. И это неудивительно — наше время характеризуется процессом интеграции научного знания и его обогащения путем «скрещивания» различных научных направлений. Как справедливо отметил известный американский эколог Р.Акофф [3, с. 70], «...мы должны отказаться от мысли, будто природа разделена на факультеты подобно университетам. Разделение труда по дисциплинам перестало быть эффективным». Все это с полным основанием можно отнести и к инженерной экологии. В настоящее время многие авторы (В.Д.Зубаков, Б.С.Флейшман, И.И.Мазур, О.И.Молдованов и др.) придерживаются достаточно широкого (междисциплинарного) толкования содержания этого сравнительно нового научного направления: оптимальное использование человечеством природных ресурсов в глобальном масштабе, учитывающее биологические, технические и экономико-социальные факторы. Другие авторы (В.Г.Гмошинский, Б.Н.Родионов, В.В.Иванищев и др.), напротив, *инженерной экологии* «приписывают» более скромный спектр проблем — оценка степени вреда, наносимого природе индустриализацией производства. Во многом и первая, и вторая точки зрения считают доминантой прилагательное «инженерная» (область технических наук), а не существительное «экология». Если же взять за основу тот факт, что инженерная экология является частью собственно экологии, то за *этим направлением следует закрепить тот раздел экологии, где основные объекты — экосистемы — изучаются методологическими средствами, развитыми в рамках технических наук и системного подхода*. При этом можно выделить следующие основные направления исследований [216]:

- мониторинг окружающей природной среды;
- экологическое прогнозирование;

- экологическая оптимизация;
- конструирование экосистем с заданными свойствами.

### **Мониторинг окружающей природной среды**

Любое исследование, направленное на решение прикладных задач экологии, должно опираться на систему получения *постоянной, достоверной и первично обработанной информации*. Таким образом, переход от эмпирических оценок к научно обоснованным методам принятия экологически верных решений лежит через создание системы *экологического мониторинга* — наблюдений и экспериментов, ориентированных на оценку и прогноз состояния окружающей природной среды, находящейся под антропогенным воздействием [96]. При этом целью мониторинга является не пассивная констатация фактов, а соответствующая обработка поступающей информации, автоматизация экологических наблюдений, оценка «меры диссонанса» данной экосистемы в сравнении с эталонной (ненарушенной или используемой разумно, без ущерба для нее) и, как результат, обеспечение следующих основных направлений инженерной экологии: прогнозирования, принятия эколого-инженерных решений и выдачи рекомендаций.

### **Экологическое прогнозирование**

Задача прогноза структуры и динамики экосистем наиболее очевидна и чаще других задач привлекала внимание исследователей. При решении задач экологического прогнозирования необходимо уделять внимание трем основным аспектам: *целям прогнозирования, разработке прогнозирующих моделей и проблеме оценки достоверности прогнозов*.

В самом общем виде целью экологического прогнозирования может быть предсказание структуры и динамических изменений экосистем. Спускаясь по «иерархии целей», в каждом конкретном случае происходит уточнение целей, их детализация. Формулировка целей прогнозирования в известной степени накладывает ограничения на характер используемой для прогнозирования информации: от правильности постановки задачи прогнозирования зависит выбор значимых факторов.

Когда определены цели, успех прогнозирования будет связан с выбором адекватного метода моделирования (табл. 3.1).

**Положительные и отрицательные стороны основных методов построения экологических предикторов**

Название метода	«За»	«Против»
Классический регрессионный анализ	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Хорошее математическое обеспечение</li> <li>• Простота расчетов и интерпретации результатов</li> <li>• Малая стоимость моделирования</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Субъективность подбора вида прогнозирующего уравнения</li> <li>• Омnipotentность (не включенные в модель факторы в силу их малой значимости в прошлом и настоящем могут оказаться ведущими в будущем)</li> <li>• Сравнительно низкая точность прогнозирования</li> </ul>
Самоорганизующееся моделирование	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Хорошее математическое обеспечение</li> <li>• Высокая точность прогнозирования</li> <li>• Минимум субъективности при подборе уравнений</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Невозможность интерпретации результата</li> <li>• Сложность оценки адекватности моделирования</li> </ul>
Имитационное моделирование	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Достаточно хорошая точность прогнозирования</li> <li>• Высокая степень интерпретации результата</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Высокая стоимость моделирования</li> <li>• Высокая степень субъективности моделирования</li> <li>• Отсутствие единого алгоритма моделирования (имитация — это больше искусство, чем точная наука)</li> <li>• Сложность оценки адекватности моделирования</li> </ul>
Процедура «модельного штурма» (Брусиловский, Розенберг, [25])	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Синтез оптимальной для прогнозирования модели</li> <li>• Высокая точность прогнозирования</li> <li>• Малая стоимость моделирования</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Невозможность интерпретации результата</li> <li>• Сложность оценки адекватности моделирования</li> </ul>

### Экологическая оптимизация

Идеей оптимизации все больше и больше пронизываются все экологические исследования. Это касается не только оптимизации методов исследования, но и оптимизации взаимодействий в системе «человек — окружающая среда».

Здесь необходимо отметить еще одно сравнительно новое и перспективное в экологических исследованиях оптимизационное направление — *построение потенциально эффективных моделей* [258], которые претендуют на выполнение объяснительной функции экологической теории и, следовательно, могут «снять» некоторые «против» из таблицы 3.1, переведя их в группу «за».

### **Конструирование экосистем с заданными свойствами**

Эмпирические исследования в этом направлении своими «корнями» уходят в глубокую древность, когда особи *Homo sapiens* начали культивировать полезные для себя растения, чем и заложили основы сельского хозяйства. Большая часть этих исследований (как, впрочем, и классические эксперименты Г.Ф.Гаузе по конкуренции видов) была направлена на вскрытие причин, дающих конкурентное преимущество тому или иному виду. Можно смело утверждать, что любая, даже самая сложная, модель по мере ее упрощения («зануления» коэффициентов) будет постепенно превращаться в классическую модель конкуренции Лотки — Вольтерра. Именно эти представления (конкуренция видов, разные типы их эколого-ценотических стратегий, процессы плотной упаковки видов в экологических нишах, поддержание устойчивости и высокого разнообразия и пр.) стали основой конструирования экосистем с заданными свойствами (примером может служить газон футбольного поля — необходимо создать экосистему, устойчивую к вытаптыванию, с максимально низкой продуктивностью). Методы инженерной экологии позволяют перевести решение этих задач в практическую плоскость.

Еще раз подчеркнем конструктивный характер основных направлений и принципов *инженерной экологии* и их методологическую взаимосвязь. *Мониторинг* выступает в качестве поставщика информации для экологического прогнозирования, *экологическое прогнозирование* позволяет провести *оптимизацию условий функционирования экосистем* (прежде всего с учетом правил безопасности жизнедеятельности), что, в свою очередь, обеспечивает *конструирование экосистем с заданными свойствами*. В настоящее время совокупность построенных и реализованных на ЭВМ моделей, действующих гео-информационных систем (ГИС), а также систем эко-информационных (ЭИС), сервисных программ и другого ЭВМ-обеспечения уже создает хорошее поле деятельности и может трактоваться как вариант реализации принципов инженерной экологии. Становление методологии и методов инженерной экологии — это путь к достижению устойчивого развития, постулированного Рио-де-Жанейрскими соглашениями 1992 г.; иначе, по словам Норберта Винера [43, с. 299], «мы столь радикально изменили нашу среду,

что теперь, для того чтобы существовать в этой среде, мы должны изменить себя». Но на это у нас нет эволюционного времени...

## 5.2. Качество природной среды

Загрязнение природной среды происходит в результате **природных процессов** (например, вулканической деятельности) и **изменений природы человеком**. В последнем случае различают следующие типы воздействий человека на окружающую природную среду [197]:

- **прямые** (непосредственное изменение природы в процессе хозяйственной деятельности; правда, не всегда планируемое и желаемое);
- **антропоические** (непосредственное воздействие людей как таковых);
- **антропогенные** (порожденные людьми и их хозяйственной деятельностью);
- **аддитивные** (совокупные; например, химическое, электромагнитное, шумовое загрязнение атмосферы);
- **кумулятивные** (накопление усиления воздействующего фактора; воздействие ионизирующего излучения на организм);
- **синергические** (эмерджентные; проявляется или в увеличении или в уменьшении воздействия одного фактора при наличии воздействия других факторов; например, пониженное сопротивление организма холоду при нефтяном загрязнении);
- **опосредованные** (косвенные; непреднамеренное изменение природной среды в результате природных реакций на прямые воздействия; ущерб от таких воздействий бывает весьма велик; например, подтопление территорий при создании водохранилищ).

Кроме того, все загрязнения природной среды делятся на:

- **физические:**
  - *тепловые*,
  - *шумовые*,
  - *радиационные* (действие ионизирующих излучений) и *радиоактивные* (связанные с содержанием радионуклидов в среде),
  - *электромагнитные*;
- **химические;**
- **биологические:**
  - *биотические* (биогенные),
  - *микробиологические* (микробные).

По масштабам распространения различают загрязнения:

- 1) **глобальные** (фоновые-биосферные; например, загрязнение ДДТ);
- 2) **региональные;**

- 3) **локальные** (как правило, вокруг предприятия или другого источника загрязнения);
- 4) **загрязнения компонентов биосферы** (атмосферы, вод, почвы и пр.).

### Загрязнение атмосферы

Загрязнение атмосферы происходит как *естественным* путем (пыль от выветривания и разрушения горных пород, лесные и торфяные пожары, испарения с поверхности морей и океанов, космическая пыль, аэропланктон и пр.), так и *искусственным* (попадание в атмосферу веществ техногенного и антропогенного происхождения; см. табл. 3.2).

Таблица 3.2

**Основные источники загрязнения атмосферы, % [29]**

Отрасль	Россия	США
Электроэнергетика	32	14
Транспорт	26	60
Металлургия	20	} 17
Химическая промышленность	5	
Производство нефти	5	
Производство бумаги	2	
Уничтожение отходов	10	

Основные загрязнители воздуха делятся на:

• **первичные:**

- взвеси, аэрозоли (дым, туман, смог и т.д.),
- углеводороды и другие летучие органические вещества,
- угарный газ  $\text{CO}$ ,
- оксиды азота  $\text{NO}_x$ ,
- сернистый газ  $\text{SO}_2$ ,
- тяжелые металлы;

• **вторичные:**

- озон  $\text{O}_3$ ,
- кислоты  $\text{H}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{HNO}_3$ .

По некоторым данным, за период научно-технической революции концентрация в атмосфере возросла:  $\text{CO}_2$  — на 30%,  $\text{CH}_4$  — на 145%,  $\text{NO}_x$  — на 15%.

Выбросы промышленных предприятий представлены двумя группами: *организованные* (дымовые трубы, вентиляционные системы и пр.) и *неорганизованные*. К группе последних относятся и выбросы от автотранспорта, которые, особенно в крупных городах, становятся основным источником загрязнения атмосферы.

Самое общее представление о влиянии загрязнения атмосферы на здоровье населения дают таблицы 3.3 и 3.4.

Таблица 3.3

Влияние основных атмосферных загрязнителей на организм человека

Загрязнитель	Воздействие
Диоксид серы	Раздражает бронхи, вызывает легочные и аллергические заболевания.
Оксид углерода	Препятствует кислородному обмену в крови, поражает нервную систему, нарушает сердечную деятельность.
Углеводороды	Способствуют и развитию злокачественных новообразований.
Оксиды азота	Раздражают глаза и слизистые оболочки.
Фтор	Поражает костную ткань.
Свинец	Поражает нервную систему и костную ткань.
Радиоактивные элементы	Вызывают злокачественные новообразования и врожденные уродства.

Таблица 3.4

Количество загрязняющих веществ, приходящихся на человека в течение его жизни ( 70 лет)

Вещество	Масса, кг
Оксид углерода	4 200
Углеводороды	2 800
Фториды	6,3
Фенол	2,1
Тяжелые металлы	1,0
Бенз(а)пирен	7,0

К числу факторов загрязнения атмосферы относятся *кислотные дожди* — рН атмосферной воды при наличии в атмосфере кислых газов ( $\text{SO}_2$ ,  $\text{SO}_3$ ,  $\text{NO}_x$ ,  $\text{HCl}$  и др.) становится существенно меньше 5,6. Последствия выпадения кислотных дождей — деградация лесов, гибель гидробионтов, нарушение почв, мобилизация тяжелых металлов в них и пр. Так, ущерб от кислотных дождей для лесного хозяйства Германии оценивается в 0,2 млрд. долларов в год, для сельского хозяйства — в 1 млрд. долларов [29].

Наконец, укажем на изменение климата, отметим *парниковый эффект* (образующийся прежде всего за счет увеличения в атмосфере содержания углекислого газа) и *нарушение озонового слоя* (за счет роста в атмосфере содержания оксидов азота и фтор-хлор-углеводородов — например, фреонов).

## Загрязнение вод

Основные экологические проблемы, связанные с загрязнением вод, — это:

- **уменьшение запасов пресной воды;**
- **загрязнение вод.**

Гидросфера Земли возникла, по-видимому, более 4 млрд. лет назад. Сейчас более 75% поверхности нашей планеты покрыто водой (более 360 млн. км<sup>3</sup>). Общий запас воды оценивается [197] величиной 1386 млн. км<sup>3</sup>, в том числе пресной — 35 млн. км<sup>3</sup> (2,5%; причем 68,7% пресной воды содержится в ледниках и полярных шапках; 0,86% — в подземных льдах и 30,1% — пресные подземные воды. Таким образом, объем «легкодоступной» пресной воды примерно равен 100—ПО тыс. км<sup>3</sup>. Запас поверхностных пресных вод России оценивается в 28 тыс. км<sup>3</sup>, из них 23 тыс. км<sup>3</sup> (82%) содержится в озере Байкал (или 20% пресных поверхностных вод мира!).

Некоторое представление о характере водопотребления дает таблица 3.5. Вся вода, которую мы потребляем, изымается из кругооборота и возвращается, как правило, в той или иной степени загрязненной. Для снижения расхода пресной воды рекомендуется ряд мероприятий:

- уменьшить расход воды на бытовые нужды (на одного жителя в России приходится 400 и более литров в сутки, в странах Западной Европы — до 200 л, в странах зоны пустынь — до 15—20 л);
- уменьшить потери воды в водопроводно-канализационных системах;
- внедрять водооборотные системы;
- для технологических нужд шире использовать предварительно очищенные ливневые стоки;
- внедрять капельное орошение (в частности, в США на орошение расходуется до 80% пресной воды).

У нас в стране (для сравнения: речной сток — 4 720 км<sup>3</sup>/год) водопотребление составляет примерно 6% возобновляемых водных ресурсов, дохода в некоторых регионах до 40%.

Таблица 3.5

### Водопотребление по континентам

Континент	Среднегодовой сток рек, км <sup>3</sup> /год	Водопотребление, % к стоку			
		1970 г.		2000 г.	
		Общее	В том числе безвозвратное	Общее	В том числе безвозвратное
Европа	3 210	10,0	3,1	23,0	7,5
Азия	14 410	10,4	7,6	22,7	13,9
Африка	4 570	2,8	2,2	8,3	5,5



Континент	Среднегодовой сток рек, км <sup>3</sup> /год	Водопотребление, % к стоку			
		1970 г.		2000 г.	
		Общее	В том числе безвозвратное	Общее	В том числе безвозвратное
Северная Америка	8 200	6,6	2,0	15,8	3,4
Южная Америка	11760	0,6	0,4	2,5	2,1
Австралия и Океания	2 390	1,0	0,5	2,5	1,2
<b>Всего</b>	<b>46 540</b>	<b>5,8</b>	<b>3,4</b>	<b>13,0</b>	<b>6,7</b>

В 1994 г. в России из общего количества сточных вод (70 км<sup>3</sup>/год) доля нормативно очищенных сточных вод составляла лишь 9%, а 12% сбрасывалось неочищенными вообще. Примерно такая же картина наблюдается и во всем мире. Так, в устье реки Миссисипи концентрация соединений азота оставалась неизменной (фоновой) до 1960 г. [Vitousek, 368; 70], после чего начала стремительно (экспоненциально) расти и за четверть века увеличилась в 2,5 раза.

В региональном аспекте продемонстрируем загрязнение водоемов на примере Самарской области (по данным «Государственного доклада о состоянии окружающей природной среды Самарской области за 2000 г.»): в природные водные объекты и на рельеф местности в 2000 г. было сброшено 0,887 км<sup>3</sup> сточных вод, что на 4% больше, чем в 1999 г.; при этом объем загрязненных сточных вод составил 75% (в том числе от предприятий жилищно-коммунального хозяйства — 53%, от промышленности — 38%).

### Загрязнение почв

Почвенный покров суши активно эксплуатируется (табл. 3.6) и быстро деградирует, концентрации веществ в нем изменяются (как и в воздухе, и в воде). Только за 20 лет (с 1970 г.) на сельскохозяйственных землях мира потеряно 480 млрд. т верхнего слоя почвы, что эквивалентно всем пахотным почвам Индии. За этот же период пустыни расширились на 120 млн. га, умеренному опустыниванию подверглись 1,5 млрд. га пастбищ [141]. В качестве примера загрязнения почв назовем только одну цифру: в 1980 г. в СССР пестицидами было загрязнено около 40 млн. га почв (около 1/6 всей пашни; [197]).

## Степень освоения основных типов почв

Географические пояса и типы почв	Общая площадь, млн. км <sup>2</sup>	Процент освоения
<i>Тропический пояс</i>		
Почвы дождевых лесов — красные и желтые ферралитные	25,9	7,4
Почвы сезонно-влажных ландшафтов — красные саванновые, черные слитые	17,6	12,6
Почвы полупустынь и пустынь	12,8	0,8
<i>Субтропический пояс</i>		
Почвы постоянно влажных лесов — красноземы, желтоземы	6,6	19,7
Почвы сезонно-влажных ландшафтов — коричневые и др.	8,6	25,6
Почвы полупустынь и пустынь	10,6	7,6
<i>Суббореальный пояс</i>		
Почвы лиственных лесов и прерий — бурые лесные и др.	6,1	33,4
Почвы степных ландшафтов — черноземы, каштановые	7,9	31,6
Почвы полупустынь и пустынь	7,9	1,3
<i>Бореальный пояс</i>		
Почвы хвойных и смешанных лесов — подзолистые, дерново-подзолистые	15,5	8,4
Почвы мерзлотно-таежных ландшафтов	8,2	—
<i>Полярный пояс</i>		
Почвы тундровых и арктических ландшафтов	5,7	—

## Отходы

В природных экосистемах понятия «отходы» просто нет: круговорот веществ в природе разлагает и рециклизует все продукты жизнедеятельности отдельных компонент экосистем. Рост численности населения и научно-технический прогресс привели к тому, что процесс «переработки» отходов «вышел из-под контроля» естественных экосистем. Проблему усугубило производство все новых и новых веществ, которые не утилизируются в результате естественных процессов, что переводит отходы в категорию *отбросов*.

По агрегатному состоянию различают *твердые* (на 1980 г. количество твердых отходов в СССР оценивалось в 3,6 млрд. т), *жидкие* и *газообразные* отходы (традиционно в категорию «отходов» не включают природные вещества, неявно используемые в технологических циклах —

воздух, воду и т.п.). По видам различают *бытовые (коммунальные), сельскохозяйственные, строительные и промышленные* отходы (последние подразделяются на *возвратные и безвозвратные*).

**Бытовые отходы** — отходы, не утилизируемые в быту, образующиеся в результате амортизации предметов быта, а также в результате жизнедеятельности людей вещества. Количество твердых бытовых отходов (далее — ТБО) неуклонно растет — за 25 лет (с 1970 г.) масса ТБО увеличилась более чем в 1,5 раза. Состав городских ТБО примерно таков [29]: бумага — 41%, пищевые отходы — 21%, стекло — 12%, металлолом — 11% (в том числе 1% алюминия), пластмассы и древесина — по 5%. Каждый человек ежедневно «производит» примерно по 2 кг ТБО. Поэтому город с населением в 1 млн. человек должен быть готов к утилизации (переработке, захоронению, рекультивации и пр.) ежегодно 750—800 тыс. т бытовых отходов. В таблице 3.7 приведены данные о процентном соотношении технологий переработки ТБО в развитых странах.

Таблица 3.7

Соотношение технологий переработки ТБО в развитых странах, %

Страна	Технология переработки			
	Захоронение на полигонах и свалках	Сжигание	Переработка в удобрения	Прочие методы
США	84	15	—	1
Великобритания	90	9	1	—
Франция	55	35	10	—
Германия	78	20	2	—
Япония	57	40	2	1
<b>Средние данные</b>	<b>72,8</b>	<b>23,8</b>	<b>3,0</b>	<b>0,4</b>

**Промышленные отходы** — остатки сырья, материалов, полуфабрикатов и пр., образовавшиеся при производстве продукции или выполнении работ и утратившие полностью или частично исходные потребительские свойства. Коэффициент полезного действия (далее — КПД) технологических цепочек «сырье — целевой продукт» редко превышает 10% (КПД угледобывающей промышленности — около 52%). Остальное — отходы. На предприятиях черной металлургии стран СНГ накоплено 400 млн. т доменных и сталеплавильных шлаков, калийных удобрений — 500 млн. т галитовых отходов, серной кислоты — 30 млн. т пиритовых огарков. Много отходов дает энергетика; так, при работе на угле в течение суток теплоэлектростанции (далее — ТЭС) средней мощности (1 ГкВт) образуется 1 тыс. т шлака и золы; отвалы такой ТЭС растут со скоростью 1 га в год.

**Радиоактивные отходы** — неиспользуемые радиоактивные вещества, образующиеся при работе ядерных реакторов и при производстве и применении радиоактивных изотопов.

Проблема радиационной безопасности приобрела особое значение в мире после аварии, произошедшей в 1979 г. на атомной электростанции «Три-майлайленд» (штат Пенсильвания, США), а у нас в стране — после Чернобыльской катастрофы в мае 1986 г. Этому способствовало, помимо масштаба радиационного загрязнения, совпадение ее с началом периода гласности (невозможно было скрыть аварию и ее последствия от мировой и, в первую очередь, от отечественной общественности). Скажем, произошедшая ранее сравнимая с ней по масштабам ущерба Уральская катастрофа прошла у нас в СССР практически незамеченной.

Еще в начале гонки атомного вооружения академик А.Д.Сахаров предупреждал об опасности ядерных испытаний. По его оценке, испытание в атмосфере атомной бомбы мощностью 1 Мт\* уносит в конечном счете жизни 10 тыс. человек. Если эта печальная статистика верна, то 425 Мт ядерного оружия, взорванного до декабря 1962 г. на территории СССР, «обошлось» нам в более чем 4 млн. жизней. Статьи об этом были опубликованы и хорошо известны специалистам. Но лишь Чернобыльская катастрофа помогла осознать обывателю непосредственную опасность, которую для него лично представляет соседство мирного атома. На смену безопасности пришла радиофобия, подогреваемая политическими страстями.

Однако безответственное отношение к радиационным отходам продолжает наблюдаться [214]. Так, в Твери радиоактивный шлак был использован для отсыпки дорожек на территории одной из воинских частей; в Нижнем Новгороде для отмостки улиц Марата и Обухова использовался кирпич с уровнем радиации от 80 до 2 200 мкр/ч; многочисленные локальные очаги радиоактивного загрязнения отмечены в гг.Ульяновске и Дмитровграде. В отвалах урановых месторождений в Калмыкии уровень радиации доходит до 400 мкр/ч (в 26 раз выше естественного фона), в Элисте выявлены бесхозные радиоактивные отвалы [291]. По-видимому, это не единственные случаи, поскольку разработка подобных месторождений (равно как и места захоронения отходов производства) была засекречена, а сведения о них хранят в основном местные «предания». Существенную опасность могут представлять выброшенные на свалки, утерянные или растащенные источники радиоактивного излучения. Только за 8 лет в г.Москве сотрудниками Геоэкоцентра выявлено 765 участков локального радиоактивного загрязнения. Нередко это точечные, сложные для обнаружения источники.

Между тем, оценка риска радиационного загрязнения, особенно при низких его уровнях, представляет для неспециалиста достаточно трудную задачу. Опасность радиационного воздействия зависит от многих факторов:

- мощности излучения и характера этого излучения,
- проникающей способности,

---

\* 1 мегатонна (Мт) = 1 миллион тонн.

- длительности воздействия,
- локализации источников излучения (вне и внутри организма),
- полученной дозы (разовой и суммарной),
- тропности отдельных радиоактивных элементов к тканям организма,
- распространенности радиационного облучения,
- приуроченности к отдельным органам и пр.

Даже при относительно высоком радиоактивном загрязнении оценка его последствий возможна только статистическая: расчет риска возникновения того или иного заболевания на 1 000 человек. При этом большую сложность составляет проблема «вычленения» эффекта радиационного поражения из комплекса других неблагоприятных факторов среды. В частности, по данным агентства НКДАР при ООН, в результате облучения в дозе 1 грей:

- 2 человека из тысячи умрут от лейкоза,
- 10 — от рака щитовидной железы,
- 5 — от рака молочной железы,
- несколько меньше — от рака легкого,
- вероятность заболевания раком других локализаций увеличивается на 1—2 случая на 1 000 человек [188].

Нет убедительных данных по Семипалатинскому полигону о влиянии радиации на частоту возникновения злокачественных заболеваний. Смертность в области от лейкозов, раковых заболеваний ниже (!), чем по Казахстану в целом. И хотя в период с 1975 по 1985 гг. смертность от лейкозов в области увеличилась в 7 раз, от рака органов дыхания — в 2 раза, с учетом вышесказанного это увеличение нельзя однозначно объяснить радиацией [57]. Так, имеются данные, что рост злокачественных новообразований в области связан прежде всего с применением ядохимикатов.

### **Аварии**

Аварии, связанные с токсичными химическими веществами и радиоактивными материалами, могут произойти на предприятиях в любом регионе. Так, например, с 1980 по 1985 гг. на американских предприятиях произошло 7 928 аварий различной степени серьезности (данные Агентства по охране окружающей среды США). По данным «Государственного доклада о состоянии окружающей природной среды Самарской области в 2000 г.», было зарегистрировано 29 аварийных и залповых выбросов (а также сбросов), самыми крупными из которых были сброс в г. Самаре с 5 по 30 января 5000 т сточных вод в Волгу и возгорание в г. Сергиевске резервуаров с нефтепродуктами нефте-газодобывающего управления «Сергиевскнефть» (с 14 по 20 марта произошел выброс в атмосферу более 1000 т продуктов горения);

В 1984 г. в г.Мехико-Сити (Мексика) взорвались резервуары для хранения сжиженного газа, в результате чего погибли 1 000 человек. 3 декабря 1984 г. в г.Бхопале (Индия) на заводе пестицидов фирмы «Юнион карбайд» произошла утечка ядовитого газа метилозоцианата — погибли 2 000 человек. Следует назвать также утечку диоксида в г.Севезо (Италия) в 1976 г., пожар на складах с химическими веществами в г.Базеле (Швейцария) в ноябре 1986 г. Все это свидетельствует о том, что наблюдается увеличение числа и масштаба аварий с катастрофическими последствиями.

В период с 1950 г. [132] в России произошло 8 крупнейших промышленных аварий, 5 из которых произошли в Волжском бассейне:

- 1987 г. — аварийный выброс 5 т фенолов металлургическим комбинатом в г.Череповце (загрязнение 95 тыс. га Рыбинского водохранилища, образование 100 км подводного фенольного шлейфа);
- 1988 г. — взрыв вагонов со взрывчаткой в г.Арзамасе (погибли 88 человек, ранены более 200, большие разрушения);
- 1989 г. — взрыв на продуктопроводе под г.Уфой (погибли более 300 человек, ранены более 800);
- 1989 г. — прорыв городских очистных сооружений в г.Орле (аварийный сброс около 150 тыс. м<sup>3</sup> нечистот в реку Оку);
- 1990 г. — взрыв на химпредприятиях г.Уфы (обширные зоны загрязнения атмосферы, отравление фенолами питьевых вод).

К этому списку можно добавить:

- 1986 г. — Чернобыльская катастрофа (в результате на территории Волжского бассейна — 2 области с загрязнением почв цезием-137 с плотностью до 15 кюри/км<sup>2</sup> и 12 — с плотностью до 5 кюри/км<sup>2</sup>);
- 1995 г. — авария на нефтепроводе в Башкортостане (в реку Белую, по разным оценкам, попало от 60 до 2 000 т нефти).

Таким образом, техногенные аварии значительно ухудшают качество окружающей природной среды. Следовательно, необходимы разработка методологии оценки промышленных технологий и их рисков и формирование системы мониторинга.

### Вопросы к разделу

1. Что такое «инженерная экология»?
2. Каковы цели мониторинга окружающей природной среды?
3. Каковы задачи экологического прогнозирования?
4. Дайте краткое определение типов воздействий человека на окружающую среду.

**ПРИЛОЖЕНИЕ К ТЕМЕ 5**

**Предельно допустимые концентрации (далее — ПДК) некоторых веществ:**

*Таблица 1*

**в воздухе, мг/м<sup>3</sup>**

<b>Вещество</b>	<b>Класс опасности</b>	<b>ЦДК<sub>мр</sub></b>	<b>ПДК<sub>сс</sub></b>	<b>ПДК<sub>рз</sub></b>
Бенз(а)пирен, мкг/100м <sup>3</sup>	<b>I</b>	—	0,1	15
Сероводород	<b>II</b>	0,008	0,01	10
Аммиак	<b>II</b>	0,2	0,2	0,9
Фенол	<b>II</b>	0,01	0,01	5
Бензол	<b>II</b>	1,5	0,8	2,5
Формальдегид	<b>II</b>	0,035	0,012	0,5
Диоксид азота	<b>II</b>	0,085	0,04	0,7
Диоксид серы	<b>III</b>	0,5	0,05	10

*Примечание.* ПДК<sub>мр</sub> — максимально разовая, ПДК<sub>сс</sub> — среднесуточная, ПДК<sub>рз</sub> — в рабочей зоне (ежедневно не более 8 часов).

*Таблица 2*

**в воде, мг/л**

<b>Вещество</b>	<b>Хозяйственно-бытовые источники</b>	<b>Рыбохозяйственные водоемы</b>
Сульфат-анион	50	100
Железо	1	0,1
Анилин	0,1	0,001
Свинец	0,03	0,1
Медь	0,002	0,005
Фенол	0,001	0,001
Ртуть хлористая	0,000005	0,00001

*Таблица 3*

**в продуктах питания, мг/кг**

<b>Растительное сырье и пищевые продукты</b>	<b>Cd</b>	<b>Cu</b>	<b>Hg</b>	<b>Pb</b>	<b>Zn</b>
Мука, кондитерские изделия	0,1	10	0,02	0,5	50
Хлеб	0,05	5	0,01	0,3	25
Соль поваренная	0,1	3	0,01	2	10
Сахар-песок	0,05	1	0,01	1	3
Орехи (ядро)	0,1	20	0,03	0,5	50
Конфеты	0,1	15	0,01	1	30
Какао-порошок и шоколад	0,5	50	0,1	1	70

<b>Растительное сырье и пищевые продукты</b>	<b>Cd</b>	<b>Cu</b>	<b>Hg</b>	<b>Pb</b>	<b>Zn</b>
Масло сливочное	0,03	0,5	0,03	0,1	5
Масло растительное	0,05		0,05	0,1	5
Овощи, фрукты и ягоды свежие и свежемороженые	0,03	5	0,02	0,4— 0,5	10
Чай	1	100	0,1	10	
Яйца	0,01	3	0,02	0,3	50
Минеральные воды	0,01	1	0,005	0,1	5
Напитки на настоях и эссенциях	0,03	3	0,005	0,3	10



## Раздел 4. СТРАТЕГИЯ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ

*Стратегия устойчивого развития. Экономика и общество.  
Рост народонаселения. Экономические механизмы природопользования.  
Концепция устойчивого развития и концепция ноосферы.*

### Тема 6. ЭКОНОМИКА И ОБЩЕСТВО

#### 6.1. Рост народонаселения

Величие народа вовсе не исчисляется  
его численностью, как величие человека  
не измеряется его ростом.

*Виктор Гюго*

Численность населения Земли последние 150—200 лет растет экспоненциально, что позволяет говорить о *демографическом взрыве* (рис. 4.1).

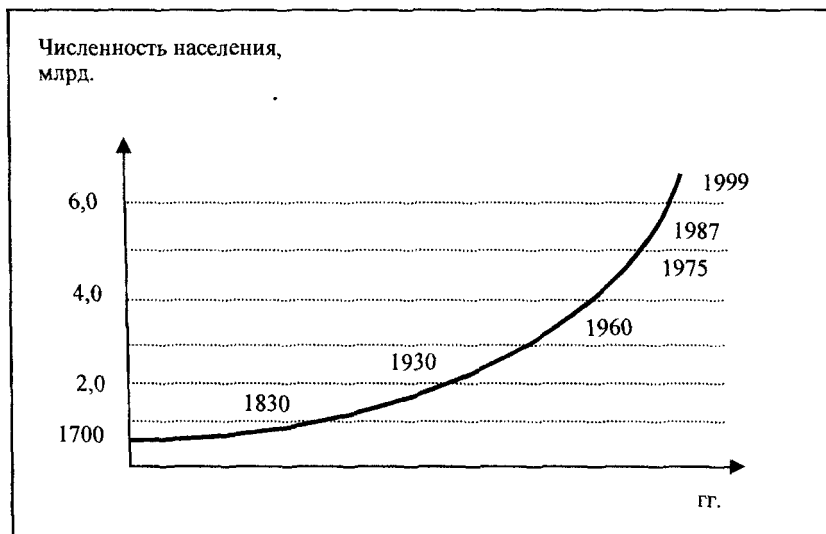


Рис. 4.1. Изменение численности населения Земли в XVIII—XX вв.

В настоящее время численность населения Земли ежесекундно увеличивается на 160 человек, в год — примерно на 110 млн. человек (за два года — Россия!). Однако нынешние темпы прироста населения не могут сохраняться в обозримом будущем (см. табл. 4.1), так как они уже сегодня ставят под угрозу способность многих государств обеспечивать образование, здравоохранение и продовольственную безопасность своего населения (сегодня это обеспечение происходит за счет снижения уровня жизни).

Таблица 4.1

Прогнозы роста численности населения Земли

Автор прогноза	Глубина прогноза, год	Прогнозируемая численность, млрд. чел.
Левенгук А., 1679 (по данным В.И.Данилова-Данильяна и К.С.Лосева, 2000 [70, с. 57])	—	13,4
Мальтус Т., 1798 (модель геометрического роста при $T_{1800} = 0,9 \cdot 10^9$ , $\epsilon = 0,006 \cdot 10^9$ , $t = 200$ лет)	2000	3
Мальтус Т. (модель геометрического роста при $T_{1900} = 1,6 \cdot 10^9$ , $\epsilon = 0,05 \cdot 10^9$ , $t = 100$ лет)	2000	240
Циолковский К.Э., 1928 [267] (по критерию надежности)	1990	4
Сахаров А.Д., 1972 [222] (по критерию доступности организованной площади)	2020	11
Котляков В.М., 1994 [120] (по критерию нарушенной биоты суши)	1990	0,6—1
Виноградов М.Е. с соавторами, 1994 [44] (по критерию потребляемой продукции)	1990	3—4
Жирмунский А.В., Кузьмин В.И., 1994 [83] (по критерию критических уровней развития)	2003—2008	7,4—9,1
Капица С.П., 1995 [104] (по критерию гиперболического роста $N = 186/[2025 - T]$ , где $T_0 = 2025$ г. от Р.Х. — критическая дата)	2020	12—13
Статистический прогноз (по критерию метода наименьших квадратов по данным 1000—1985 гг.)	2000	6,5—7

*Примечание.* Темным цветом выделены наиболее точные прогнозы.

«Вклад» разных стран в общую картину роста народонаселения далеко не одинаков: численность населения слаборазвитых стран (75% населения, 20% мировых богатств) растет значительно быстрее, чем численность населения развитых стран (25% населения, 80% богатств). Так называемый суммарный коэффициент рождаемости (среднее количество детей, которых рождает каждая женщина в течение жизни; далее — СКР;  $СКР = 2$  обеспечивает неизменную численность населения) в высокоразвитых странах составляет 1,9 (наблюдается тенденция уменьшения численности населения), а в слаборазвитых странах — 4,8 (без Китая) или 4,1 (с его участием).

Причина быстрого роста численности населения в XX в. — снижение детской смертности в слаборазвитых странах (из-за использования противозидемических прививок в детском возрасте) при сохранении прежних уровней рождаемости. При этом население слаборазвитых стран (численность которого быстро растет) ради повседневного выживания резко увеличивает свое давление на природу (*обнищавший народ будет истощать окружающую природную среду, а истощенная природная среда сможет создать условия только для нищенского существования*).

Как и все внушающие опасения, тревогу (алармные) прогнозы, расчеты предельной численности населения имеют лишь относительную ценность. Достоверность их лимитирована уровнем знаний и технологий. Так, гипотеза о возможности автотрофного существования человека в будущем, высказанная К.Э.Циолковским и В.И.Вернадским, снимает, например, трофические лимиты численности, из которых исходил Т.Мальтус. К тому же, экспоненциальный рост численности населения, как уже отмечалось, — это явление непостоянное. С ростом численности населения можно бороться не только снижением рождаемости до уровня, соответствующего уровню нынешней смертности (лицензированием деторождения), но и повышением материального благосостояния, культурного уровня населения и пр. Нынешний кризис биосферы можно преодолеть не только ограничением роста численности населения и его материального потребления, но и использованием новых источников энергии. Замена традиционных сегодня источников энергии (не беремся обсуждать реальность этой возможности) теоретически может снять проблему нарушения устойчивости биосферы вследствие ее загрязнения.

## 6.2. Экономические механизмы природопользования

Если экология — это естественно-научная дисциплина, наука «о собственном доме», то экономика — общественная дисциплина, наука «об умении вести этот дом».

*Экономика природопользования — раздел конкретной экономики, изучающей главным образом вопросы экономической (в ряде случаев и внеэкономической) оценки природных ресурсов и такой же оценки ущербов от загрязнения окружающей природной среды* [197]. Академик Т.С.Хачатуров [263, с. 14] так определял основные задачи этого направления экономики: «Экономика природопользования освещает две группы связанных между собой проблем: во первых, как наиболее экономически эффективно использовать необходимые в производстве и потреблении ресурсы и, во-вторых, каковы экономически наиболее целесообразные методы предотвращения или ликвидации загрязнения окружающей среды. Эти вопросы должны решаться с учетом изменения потребностей — личных и общественных, потребительских и производственных — в ходе развития производительных сил и прогресса науки и техники». В этом определении явно просматривается примат экономики над экологией.

Противоположная точка зрения отстаивается экологами: «Экономика природопользования окажется бесплодным научным направлением, если не будет опираться на существующие законы экологии и не будет использовать специально организованную экологическую информацию о состоянии экосистем региона... Таким образом, *основной задачей экономической экологии должна стать задача определения оптимальных соотношений антропогенных нагрузок и экологической емкости территории*. Причем эти соотношения не должны быть статичными (балансовыми, как это принято в экономике), а в соответствии с динамическими особенностями экосистем (флуктуациями, сукцессиями, эволюцией) следует говорить о достижении динамического равновесия в системе "Природа — Человек". *Второй не менее важной задачей должна стать разработка стратегии и тактики экономического управления природопользованием* (не отягощенных идеологическими запретами, а в строгом соответствии с экологическим знанием) для достижения этих оптимальных соотношений» [209, с. 12] (курсив наш. — Г.Р., Ф.Р.).

Практически любая хозяйственная деятельность человека так или иначе приводит к изъятию некоторой доли природных ресурсов и к загрязнению окружающей природной среды. Сегодня стало очевидным, что только с помощью увеличения платы за потребляемые ресурсы, а также за счет увеличения размеров инвестиций в дело охраны окружающей природной среды (что само по себе в условиях становления

рынка в России весьма проблематично) экологических проблем не решить. Необходимо создание и приведение в действие системы хозяйственных рычагов экологизации производства, а также необходимо развитие рынка природоохранных (экологических) услуг. В настоящее время начинают внедряться экономические воздействия на сферу охраны природной среды (налоги, система платежей различного рода, экологический аудит и т.п.). Однако в силу их некомплексного характера и ряда других причин, заметного стимулирующего действия на экологическую политику предприятий и территориальных органов управления эти экономические воздействия пока не оказывают.

*Экологическое налогообложение* сегодня у нас в стране направлено на взимание денежных средств с предприятий, загрязняющих окружающую природную среду (плата за выбросы и сбросы). Для служб государственного контроля эта ситуация соответствует принципу *«чем хуже, тем лучше»* — эти службы «живут» с этих налогов. Думается, что более эффективным стал бы противоположный механизм: платить предприятиям за сокращение выбросов и сбросов, за ввод новых природоохранных технологий, за строительство очистных сооружений и пр. В этом случае возрастает роль *экологического аудита* (совместно с налаженной системой экологического мониторинга).

Из всех известных на сегодня методов эколого-экономического регулирования наиболее гибкими являются *«бэбл-принцип»* и *«торговля выбросами»*.

Суть *«бэбл-принципа»* в следующем: предприятия, находящиеся в одном регионе, сами устанавливают объемы выбросов от отдельных источников загрязнения в пределах общего, регламентируемого муниципальными властями, допустимого объема загрязнения. При таком подходе нет необходимости в каких-то единых требованиях к источникам загрязнения, что дает возможность группе предприятий выбирать различные способы достижения суммарного норматива выбросов (сокращение объемов выбросов, техническое перевооружение предприятий, закрытие наиболее «грязных» из них, снижение объемов производства и пр.; все это создает предпосылки уменьшения совокупных издержек на защиту среды от загрязнения). *«Бэбл-принцип» ориентирован на уже существующие предприятия и призван стимулировать опделенное «разделение труда» внутри группы предприятий с учетом необходимости снижения уровня загрязнения с минимизацией экономических издержек на природоохранные мероприятия.*

Так, например, «бэбл-принцип» позволил предприятиям компании «Дюпон» (США) направить средства на сокращение выбросов всего на 5 крупных источниках вместо «размазывания» их по 205 источникам, что позволило снизить уровень загрязнения до необходимого и сэкономить

около 12 млн. долларов. К 1985 г. в США было заключено 50 соглашений с предприятиями об использовании «бабл-принципа» и находилось на рассмотрении еще более 500 заявок (с предполагаемой экономией в 700 млн. долларов). Более того, оказалось, что 30 из первых 50 предприятий, подписавших соглашение, добились даже большего снижения уровня загрязненности, чем было предусмотрено. По оценкам американских экономистов, для достижения 60%-го снижения уровня выбросов «бабл-принцип» требует почти в два раза меньше средств по сравнению с традиционными методами контроля (например, контроля «за каждой трубой»).

Другой метод эколого-экономического регулирования — *«торговля выбросами»* — связан с прямыми сделками между предприятиями путем торговли в пределах *«квот на загрязнение»* [56]. Мотивы заключения сделок могут быть также весьма различны. Так, предприятие может покупать квоты на выброс с тем, чтобы уменьшить бремя платежей за сверхнормативные выбросы, создать определенный запас разрешений на выбросы в ожидании повышения цен на эти разрешения или для обеспечения предполагаемого развития, связанного с ростом загрязнения, а продавать — при переходе на новые, экологически чистые технологии и пр. *«Торговля выбросами» преимущественно касается новых или модернизируемых предприятий: введение новых мощностей должно компенсироваться сокращением выбросов на уже существующих источниках.* Этот способ, по-видимому, наиболее эффективен в условиях сложившейся и развитой экономики. Естественно, что оба эти подхода («бабл-принцип» и «торговля выбросами») требуют налаженной и оперативной системы экологического мониторинга и контроля за выбросами предприятий.

Для России в ее современном состоянии реальная экологизация экономики возможна лишь при условиях:

- совершенствования системы административно-правового управления экологической ситуацией,
- введения экономических механизмов рационального природопользования,
- роста затрат на охрану окружающей природной среды (среднегодовые темпы роста капитальных вложений, по предварительным оценкам, должны составлять 107—108%, сейчас они — 102%),
- повышения доли затрат на охрану окружающей природной среды в валовом национальном продукте до 3—5% (сейчас доля затрат — менее 1%).

### 6.3. Концепция устойчивого развития и ноосфера

Основа рационального природопользования была заложена в начале XX в. учением о биосфере В.И.Вернадского и об ее трансформации под влиянием деятельности человека. Осознание глобальности экологических катастроф пришло значительно позже: оно связано с работами Рэйчел Кэрсон «Безмолвная весна» [Carson, 297], Пауля Эрлиха «Популяционная бомба» [Ehrlich, 307], Гаррета Хэрдина «Общая трагедия» [Hardin, 323], Барри Коммонера «Замыкающийся круг: Природа, человек, технология» [Coomoner, 115] и рядом других, с моделированием последствий ядерной войны, выполненным американскими и советскими учеными (в последнем случае — под руководством академика Н.Н.Моисеева), а также с выявлением других отрицательных эффектов научно-технического прогресса, не ограничивающихся территориями отдельных государств (таких как техногенное изменение климата, разрушение озонового слоя, опустынивание, воздействие кислотных дождей и т.п.).

Тревога ученых за будущее человечества как биологического вида дошла до политиков и общественных деятелей. В июне 1972 г. в Г.Стокгольме (Швеция) прошла Конференция ООН по вопросам охраны природы, в которой приняло участие 113 стран. Декларация об охране окружающей среды была принята **5 июня (Международный день охраны окружающей среды)**. Генеральный секретарь этой конференции Морис Стронг (Канада) впервые сформулировал понятие «экоразвитие» — экологически ориентированное социально-экономическое развитие. На этой же конференции была создана с целью разработки рекомендаций по наиболее острым экологическим проблемам специальная структура — Программа ООН по окружающей среде (ЮНЕП).

В 1983 г. по инициативе Генерального секретаря ООН и в соответствии с резолюцией 38/161 Генеральной Ассамблеи ООН была создана Международная комиссия ООН по окружающей среде и развитию (далее — МКОСР), которую возглавила премьер-министр Норвегии Гро Харлем Брундтланд (Brundtland). Эта комиссия была призвана выявить проблемы, объединяющие ситуации экологической и социально-экономической озабоченности в разных регионах мира. В 1987 г. был опубликован доклад МКОСР «Наше общее будущее» [«Our Common Future (The Brundtland Report)»]. В составлении и обсуждении этого доклада приняли участие 823 специалиста и 84 организации. Среди приглашенных специалистов больше всего было канадцев (30%), бразильцев (9%) и россиян (6,5%). В числе отечественных ученых были академики В.Е.Соколов (член МКОСР), Н.Н.Моисеев, В.А.Легасов, Р.З.Сагдеев, Ю.А.Израэль, И.Т.Фролов и др.

Доклад МКОСР [Our Common..., 347] ввел в обиход понятие «sustainable development». В 1989 г. доклад был издан у нас в стране [166], и это понятие перевели как «устойчивое развитие». Сразу заметим, что данный перевод весьма неудачен. Правильнее было бы перевести sustainable development как «допустимое развитие», «неистощающее развитие» или «развитие, сохраняющее целостность».

*«Человечество способно придать развитию устойчивый и долговременный характер, с тем чтобы оно отвечало потребностям ныне живущих людей, не лишая будущие поколения возможности удовлетворять свои потребности. Концепция устойчивого развития действительно предполагает определенные ограничения в области эксплуатации природных ресурсов, но эти ограничения являются не абсолютными, а относительными и связаны с современным уровнем техники и социальной организацией, а также со способностью биосферы справляться с последствиями человеческой деятельности... Устойчивое и долговременное развитие представляет собой не неизменное состояние гармонии, а скорее процесс изменений, в котором масштабы эксплуатации ресурсов, направление капиталовложений, ориентация технического развития и институциональные изменения согласуются с нынешними и будущими потребностями. Мы не утверждаем, что данный процесс является простым и беспрепятственным. Болезненная процедура выбора неизбежна. Таким образом, в конечном счете в основе устойчивого и долговременного развития должна лежать политическая воля» [166, с. 20].*

Существенную роль в становлении отечественного «экологического самосознания» населения сыграли публицистические работы философов (А.Д.Урсул, Э.В.Гирусов), экономистов (М.Я.Лемешев, В.И.Данилов-Данильян), математиков (Н.Н.Моисеев), географов (К.С.Лосев, К.Я.Кондратьев), литераторов (Л.М.Леонов, С.П.Залыгин) и, конечно, экологов (А.В.Яблоков, А.Л.Яншин и мн. др.).

В июне 1992 г. в г. Рио-де-Жанейро (Бразилия) прошла Конференция ООН по окружающей среде и развитию, на которой представителями 172 стран были приняты Декларация по окружающей среде и развитию и Повестка дня на XXI век — программа перехода к устойчивому развитию. Таким образом, была документально оформлена и официально закреплена существовавшая на протяжении двух десятков лет тенденция перехода от национальных программ охраны природы отдельных стран к охране биосферы в глобальном масштабе усилиями большей части человечества; идеи устойчивого развития пронизывают все документы этой Конференции. 1 апреля 1996 г. Президент России подписал Указ № 440 «Об утверждении концепции перехода Российской Федерации к устойчивому развитию». Эта концепция вызвала широкую и неоднозначную реакцию со стороны общественности и представителей научных кругов. Так, к началу работы Всероссийского съезда по охране природы было предложено около 40 вариантов Концепций устойчивого развития России, представленных почти всеми основными политическими движениями, отдельными исследователями и группами ученых



[см. обзоры: 214,215]. Если отбросить в сторону «политический окрас» многих из этих работ и желание политиков использовать принципы устойчивого развития в своих интересах, наиболее важным становится вопрос о практической реализации принципов устойчивого развития как в отдельных странах, так и в глобальном масштабе.

Уже неоднократно подчеркивалось, что Россия как ни одна страна в мире подготовлена к началу реализации концепции устойчивого развития *учением о ноосфере* В.И.Вернадского (1944 г.). И даже предлагалось положить это учение в основу стратегии развития человечества взамен достаточно неопределенного термина «устойчивое развитие». Но, как представляется, этого делать не следует. Более того, целесообразно вообще отказаться от понятия «ноосфера» в том смысле, в каком оно используется в отечественной литературе.

В трудах В.И.Вернадского, возможно, сознательно, «...нет законченного и непротиворечивого толкования сущности материальной ноосферы как преобразованной биосферы» [12, с. 94]. Ноосфера обычно трактуется как «...новое состояние биосферы, при котором разумная деятельность становится глобальным, определяющим фактором развития», как новое эволюционное состояние биосферы, направленно измененное в интересах человека (Большой энциклопедический словарь, 1987). Нередко возникновение ноосферы представляется как результат *коэволюции* природы и общества [159].

Ошибочность такой интерпретации очевидна. Коэволюция — это не параллельное развитие, а прежде всего взаимная адаптация. Человечество наконец пришло к выводу, что оно должно соизмерять свою деятельность с законами природы, чтобы сохраниться как вид. Это еще как-то можно назвать адаптацией. Но никаких признаков адаптации Природы к человеческой деятельности просто нет. Единственный ответ ее — деградация (см. *постулаты видового обеднения*, см. раздел 4.6). Даже при большом желании разрушение невозможно превратить в эволюцию.

Следует учитывать и еще один немаловажный факт. Антропогенные системы имеют примитивную структуру, устойчивость их по сравнению с естественными системами мала. Без постоянной заботы человека они в лучшем случае замещаются естественными ценозами (например, «поглощение» железной дороги через бразильскую сельву). Речь идет, конечно, не об эволюционном переходе биосферы в новое качественное состояние, а о замещении биосферы техносферой. «Наша идеальная ноосфера более походит на символ веры, чем на объект научных исследований» [12, с. 95].

Концепция ноосферы и ее материалистическое обоснование развивались В.И.Вернадским в основном в конце 30-х — начале 40-х гг. прошлого века. Эта концепция стала (возможно, в большей степени стараниями интерпретаторов

трудов В.И.Вернадского) научным обеспечением Сталинского плана великого преобразования природы. Оправдание такой «переделки» природы лежит, по В.И.Вернадскому, в сущности концепции ноосферы. Такое видение ноосферы неприемлемо в настоящее время, когда мир осознал необходимость сохранения резервной части биосферы в естественном состоянии и необходимость ограничения общего пресса на нее в пределах, не нарушающих ее целостность. Интересно, что еще в 1959 г. такую же «крамольную» мысль о ноосфере В.И.Вернадского как об опасной философии высказал Ю.Одум, а в 1970 г. ее поддержал М.М.Камшилов.

Впрочем, имеется и иное мнение о сущности представлений В.И.Вернадского о ноосфере. Палеонтолог и писатель-фантаст И.Ефремов в фантастическом романе «Час быка» пишет: «Человек погружен в неощутимый океан мысли, накопленной информации, который великий ученый Вернадский назвал ноосферой. В ноосфере — все мечты, догадки, вдохновенные идеалы тех, кто давно исчез с лица Земли, разработанные наукой способы познания, творческое воображение художников, писателей, поэтов всех народов и веков» [81, с. 84]. Такое понимание ноосферы, оставаясь материалистическим (а в то время оно и не могло быть иным), близко к учению о ноосфере, разработанному П.Тейяром де Шарденом в 20—30-х гг. XX в. Оно описывает психогенез, зарождение и эволюцию разума, глобальное распространение его, образование, наряду с биосферой, тонкой пленки разума (собственно ноосферы), превращение мыслительной деятельности в один из наиболее существенных факторов развития на Земле. Сущность концепции П.Тейяра де Шардена — эволюция духа; такие представления, естественно, были неприемлемы для коммунистической идеологии. Но как раз с этих позиций переход к устойчивому развитию — свидетельство крупных сдвигов в ноосфере. Пожалуй, впервые (если не считать движений против ядерного оружия и за разоружение) разум выступает (по крайней мере, пытается выступить) в качестве планетарной созидательной силы, стремясь сохранить свою среду обитания, избежать самоубийства, сохранить человека как биологический вид. Не беремся судить, каким путем дальше пойдет развитие человечества — эскалацией техногенеза или психогенеза, предвестником которого считается распространение экстрасенсорных и других аномальных явлений. Но хотелось бы надеяться, что эра безоглядного покорения Природы более или менее безболезненно завершена.

Основные проблемы на пути достижения целей устойчивого развития таковы:

1. Рост населения.
2. Продовольствие для населения Земли (проблема производства продуктов питания тесно связана с ростом населения и проблемами, перечисленными ниже; действительно, вторая, третья и четвертая проблемы практически могут считаться разделами проблемы поддержания существования населения Земли).
3. Сохранение почвы.
4. Охрана водных ресурсов Земли.
5. Защита лесов.
6. Защита атмосферы Земли.

7. Управление отходами, образуемыми в процессе человеческой деятельности (отходы являются результатом жизнедеятельности всех живых организмов, но *Homo sapiens* — единственный вид, твердые, жидкие и газообразные отходы деятельности которого подвергают опасности экосистемы и биосферу в целом).
8. Эффективное использование энергии (опасность, которая угрожает человечеству при дальнейшем широкомасштабном использовании ископаемых видов топлива, настолько очевидна, что нельзя больше откладывать «на потом» переход на использование экологически чистых источников энергии).
9. Развитие промышленности и экологизация технологий.
10. Устойчивость экосистем.
11. Сохранение биологического разнообразия.
12. Ответственность отдельных личностей за экологически обоснованный выбор и значение их деятельности, направленной на достижение поставленных целей.

Концепция устойчивого развития интегрирует в себе экологическую, экономическую и социальную сферы и является прежде всего политическим документом, для успешной реализации которого необходимо последовательное проведение демократизации управления и соблюдение следующих принципов.

**1. Принцип иерархической организации.** Основываясь на рассмотрении биосферного пути развития мира (сохранение биоты в объеме, необходимом для реализации устойчивого развития), можно выделить следующие уровни:

- **крупные и средние города** — минимальные эколого-экономические системы, способные самостоятельно решать проблемы устойчивого развития в рамках урбоэкосистем (например, в г.Тольятти разработан и принят в сентябре 1995 г. городской Думой «Концепция экологической безопасности и устойчивого развития г.Тольятти»);
- **область, автономия** — минимальная административная единица, включающая разнообразные по ландшафтам, степени антропогенной трансформации, характеру использования территории (как правило, в пределах одной экологической зоны) и обеспечивающая удовлетворение основных потребностей населения за счет собственных ресурсов (например, Федеральная целевая программа «Социально-экологическая реабилитация территории Самарской области и охрана здоровья ее населения», принятая в ноябре 1996 г.);
- **регион** — объединение нескольких областей на основе добровольного сотрудничества в использовании ресурсов, организованное преимущественно на основе определенного единства природных условий (например, бассейн крупной реки или его часть, природно-климатическая

зона, морское побережье); примером может служить Федеральная целевая программа оздоровления экологической обстановки на реке Волге и ее притоках, восстановления и предотвращения деградации природных комплексов Волжского бассейна «Возрождение Волги», принятая в ноябре 1995 г.;

- **государство, федерация** — совокупность территорий, объединенных единством законодательной, экономической, нормативной баз для реализации принципов устойчивого развития страны (например, Указ Президента «Об утверждении концепции перехода Российской Федерации к устойчивому развитию», апрель 1996 г.);

- **планета Земля** — общие («рамочные») принципы устойчивого развития цивилизации в пределах биосферы (см., например: «Программа действий», принятая ЮНЕСКО в 1993 г. [183]).

Каждый уровень иерархической организации территории решает задачи в пределах своей компетенции в основном за счет собственных сил и средств, оказывая методическую и консультативную помощь нижележащим уровням и представляя интересы последних перед более высокими уровнями иерархии.

2. **Принцип единства целей.** Деятельность всех уровней иерархии объединяется единством целей, которые в общем виде могут быть сформулированы в следующем виде:

- обеспечение мира и безопасности (в том числе социальной и экологической), здоровья и полноценного воспроизводства населения на своей и сопредельной территории;

- рациональное, экологически сбалансированное природопользование для удовлетворения основных материальных, духовных и иных потребностей всех членов сообщества данной территории с учетом потребностей последующих поколений и без ущерба окружающей среде за пределами ее границ; город, область, страна должны компенсировать причиняемый ими ущерб соседним территориям;

- рациональное использование естественных и антропогенно измененных, но еще устойчивых ландшафтов, охрана разнообразия растительного и животного мира, эталонных природных систем, реконструкция нарушенных ландшафтов для поддержания сохранения устойчивого состояния биосферы в целом.

Конечной целью развития территорий любого уровня иерархии является достижение принципов устойчивого развития, сформулированных в Рио-де-Жанейрской Декларации по окружающей среде и развитию; в процессе достижения этих принципов отклонения должны по возможности компенсироваться на следующем уровне иерархии. Работа по достижению этих целей организуется органами самоуправления

для обеспечения нужд органов самоуправления, бюджетных организаций и общественных объединений. В крупных городах, входящих в так называемый «каркас устойчивых городов», в рамках МИУСЭМ должны быть созданы информационно-аналитические центры. Население имеет право получать любую информацию, касающуюся экологической обстановки; органы управления не могут препятствовать получению и распространению информации и участию населения в решении проблем устойчивого развития территории. Любой род деятельности открыт для служб экологического контроля всех уровней.

**6. Принцип финансирования программ устойчивого развития.** Этапность выполнения программ устойчивого развития территорий любого масштаба следует напрямую связать с выделением в защищенных разделах бюджетов территорий (страны, области, города) отдельной строкой расходов на охрану окружающей природной среды в объемах:

- I этап — не менее 3% расходной части бюджета (этот пункт первыми и пока единственными в России выполнен еще в 1994 г. Самарской областью и гг.Самарой и Тольятти);
- II этап — не менее 5% расходной части бюджета;
- III этап — не менее 7% расходной части бюджета.

Всем органам управления необходимо проводить работу, направленную на развитие системы независимых внебюджетных экологических фондов, на внедрение системы обязательного экологического страхования, экологических займов, на создание благоприятных условий для инвестирования в экологизацию технологий и в реконструкцию экологически особо опасных предприятий. Необходима разработка экологически инициированной кредитной и налоговой политики, включая инновационные программы создания экологически чистой техники и технологий, производства экологически чистых продуктов питания. Все налоги территорий, признанных «зонами чрезвычайных экологических ситуаций», остаются в пределах территории и направляются на ее экологическую реабилитацию.

**7. Принцип осуществимости программ устойчивого развития.** На каждом иерархическом уровне для достижения целей устойчивого развития территорий необходима реализация следующих систем обеспечения такой Программы:

- законодательно-правовой и нормативной,
- экономической,
- контрольно-информационной (мониторинговой),
- научной,
- просветительно-образовательной,
- материально-технической и кадровой,
- организационной.

территорий, контроль эффективности обеспечивается не ведомственными или центральными структурами власти, а населением территории.

**3. Принцип последовательной экологизации всех сфер жизнедеятельности.** Ресурсы каждой территории находятся в собственности и распоряжении ее населения и используются для удовлетворения основных материальных, духовных, эстетических потребностей, обеспечения здоровья населения, полноценного его воспроизводства и достижения целей устойчивого развития — это является основой экологизации всех сфер жизнедеятельности территории. Естественные природные ландшафты объявляются национальным достоянием, и в них устанавливается специальный режим природопользования. Использование их для иных целей допускается в исключительных случаях: при отсутствии альтернативных (даже более дорогих) возможностей.

**4. Принцип «управление — для населения».** Управление территориями строится на принципе передачи *местным органам максимально возможных полномочий, а центральной власти — полномочий минимально необходимых* в принятии решений, а также на основе достижения общественного согласия по наиболее существенным вопросам, затрагивающим интересы всего населения или отдельных групп.

Органы управления территориями имеют все полномочия для прекращения деятельности предприятий и производств, независимо от форм собственности, представляющих угрозу здоровью населения, а также для применения «отлагательного вето» на решения вышестоящих органов управления, способных нанести ущерб окружающей среде, до проведения дополнительных и независимых экспертиз. Проекты с неясными или непредсказуемыми экологическими последствиями не принимаются к реализации до получения убедительных доказательств их осуществления без ухудшения среды обитания. В качестве приоритетного критерия оценки деятельности руководителей всех уровней принимается *характер изменения экологической ситуации на той или иной территории.*

**5. Принцип единого контроля и доступности информации.** Существующая сегодня ведомственная разобщенность контролирующих природоохранных организаций приводит к невозможности системного анализа экологической обстановки территории любого масштаба, а также к дублированию (особенно на муниципальном уровне) контроля и управления природоохранной деятельностью. Необходимо создание на территориях комплексных автоматизированных межведомственных информационно-управляющих систем экологического мониторинга (далее — МИУСЭМ), а также систем сопряжения федеральных, региональных, муниципальных и производственных служб контроля за состоянием окружающей среды и безвозмездное представление информации

мере это справедливо и применительно к природным системам (*правило необратимости эволюции Долло*).

Не менее (а возможно, и более) опасным представляется лозунг «*Вперед к природе*», особенно если это сопровождается активным вмешательством в процессы эволюционного развития жизни (пример — клонирование животных и возможность клонирования человека).

Экологический реализм, предполагающий научное понимание характера и силы экологических воздействий хозяйственной деятельности человека на природную среду, требует гармонизации взаимоотношений общества и природы, и поэтому лозунгом переходного периода к квазиустойчивому развитию должен стать тезис «*Вместе с природой*».

Завершим тематический цикл курса «Теоретическая и прикладная экология» словами нашего современника — эколога Н.Ф.Реймерса [198, с. 325]: «*Общество следует законам развития, даже если пытается эти законы игнорировать. Это знал и пропагандировал еще Ф.Бэкон. И чем ярче идея крутого социального переустройства, тем она утопичнее, а попытка ее осуществления кровавей. Научные рецепты в общественном развитии, как и национальные конструкции, должны закреплять достигнутое или явно достижимое, чем рекомендовать нечто новое, но призрачное*» (курсив наш. — Г.Р., Ф.Р.).

### Вопросы к разделу

1. Раскройте основные тенденции изменения численности населения мира в настоящее время и расскажите о возможных последствиях этого изменения.
2. Что такое «экономика природопользования»?
3. Перечислите условия развития экологизации экономики в современной России.
4. В чем смысл концепции устойчивого развития и ее связи с идеями учения о ноосфере В.И.Вернадского?

Причины наших экологических бедствий лежат гораздо глубже, чем это представляется на первый взгляд, и связаны они с игнорированием обществом и его лидерами фундаментальных и объективных законов экологии, принципов и правил природопользования, изложению которых и посвящено настоящее пособие. *Для поддержания квазиустойчивого состояния человечеству необходимо в пределах характерных биологических времен согласовывать свое развитие с фундаментальными экологическими законами.* Из признания этого факта следует еще, по крайней мере, *три руководящих принципа* (подробная аргументация которых вряд ли необходима в силу их аксиоматичности):

**8. Принцип признания развития человеческой цивилизации как составной части биосферных процессов.**

**9. Принцип экологического реализма и научности в природопользовании.**

**10. Приоритет доступности, обязательности и всеобщности экологического образования.**

Не вызывает сомнений тот факт, что сочетание практической деятельности с фундаментальными научными законами, в том числе и экологическими, возможно только в обществе образованных людей. Поэтому именно экологическое образование всех слоев общества и прежде всего подрастающего поколения должно стать главным инструментом формирования мотивационной среды деятельности человека, а также должно обеспечить конструктивный подход к реализации идей устойчивого развития страны.

Эти десять руководящих принципов должны быть дополнены частными принципами, охватывающими все аспекты функционирования системы «Человек — Природа».

К сожалению, в рамках доктрины «фронтальной экономики» не учитывались такие фундаментальные положения, как *закон падения природно-ресурсного потенциала* и *закон снижения энергетической эффективности природопользования*. Игнорирование *закона константности Вернадского*, гласящего, что количество живого вещества биосферы (для данного геологического периода) есть константа, привело к тому, что под действием антропогенного пресса оказалось подорвано биоразнообразие планеты и, как неминуемое следствие, вытекающее из *правила обязательного заполнения экологических ниш и принципа конкурентного исключения Гаузе*, резко возросла численность видов-синантропов, что поставило человечество в драматическую ситуацию. Преодоление ее под наивным лозунгом радикального крыла «зеленого движения» *«Назад к природе»* нереально, так как этот лозунг противоречит закону исторической необратимости: общественно-экономическое развитие невозможно повернуть вспять (кроме как через деградацию цивилизации). В полной



18. Боголюбов А.Г. О принципе конкурентного исключения и механизмах поддержания видового разнообразия сообществ // Биологические науки. 1989. № 11. С. 5—18.
19. Большаков В.Н., Криницин С.В., Кряжимский Ф.В., Мартинес Рика Х.П. Проблемы восприятия современным обществом основных понятий экологической науки // Экология. 1996. № 3. С. 165—170.
20. Борзенков В.Г. Биология и физика. М., 1982. 64 с.
21. Бородин О.В. Итоги орнитологического обследования аэродрома «Ульяновск» // Орнитологические исследования в Среднем Поволжье: Межвуз. сб. Куйбышев, 1990. С. 65—78.
22. Брусиловский П.М. Становление математической биологии. М., 1985. 62 с.
23. Брусиловский П.М. О математическом обеспечении задач прогнозирования временных рядов // Прогнозирование экологических процессов. Новосибирск, 1986. С. 12—17.
24. Брусиловский П.М. Коллективы предикторов в экологическом прогнозировании. Саратов, 1987. 104 с.
25. Брусиловский П.М., Розенберг Г.С. Модельный штурм при исследовании экологических систем // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44. № 2. С. 266—274.
26. Букварева Е.Н., Алешенко Г.М. Схема усложнения биологической иерархии в случайной среде // Успехи современной биологии. 1997. Т. 17. Вып. 1. С. 18—32.
27. Булатов В.И. Российская экология: дифференциация и целостность: Аналитический обзор. Новосибирск, 2001. 116 с. (Экология. Вып. 61).
28. Быков Б.А. Экологический словарь. Алма-Ата, 1988. 212 с.
29. Валова (Копылова) В.Д. Основы экологии. М., 2001. 220 с.
30. Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982. 264 с.
31. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.
32. Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1972. Т. 1. С. 7—83.
33. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л., 1983. 248 с.
34. Василевич В.И. Взаимоотношения ценопопуляций растений в фитоценозах и их количественная оценка // Популяционные проблемы в биогеоценологии: Чтения памяти академика В.Н.Сукачева. М., 1988. Вып. VI. С. 59—82.
35. Василевич В.И. Экологическая ниша, стратегия жизни и конкурентоспособность растений // Теоретические проблемы экологии и

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск, 1988. 333 с.
2. Агесс П. Ключи к экологии. Л., 1982. 96 с.
3. Акофф Р. О природе систем // Изв. АН СССР. Техн. киберн., 1971. № 3. С. 68—75.
4. Александрова В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л., 1969. 275 с.
5. Алехин В.В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Советская ботаника. 1935. № 5. С. 21—34.
6. Алимов А.Ф. Разнообразие в сообществах животных и его сохранение // Успехи биологических наук. 1993. Т. ИЗ. № 6. С. 652—658.
7. Арманд Д.Л. Наука о ландшафте: Основы теории и логико-математические методы. М., 1975. 287 с.
8. Артамонов В.И. Зеленые оракулы. М., 1989. 273 с.
9. Ащепкова Л.Я., Кузеванова Е.Н. О некоторых закономерностях многолетних колебаний биомассы фито- и зоопланктона оз. Байкал // Изменчивость природных явлений во времени. Новосибирск, 1983. С. 163—168.
10. Базилевич Н.И., Родин Л.Е., Розов Н.Н. Сколько весит живое вещество планеты? // Природа. 1971. № 1. С. 46—53.
11. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М., 1985. 181 с.
12. Баландин Р.К. Путь исканий: (полемические заметки) // Природа. 1988. № 2. С. 94—98.
13. Бачинский Г.А. Социоэкология: теоретические и прикладные аспекты. Киев, 1991. 152 с.
14. Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1964. Т. 69. Вып. 2. С. 22—38.
15. Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. География стрекоз (Odonata) Бореального фаунистического царства. Новосибирск, 1981. 232 с.
16. Бернштейн Н.А. Новые линии развития в физиологии и их отношения с кибернетикой // Вопросы философии. 1962. № 3. С. 35—42.
17. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции, сообщества: В 2 т. М., 1989. Т. 1. 667 с; Т. 2. 477 с.

55. Гиляров А.М. Экология в поисках универсальной парадигмы // Природа. 1998. № 3. С. 73—82.
56. Голуб А.А., Струкова Е.Б. Экономические методы управления природопользованием. М., 1993. 136 с.
57. Голубчиков С. Полигон. Энергия. 1992. № 2. С. 19—22; № 3. С. 2—5.
58. Гор Э. Земля на чаше весов. Экология и человеческий дух. М., 1993. 432 с.
59. Горелов А.А. Социальная экология. М., 1998. 262 с.
60. Горчаковский П.Л., Рябинина З.Н. Степи южной части Оренбургской области: (Урало-Илекское междуречье) // Растительные сообщества Урала и их антропогенная деградация. Свердловск, 1984. С. 3—64.
61. Горшков В.Г. Структура биосферных потоков энергии // Ботанический журнал. 1980. Т. 65. № 11. С. 1579—1590.
62. Горшков В.Г. Энергетика биосферы. Л., 1982. 350 с.
63. Горшков В.Г. Устойчивость биогеохимических круговоротов // Экология. 1985. № 2. С. 3—12.
64. Горшков В.Г. Пределы устойчивости окружающей среды // Докл. АН СССР. 1988. Т. 301. № 4. С. 1015—1019.
65. Графф Л., Линстов О. Паразитизм и паразиты / Пер. с нем. П.Ю.Шмидта. СПб., 1910. 175 с.
66. Груздев В.В. Анализ прогнозов численности полевых мышевидных грызунов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Сер. биол. 1980. Т. 85. № 1. С. 25—30.
67. Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. Л., 1990. 640 с.
68. Даждо Р. Основы экологии. М., 1975. 415 с.
69. Данилов-Данильян В.И. Предисловие // Гирусов Э.В., Бобылев С.Н., Новоселов А.Л., Чепурных Н.В. Экология и экономика природопользования. М., 1998. С. 5—6.
70. Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С. Экологический вызов и устойчивое развитие: Учеб. пособие. М., 2000. 416 с.
71. Дарвин Э. Храм Природы / Пер. Н.А.Холодковского. СПб., 1911. 192 с.
72. Дарлингтон Ф.Дж. Зоогеография. Географическое распространение животных. М., 1966. 519 с.
73. Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев, 1990. 408 с.
74. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М., 1988. 184 с.
75. Докучаев В.В. Лекции о почвоведении // Хуторянин (Полтава). 1900. № 25—30. С. 363—445.

- эволюции: Вторые Любищевские чтения. Тольятти, 1995. С. 72—79.
36. Вернадский В.И. Биосфера: В 2 т. Л., 1926. 146 с.
  37. Вернадский В.И. Биогеохимические очерки. М.; Л., 1940. 147 с.
  38. Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., 1965. 191 с.
  39. Вернадский В.И. Размышления натуралиста. М., 1977. Кн. 2. 191 с.
  40. Вернадский В.И. Проблемы биогеохимии // Тр. биолого-геологической лаборатории Геохимического ин-та АН СССР. 1980. Вып. 16. С. 84—123.
  41. Викторов Г.А. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс // Журнал общей биологии. 1965. Т. 26. № 1. С. 43—55.
  42. Вильяме В.Р. Почвоведение. Избранные сочинения в двух томах. М., 1949. Т. 1. 447 с; Т. 2. 539 с.
  43. Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М., 1968. 326 с.
  44. Виноградов М.Е., Михайловский Г.Е., Монин А.С. Вперед к природе // Вестн. РАН. 1994. Т. 64. № 9. С. 810—817.
  45. Вронский В.А. Прикладная экология: Учеб. пособие. Ростов н/Д., 1996. 512 с.
  46. Высоцкий Г.Н. О лесорастительных условиях района Самарского удельного округа. СПб., 1909. Ч. 2. 137 с.
  47. Гелашвили Д.Б. Структурно-функциональный анализ нейротоксинов животных ядов // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Вып. 3. Тольятти, 1999. С. 52—59.
  48. Геодакян В.А. О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов // Проблемы кибернетики. М., 1965. Вып. 13. С. 187—199.
  49. Геодакян В.А. О структуре эволюционирующих систем // Проблемы кибернетики. М., 1972. Вып. 25. С. 81—91.
  50. Георгиевский А.Б. Проблемы преадаптации. Л., 1974. 234 с.
  51. Гиляров А.М. Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи современной биологии. 1978. Т. 85. № 3. С. 431—446.
  52. Гиляров А.М. Методологические проблемы современной экологии. Смена ведущих концепций // Природа. 1981. № 9. С. 96—103.
  53. Гиляров А.М. Предисловие редактора перевода // Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества: В 2 т. М., 1989. Т. 1. С. 5—6.
  54. Гиляров А.М. Популяционная экология: Учеб. пособие. М., 1990. 191 с.

93. Ивахненко А.Г., Кротов Г.И., Чеберкус В.И. Многорядный алгоритм самоорганизации долгосрочных прогнозов (на примере экологической системы оз.Байкал) // Автоматика. 1980. № 4. С. 28—47.
94. Ивлев В.Г. Некоторые вопросы пищевой конкуренции животных // Успехи современной биологии. 1947. Т. 24. Вып. 6. С. 417—432.
95. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955. 252 с.
96. Израэль Ю.А. Об оценке состояния биосферы и обосновании мониторинга: Докл. АН СССР. 1976. Т. 226. № 4. С. 955—957.
97. Израэль Ю.А., Анохин Ю.А., Острогомилский А.Х. и др. Имитационно-балансовая математическая модель режима оз.Байкал как инструмент всестороннего анализа, долгосрочного прогнозирования и определения допустимых нагрузок воздействия народохозяйственной деятельности на качество окружающей среды и состояние экологических систем // Всесторонний анализ окружающей природной среды: Труды 2-го Советско-американского симпозиума. Л., 1976. С. 246—265.
98. Ильинский А.П. Опыт формирования подвижного равновесия в сообществах растений // Изв. Главного ботанического сада. 1921. Т. 20. С. 37—49.
99. Ильинский А.П. Растительность земного шара. М.; Л., 1937. 458 с.
100. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология: Учебник. СПб., 1997. 316 с.
101. Казаков Б.Е. (цит. по: Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология: (элементы теоретических конструкций современной экологии). Самара, 1999. 396 с.
102. Кальвин М. Химическая эволюция. М., 1971. 240 с.
103. Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М., 1974. 254 с.
104. Капица С.П. Модель роста населения Земли // Успехи физических наук. 1995. Т. 26. № 3. С. 111—128.
105. Кафанов А.И. Правило «age and area» Дж.Виллиса и широтная гетерохронность морской биоты // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48. № 1. С. 105—114.
106. Кашапов Р.Ш., Миркин Б.М., Мухаметшина В.С. Степи Тэвшрулеха: (опыт количественного анализа) // Статистические методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа, 1975. С. 38—167.
107. Кашкаров Д.Н. Целесообразные структуры как частный случай общего физического закона и правила Le Chatelier // Бюллетень Среднеазиат. ун-та. 1926. № 14. С. 65—77.
108. Кашкаров Д.Н. Содержание и пути советской экологии // Советская ботаника. 1934. № 3. С. 10—18.

76. Домбровский Ю.А., Ильичев В.Р., Остроух В.Н. Математические аспекты исследования биотического круговорота озера Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. С. 148—149.
77. Домбровский Ю.А., Маркман Г.С. Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах. Ростов н/Д., 1983. 118 с.
78. Дре Ф. Экология. М., 1976. 168 с.
79. Еленкин А.А. Закон подвижного равновесия в сожительствах и сообществах растений // Изв. Главного ботанического сада. 1921. Т. 20. № 1. С. 27—40.
80. Ефимов В.М., Галактионов Ю.К. О возможности прогнозирования циклических изменений численности млекопитающих // Журнал общей биологии. 1983. № 3. С. 343—352.
81. Ефремов И. Час быка. М., 1990. 614 с.
82. Жигальский О.А. Исследование влияния внешних и внутренних факторов на динамику популяции. Имитационное моделирование // Журнал общей биологии. 1984. Т. 65. № 4. С. 450—455.
83. Жирмунский А.В., Кузьмин В.И. Критические уровни роста численности населения мира // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 5. С. 839—842.
84. Жмур СИ., Розанов А.Ю., Горленко В.М. Следы древней жизни в космических телах Солнечной системы // Природа. 1997. № 8. С. 3—10.
85. Жужиков Д.П. Термиты СССР. М., 1979. 224 с.
86. Заде Л. Основы нового подхода к анализу сложных систем и процессов принятия решений // Математика сегодня. М., 1974. С. 5—49.
87. Залыгин С. Партия «зеленых» в багровых тонах // Известия. 1992. 3 июня. С. 5.
88. Зимбалева Л.Н. Экологические группировки фауны зарослей Днепра // Гидробиологический журнал. 1966. Т. 11. № 5. С. 34—41.
89. Зинченко Т.Д. К характеристике малых рек Самарской области // Экологическая ситуация в Самарской области: состояние и прогноз. Тольятти, 1994. С. 82—97.
90. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: Учеб.-методич. пособие. Казань, 1989. 146 с.
91. Злобин Ю.А. Мутуализм и комменсализм у растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 1. С. 57—63.
92. Иванов Н.Н. Атмосферное увлажнение тропических и сопредельных стран земного шара. М.; Л., 1958. Т. 18. 311 с. (Записки географического общества СССР).

128. Куркин К.А. Системный подход в экологических исследованиях // Системные исследования. М., 1977. С. 195—211.
129. Лаврѐнко Е.М., Дылис Н.В. Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР // Ботанический журнал. 1968. Т. 43. № 2. С. 155—167.
130. Лапо А.В. Следы былых биосфер, или Рассказ о том, как устроена биосфера и что осталось от биосфер геологического прошлого. 2-е изд. М., 1987. 208 с.
131. Лиёпа И.Я. Математическая модель прогнозирования запаса древесности // Моделирование в ботанике. 1970. Т. 122. С. 71—80. (Уч. зап. Латв. ун-та).
132. Лосев К.С., Горшков В.Г., Кондратьев К.Я. и др. Проблемы экологии России. М., 1993. 348 с.
133. Лукин А.В., Смирнов Г.М., Платонов О.П. Рыбы Среднего Поволжья. Казань, 1971. 84 с.
134. Лэкс Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., 1957. 420 с.
135. Любищев А.А. Редукционизм и развитие морфологии и систематики // Журнал общей биологии. 1977. Т. 38. № 2. С. 240—245.
136. Любищев А.А. О постулатах качественных и количественных законов: (из письма А.А.Равделю) // Теоретические проблемы эволюции и экологии. Гольяты, 1991. С. 215—220.
137. Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Труды Московского общества испытателей природы. 1966. Т. 27. С. 117—127.
138. Макфедьен Э. Экология животных: (цели и методы). М., 1965. 375 с.
139. Мальцев В.И. Место консортивности в системе экологических отношений // Биологические науки. 1987. № 8. С. 46—50.
140. Маргалеф Р. Облик биосферы. М., 1992. 214 с.
141. Медоуз Д.Х., Медоуз Д.Л., Рандерс Й. За пределами роста. М., 1994. 278 с.
142. Мей Р.М., 1994. (См.: May R.M. How many species are there on earth? // Science. 1988. V. 241. № 4872. P. 1441—1449).
143. Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. № 4. С. 495—508.
144. Мейен С.В. География макроэволюции у высших растений // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48. № 3. С. 291—309.
145. Мейен С.В. Введение в теорию стратиграфии. М., 1989. 216 с.
146. Меншуткин В.В., Кожова О.М., Ащепкова Л.Я., Кротова В.А. Камерная модель динамики экосистемы озера Байкал с учетом

109. Кашкаров Д.Н. Основы экологии животных. М.; Л., 1938. 602 с.
110. Кашкаров Д.Н., Станчинский В.В. Курс биологии позвоночных. М., 1929. С. 457.
111. Кирсанов А.Т. Теория Митчерлиха, ее анализ и практическое применение. М.; Л., 1930. 200 с.
112. Ковда В.А. Минеральный состав растений и почвообразование // Почвоведение. 1956. № 1. с. 6—38.
113. Коломыц Э.Г. Ландшафтные исследования в переходных зонах. М., 1987. 120 с.
114. Коломыц Э.Г. Ландшафтная текстура бореального экотона Волжского бассейна и ее чувствительность к изменениям климата. Тольятти; Н.Новгород, 1994. Ч. I. 60 с; Ч. П. 69 с.
115. Коммонер Б. Замыкающийся круг: Природа, человек, технология. Л., 1971. 300 с.
116. Кононов К.Е., Розенберг Г.С. Количественный анализ мозаичности пойменных лугов // Экология и ценология лугов Центральной Якутии. Якутск, 1978. С. 170—174.
117. Короткое В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки. 1991. № 8. С. 7—20.
118. Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л., 1976. Т. 5. С. 7—320.
119. Костицын В.А. Эволюция атмосферы, биосферы и климата. М., 1984. 96 с.
120. Котляков В.М. Сохранение биосферы основы устойчивого развития общества // Вестн. РАН. 1994. Т. 64. № 3. С. 217—220.
121. Крапивин В.Ф. О теории живучести сложных систем. М, 1978. 248 с.
122. Красношеек Г.П., Розенберг Г.С. Экология «в законе»: (теоретические конструкции современной экологии в цитатах и афоризмах). Тольятти, 2002. 250 с.
123. Крестин С.В., Розенберг Г.С. Об одном механизме «цветения воды» в водохранилищах равнинного типа // Биофизика. 1996. Т. 44. Вып. 3. С. 650—654.
124. Крестин С.В., Розенберг Г.С. Двухмерная модель «цветения воды» в водохранилище равнинного типа // Изв. Самарского научного центра РАН. 2002. Т. 4. № 2. С. 276—279.
125. Криволуцкий Д.А. Понятие «жизненная форма» в экологии животных // Журнал общей биологии. 1967. Т. 28. № 2. С. 153—162.
126. Круть И.В., Забелин И.М. Очерки истории представлений о взаимоотношении природы и общества. М., 1988. 416 с.
127. Кулагин Ю.З. Преадаптации и экологический прогноз // Журнал общей биологии. 1974. Т. 35. № 2. С. 223—227.



66. Наше общее будущее: Доклад Международной комиссии по окружающей среде и развитию (МКОСР) / Пер. с англ. М., 1989. 376 с.
67. Неронов В.М., Букварева Е.Н., Бобров В.В. Зоогеография и современные задачи сохранения биоразнообразия // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. Вып. 6. С. 643—651.
68. Никольский Г.В. Экология рыб. М., 1963. 368 с.
69. Никольский Г.В. О проблеме вида и видообразования. М., 1972. 48 с.
70. Норин Б.Н. О зональных типах растительного покрова в Арктике и Субарктике // Ботанический журнал. 1966. Т. 51. № 11. С. 1547—1563.
71. Норин Б.Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценоотическая система, ценоотические отношения, фитоотенное поле // Ботанический журнал. 1987. Т. 72. № 9. С. 1161—1174.
72. Норин Б.Н. Ценоотчейка, синузия, ценоот, растительное сообщество: Проблемные вопросы теории фитоценологии // Ботанический журнал. 1987. Т. 72. № 10. С. 1297—1309.
73. Норин Б.Н. Эдиотикатор, интегральная (комплексная) фитоотенотическая система, агрегация, фитоотора, растительность и растительный покров дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Ботанический журнал. 1987. Т. 72. № 11. С. 1427—1435.
74. Одум Е. Экология. М., 1968. 168 с.
75. Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.
76. Одум Ю. Экология: В 2 т. М., 1986. Т. 1. 328 с; Т. 2. 376 с.
77. Одум Г., Одум Э. Энергетический базис человека и природы. М., 1978. 252 с.
78. Петров К.М. Общая экология: взаимодействие общества и природы. СПб., 1998. 352 с.
79. Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981. 400 с.
80. Попченко В.И., Попченко И.И., Ломакина Л.В. Суточнне миграции населения фитоотеноза рогоза узколистного в Саратовском водохранилище // Гидробиологический журнал. 1983. Т. 19. № 6. С. 4—19.
81. Пригожий И. От существующего к возникающему. М., 1985. 327 с.
82. Пригожий И., Стенгерс И. Время, хаос, квант: К решению парадокса времени. М., 1994. 265 с.
83. Программа действий. Повестка дня на XXI век и другие документы конференции в Рио-де-Жанейро в популярном изложении. Женева, 1993. 70 с.
84. Работнов Т.А. Что такое экология с точки зрения ботаника // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. 1979. № 1. С. 47—50.
85. Работнов Т.А. Фитоотенология. 2-е изд. М., 1983. 296 с.
86. Работнов Т.А. История фитоотенологии. М., 1995. 158 с.

- трехмерной циркуляции вод // Математическое моделирование водных экосистем. Л., 1981. С. 288—298.
147. Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М., 1974. 174 с.
148. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 136 с.
149. Миркин Б.М. Еще раз об организмизме в фитоценологии // Ботанический журнал. 1989. Т. 74. № 1. С. 3—13.
150. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Градиентный анализ растительности // Успехи современной биологии. 1983. Т. 95. Вып. 2. С. 304—318.
151. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние, тенденции развития науки о растительности и новое понимание природы растительного сообщества // Успехи современной биологии. 1994. Т. 114. Вып. 1. С. 5—21.
152. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. О «нише» экологической флористики в современной науке о растительности // Журнал общей биологии. 1996. Т. 57. № 3. С. 399—410.
153. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности: (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998. 413 с.
154. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Анализ мозаичности травянистых растительных сообществ. Сообщ. 2. Ценотический уровень // Биологические науки. 1977. № 2. С. 121—126.
155. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: Принципы и методы. М., 1978. 212 с.
156. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.
157. Михайловский Г.Е. Описание и оценка состояний планктонных сообществ. М., 1988. 214 с.
158. Моисеев Н.Н. Экология человечества глазами математика. М., 1988. 254 с.
159. Моисеев Н.Н. Человек и ноосфера. М., 1990. 352 с.
160. Морозов Г.Ф. Учение о лесе. СПб., 1912. 317 с.
161. Налимов В.В. Теория эксперимента. М., 1971. 207 с.
162. Наумов Н.П. Программа курса «Экология животных» (для биологических и биолого-почвенных факультетов государственных университетов). М., 1954. 9 с.
163. Наумов Н.П. Теоретические основы и принципы экологии // Современные проблемы экологии. М., 1973. С. 3—20.
164. Наумов Н.П. Предисловие к русскому изданию // Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. С. 8—9.
165. Наумова Л.Г. Основы фитоценологии. Уфа, 1996. 238 с.

204. Розенберг Г.С. Применение модели Лесли для описания возрастной структуры ценопопуляции овсеца Шелля [*Helictotrichon schellianum* (Hask.) Kitag.] // Биологические науки. 1982. № 9. С. 64—71.
205. Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. М., 1984. 240 с.
206. Розенберг Г.С. Теоретический анализ связи между площадью описания и числом встреченных видов // Биологические науки. 1989. № 11. С. 76—83.
207. Розенберг Г.С. К построению системы концепций современной экологии // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52. № 3. С. 422—440.
208. Розенберг Г.С. О периодизации экологии // Экология. 1992. № 4. С. 3—19.
209. Розенберг Г.С. Экологическая экономика и экономическая экология: состояние и перспективы (с примерами по экологии Волжского бассейна) // Экология. 1994. № 5. С. 3—13.
210. Розенберг Г.С. Анализ определений понятия «экология» // Экология. 1999. № 2. С. 89—98.
211. Розенберг Г.С. Эколога-гомологические ряды разных масштабов // Изв. Самарского научного центра РАН. 2000. Т. 2. № 2. С. 185—190.
212. Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б., Краснощекое Г.П. Крутые ступени перехода к устойчивому развитию // Вестн. РАН. 1996. Т. 66. № 5. С. 436—441.
213. Розенберг Г.С., Краснощекое Г.П., Сульдмиров Г.К. Экологические проблемы города Тольятти: (Территориальная комплексная схема охраны окружающей среды). Тольятти, 1995. 222 с.
214. Розенберг Г.С., Краснощекое Г.П. Волжский бассейн: экологическая ситуация и пути рационального природопользования. Тольятти, 1996. 249 с.
215. Розенберг Г.С., Краснощекое Г.П., Крылов Ю.М. и др. Устойчивое развитие: мифы и реальность. Тольятти, 1998. 191 с.
216. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П. Узловые вопросы современной экологии. Тольятти, 1992. 139 с.
217. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология: (элементы теоретических конструкций современной экологии). Самара, 1999. 396 с.
218. Рулье К.Ф. Жизнь животных по отношению ко внешним условиям. Три публичные лекции, читанные ординарным профессором К.Рулье в 1851 г. М., 1852. 121 с.
219. Рулье К.Ф. Избранные биологические произведения. М., 1954. 688 с.
220. Рянский Ф.Н. Социальная и этническая экология: региональный компонент. Тюмень, 2003. 640 с.

187. Работнов Т.А., Уранов А.А. Предисловие // Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967. С. 5—8.
188. Радиация. Дозы, эффект, риск. М, 1988. 79 с.
189. Разумовский СМ. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981.232 с.
190. Рамад Ф. Основы прикладной экологии: Воздействие человека на биосферу. Л., 1981.543 с.
191. Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение: Оттиск из «Вестника опытного дела» за 1924 г. Воронеж, 1925. 37 с.
192. Раменский Л.Г. О геоботанике. Замечания на тезисы В.Н.Сукачева // Советская ботаника. 1934. № 5. С. 42—43.
193. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956.472 с.
194. Рассел Б. Мудрость Запада: Историческое исследование западной философии в связи с общественными и политическими обстоятельствами. М., 1998. 479 с.
195. Раутиан А.С., Жерихин В.В. Модели филоценогенеза и уроки геологических кризисов геологического прошлого // Журнал общей биологии. 1997. Т. 58. № 4. С. 20—47.
196. Рейвен П. Почему это так важно... // Наша планета. 1991. № 11. С. 76—83.
197. Реймерс Н.Ф. Природопользование: Словарь-справочник. М., 1990. 637 с.
198. Реймерс Н.Ф. Экология: (теория, законы, правила, принципы и гипотезы). М., 1994. 367 с.
199. Реклю Э. Земля. Описание жизни земного шара. Т. VI. Жизнь / Пер. Д.А.Коропчевского / Под ред. Н.К.Лебедева. СПб., 1895. 218с.
200. Реклю Э. Земля. Описание жизни земного шара. Т. X. Жизнь на Земле (1872) / Пер. Д.А.Коропчевского / Под ред. Н.К.Лебедева. СПб., 1914. 112 с.
201. Риклефс Р. Основы общей экологии. М., 1979.424 с.
202. Родин Л.Е., Ремизов Н.П., Базилевич Н.И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., 1968. 143 с.
203. Розенберг Г.С. Об одном несложном методе уточнения факториальной дисперсии в однофакторном дисперсионном комплексе // Аспекты оптимизации количественных исследований растительности. Уфа, 1976. С. 92—103.

239. Стебаев И.В., Пивоваров Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. Общая биогеосистемная экология. Новосибирск, 1993. 288 с.
240. Сукачев В.Н. Растительные сообщества: Введение в фитосоциологию. 4-е изд. М.; Л.: 1928. 232 с.
241. Сукачев В.Н. Дискуссия «Основные установки и пути развития советской экологии» // Советская ботаника. 1934. № 3. С. 30.
242. Сукачев В.Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопросы ботаники. М.; Л., 1954. Т. 1. С. 291—309.
243. Сулей М. Введение // Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. М., 1989. С. 10—22.
244. Тимирязев К.А. Сочинения: В 4 т. М., 1939. Т. 3. Исторический метод в биологии. С. 1—600.
245. Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирежев Ю.М., 1972. (См.: Timofeeff-Ressovsky N.W., Svirezhev Y.M. Populationgenetik und Optimierung-sprozesswe // Biol. Zb. 1.1972. V. 92. № 2. P. 3—15).
246. Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 1966. Т. 71. Вып. 1. С. 123—132.
247. Трапезников В.К. Физиологические основы локального применения удобрений. М., 1983. 171 с.
248. Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л., 1976. 252 с.
249. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 328 с.
250. Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.; Л., 1965. С. 251—254.
251. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М., 1974. 229 с.
252. Федоров В.Д. Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности // Веста. Моск. ун-та. Сер. биол. 1977. № 3. С. 8—22.
253. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М., 1980. 464 с.
254. Феоктистов В.Ф. Биоиндикация по населению жужелиц // Экологические проблемы города Тольятти: 3-я Тольяттинская городская экологическая конференция. Тольятти, 1995. С. 95—98.
255. Философский словарь / Под ред. И.Т.Фролова. М., 1987. 590 с.
256. Флейшман Б.С. Стохастические модели сообществ // Океанология. Биология океана. М., 1977. Т. 2. С. 276—288.
257. Флейшман Б.С. Системные методы в экологии // Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. Уфа, 1978. С. 7—28.
258. Флейшман Б.С. Основы системологии. М., 1982. 368 с.

221. Самарский А.А. Что такое вычислительный эксперимент? // Наука и жизнь, 1979. № 3. С. 27—32.
222. Сахаров А.Д. Мир через полвека. 1972 // Мир, прогресс, права человека: Статьи и выступления. Л., 1990. С. 37—49.
223. Свирижев Ю.М. Принцип оптимальности в популяционной генетике // Исследования по теоретической генетике. Новосибирск: СО АН СССР. 1972. С. 86—102.
224. Свирижев Ю.М. Возможные пути обобщения фундаментальной теоремы естественного отбора Р.Фишера // Журнал общей биологии. 1974. Т. 35. № 4. С. 590—599.
225. Свирижев Ю.М. Вито Вольтерра и современная математическая экология // Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М., 1976. С. 246—286.
226. Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М., 1987. 368 с.
227. Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М., 1978. 350 с.
228. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
229. Сеченов И.М. Избранные произведения: В 2 т. М., 1952. Т. I. Физиология и психология. 772 с.
230. Симак С.В. Основы общей экологии: экологические конспекты: Учеб. пособие. Самара, 1995. 154 с.
231. Смелянский И.Э. Механизмы сукцессии // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113. Вып. 1. С. 36—45.
232. Смирнов Н.В. Теория вероятностей и математическая статистика: Избранные труды. М., 1970. 290 с.
233. Соколов В.Е. Предисловие // Вернадский В.И. Философские мысли натуралиста. М., 1988. С. 5—8.
234. Соколов В.Е., Ильичев В.Д. Прикладная экология: (биологические аспекты) // Экология. 1990. № 1. С. 3—7.
235. Соколов В.Е., Шатуновский М.И. Можно ли сохранить биоразнообразие? // Вестн. РАН. 1996. Т. 66. № 5. С. 422—424.
236. Соломещ А.И. Гомологические ряды изменчивости растительных сообществ: значение для синтаксономии // Докл. РАН. 1994. Т. 339. № 5. С. 710—713.
237. Соломещ А.И. Гомологические ряды растительных сообществ: их природа и значение для классификации // Журнал общей биологии. 1995. Т. 56. № 4. С. 425—437.
238. Стадницкий Г.В., Родионов А.И. Экология: Учеб. пособие для химико-технологических вузов. М., 1988. 272 с.

279. Шилов И.А. Физиологическая экология животных: Учеб. пособие для студентов биологических специальностей вузов. М., 1985. 328 с.
280. Шилов И.А. Принципы организации популяций у животных // Популяционные проблемы в биогеоценологии: Чтения памяти академика В.Н.Сукачева. Вып. VI. М., 1988. С. 5—23.
281. Шилов И.А. Экология. М., 1998. 512 с.
282. Широков А.И. Экологические особенности, внутриценоотическая структура и динамика пихтово-ельников липовых в условиях южной тайги Низменного Заволжья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Н.Новгород, 1998. 16 с.
283. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. Создание базы данных и алгоритмы обработки информации // Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия. Тольятти, 1997. С. 40—55.
284. Шубин А. Социально-экологический реформизм // Зеленый мир. 1995. №5 (175). С. 7, 13.
285. Шульман С.С., Евланов И.А. Эволюционно-экологические аспекты происхождения паразитизма // Теоретические проблемы экологии и эволюции: 2-е Любимцевские чтения. Тольятти, 1995. С. 115—124.
286. Эйнштейн А. Физика и реальность. М., 1965. 360 с.
287. Элтон Ч. Экология животных. М.; Л., 1934. 84 с.
288. Эшби У.Р. Конструкция мозга. Происхождение адаптивного поведения / Пер. с англ. Ю.И.Лашкевича. М., 1964. 412 с.
289. Эшби У.Р. Несколько замечаний //Общая теория систем. М., 1966. С. 171—178.
290. Яблоков А.В. Ядовитая приправа. М., 1990. 126 с.
291. Яблоков А.В. Когда суды «позеленеют»... // Поиск. № 42 (180). 1992.16—22 окт.
292. Allee W.C. Cooperation among Animals, with Human Implications. N.Y., 1951.233 p.
293. Baltensweiler W. *Zeiraphera griseana* Hubner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem cycles // Canad. Entomol. 1964. V. 96. P. 792—800.
294. Bodenheimer F.S. Problems of Animal Ecology. London, 1938. 486 p.
295. Boer P.J. (den) Spreading of risk and stabilization of animal numbers // Acta Biotheoretica. 1968. V. 18. P. 165—194.
296. Caffney P.M. Ecological niche // Amer. Naturalist. 1975. V. 109. № 968. P. 490—496.
297. Carson R. Silent Spring. Boston, 1962. 297 p.

259. Флейшман Б.С., Брусиловский П.М., Розенберг Г.С. О методах тематического моделирования сложных систем // Системные исследования: Ежегодник. М., 1982. С. 65—79.
260. Форрестер Д. Мировая динамика. М., 1971. 168 с.
261. Форрестер Д. Динамика развития города. М., 1974. 288 с.
262. Ханин М.А., Дорфман Н.Л. Количественные аспекты роста организмов. М., 1975. 154 с.
263. Хачатуров Т.С. Экономика природопользования. 2-е изд. М., 1987. 255 с.
264. Хильми Г.Ф. Основы физики биосферы. Л., 1966. 300 с.
265. Христофорова Н.К. Основы экологии. Владивосток, 1999. 516 с.
266. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
267. Циолковский К.Э. Общественная организация человечества: (вычисления и таблицы). 1928. М., 1992. 32 с.
268. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
269. Чернов Ю.И. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоологический журнал. 1988. Т. 67. Вып. 10. С. 1445—1457.
270. Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. 1991. Т. 111. Вып. 4. С. 499—507.
271. Шалимов А.И. Набат тревоги нашей: Экологические размышления. Л., 1988. 175 с.
272. Шварц С.С. Эволюционная экология животных: Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969. 200 с. (Тр. ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. Вып. 65).
273. Шварц С.С. Экологические основы охраны биосферы // Вестн. АН СССР. 1973. №9. С. 35-45.
274. Шварц С.С. Экологические основы охраны биосферы // Методологические аспекты исследования биосферы. М., 1975. С. 100—112.
275. Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Сер. «Зоология позвоночных». М., 1986. Т. 14. С. 5—70.
276. Шигин А.А. 1996. (См.: Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология: (элементы теоретических конструкций современной экологии). Самара, 1999. 396 с.
277. Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977. 262 с.
278. Шилов И.А. Биосфера, уровни организации жизни и проблемы экологии // Экология. 1981. № 1. С. 5—11.



- Bd. 1: Allgemeine Anatomie der Organismen. 574 s.; Bd. 2: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. 462 s.
319. Haeckel E. Ueber Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie. (Rede gehalten beim Eintritt in die philosophische Fakultät zu Jena am 12. Januar 1869) // *Jenaische Z. Medizin u. Naturwiss.* 1870. Bd. 1. S. 353—370.
  320. Hairston N.G., Smith F.K., Slobodkin L.B. Community structure, population control and competition // *Amer. Naturalist.* 1960. V. 94. P. 421—425.
  321. Hansen H.M. Studied on the vegetation of Iceland // *The Botany of Iceland.* Copenhagen: 1930. P. 121—175.
  322. Hanski I. Dynamics of regional distribution the core and satellite species hypothesis // *Oikos.* 1982. V. 386. P. 210—221.
  323. Hardin G. The tragedy of the commons // *Science.* 1968. V. 162. P. 1243—1248.
  324. Harper J.L. *Population Biology of Plants.* London et al.: Acad. Press, 1977. 892 p.
  325. Hoffman A., Kitchell J.A. Evolution in a pelagic planktic system: a paleobiologic test of models of multispecies evolution // *Paleobiology.* 1984. V. 10. P. 9—33.
  326. Hutchinson G.E. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 1957. V. 22. P. 415—427.
  327. Jackson J.B.C. Bivalves; spatial and size-frequency distributions of two intertidal species // *Science.* 1968. V. 161. P. 479-480.
  328. Kimura M. On the change of population fitness by natural selection // *Heredity.* 1958. V. 12. P. 145—167.
  329. Kostitzin V.A. *Evolution de l'Atmosphère. Circulation Organique Epoques Glaciaires.* Paris, 1935. 40 p.
  330. Kothari D.S. Some Thoughts on Truth. New Delhi: Anniversary Adress, Indian National Science Academy, Bahadur Shah Zatar Marg, 1975. 225 p.
  331. Krebs C.J., Gaines M.S., Keller B.L. et al. Population cycles in small rodents // *Science.* 1973. V. 179. P. 35—41.
  332. Lack D.L. *The natural regulation of animal numbers.* VIII. Oxford, 1954. 343 p.
  333. Lack D.L. *Population Studies of Birds.* Oxford, 1966. 341 p.
  334. Laslo E.J. *Biernnan Goals in Global Community.* V. 1. *Studies in the Conceptual Foundations.* Cambridge, 1977. 313 p.
  335. Leigh E.G. The ecological role of Volterra's equations // *Some Math. Problems of Biol. Proc. Sympos. Math. Soc. Washington: Providence,* 1968. P. 1—61.
  336. Levins R.C. *Evolution in Changing Environments. Some Theoretical Explorations.* Princeton; N.Y., 1968. 132 p.

298. Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // *Can. J. Zool.* 1960. V. 38. P. 99—113.
299. Clapham W.B. *Natural Ecosystems*. N.Y., 1973. 248 p.
300. Clarke G.L. *Elements of Ecology*. N.Y.; L., 1954. 534 p.
301. Commoner B. *The Closing Circle: Nature, Man and Technology*. N.Y., 1971. 320 p.
302. Connell J.H., Slayter R.O. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization // *Amer. Naturalist*. 1977. V. 111. P. 1119—1144.
303. Curtis J. *The Vegetation of Wisconsin: An Ordination of Plant Communities*. Madison, 1959. 657 p.
304. Dansereau P. Climax vegetation and the regional shift of controls // *Ecology*. 1954. V. 35. P. 575—579.
305. Darlington P.J., Jr. *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*. N.Y., 1957. 563 p.
306. Diamond J.M. *Assembly of species communities // Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, 1975. P. 342—444.
307. Ehrlich P.R. *The Population Bomb*. N.Y., 1968. 201 p.
308. Elton C *Animal Ecology*. N.Y., 1927. 288 p.
309. Falinski J.B. Nomogramy i tablice współczynników podobieństwa miedwedlung wzoru Jaccarda i Steinhausa // *Acta Soc. Bot. Poloniae*. 1958. T. 27. № 1. P. 31—46.
310. Forrester J. *Principles of Systems: (Preliminary Edition ten chapters)*. Cambridge, 1968. 178 p.
311. Foucault B. Extension a la phytosociologie d'un concept botanique: la variation parallele // *Candollea*. 1994. V. 49. P. 121—127.
312. Frey T.E. A. On the significance of Czekanowski's index of similarity // *Zastosow. mat.* 1966. V. 9. № 1. P. 1—7.
313. Gilpin M.E. Do hares eat lynx? // *Amer. Naturalist*. 1973. V. 107. № 957. P. 727—730.
314. Gomatam J. A new model for interacting populations two species systems // *Bull. Math. Biol.* 1974. V. 36. P. 347—353.
315. Goodall D.W. *Numerical classification // Handbook of Vegetation Science. Part 5*. The Hague: Dr. W.B.Junk, 1973. P. 105—156.
316. Gore A. *Earth in the Balance: Ecology and the Human Spirit*. N.Y.; Boston, 1993. 408 p.
317. Grinnell J. Field test of theories concerning distributional control // *Amer. Naturalist*. 1917. V. 51. № 918. P. 115—128.
318. Haeckel E. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzuge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begrundet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Berlin, 1866.

356. Rubel E. The replaceability of ecological factors and the law of minimum // Ecology. 1935. V. 16. P. 336—341.
357. Shelford V.E. Laboratory and Field Ecology: The Response of Animals as Indicators of Correct Working Methods. Baltimore: Williams & Wilkins, 1929.608 p.
358. Simberloff D. The sick science of ecology: symptoms, diagnosis and prescription // Eidema, 1981. V. I. P. 49—54.
359. Smith F.E. Population dynamics in *Daphnia magna* and a new model for population growth // Ecology. 1963. V. 44. P. 651—653.
360. Sokal R.R. Numerical taxonomy // Scient. Amer. 1966. V. 215. № 6. P. 106—116.
361. Tansley A.G. The classification of vegetation and the concept of development//J. Ecol. 1920. V. 8. P. 118—144.
362. The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923—1940. A Collection of Works by Volterra, Kostitzin, Lotka and Kolmogoroff / Eds. F.M.Scudo, J.R.Ziegler. Berlin; N.Y., 1978.490 p.
363. Tilman D. Resource Competition and Community Structure. New Gersey, 1982.296 p.
364. Tilman D. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. New Gersey: Princeton Univ. Press, 1988.360 p.
365. Timofeeff-Ressovsky N.W., Svirezhev Y.M. Populationgenetik und Optimierungsprozesswe // Biol. Zb. 1.1972. V. 92. № 2. P. 3—15.
366. Usher M.B. A matrix model for forest management // Biometrics. 1969. V. 25. № 3. P. 309—315.
367. Usher M.B. Development in the Leslie matrix model // Mathematical Models in Ecology. Oxford etc.: Blackwell Sci. Publ., 1972. P. 29—60.
368. Vitousek P.M. Beyond global warming: ecology and global change // Ecology. 1994. V. 75. № 7. P. 1861—1876.
369. Wallace A.R. Geographical Distribution of Animals // Athenaeum. 1876. № 2549. P. 311.
370. Walter H. Vegetationszonen und Klima. Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphere). (UTB 14). 3. Stuttgart: Aufl., 1977. 309 p.
371. Watt A.S. Development and structure of Beach Communities // J. Ecol. 1925. V. 13. P. 15—27.
372. Watt A.S. Pattern and process in the plant community // J. Ecol. 1947. V. 35. P. 1—22.
373. Wei K.-Y., Kennett J.P. Non-constant extinction rates of Neogene planktonic foraminifera //Nature. 1983. V. 305. P. 218—230.
374. Whitehead A.N. Science and the Modern World. N.Y., 1967.224 p.
375. Whittaker R.H. Vegetation of the Great Smoky Mountains // Ecol. Monogr. 1956. V. 26. P. 1—80.

337. Lewin R. Why do inbred mice evolve so quickly? // Science. 1985. V. 228. P. 1187.
338. MacArthur R.H. The theory of the niche // Population Biology and Evolution. Syracuse; N.Y., 1968. P. 159—176.
339. MacArthur R.H., Levins R.C. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // Amer. Naturalist. 1967. V. 101. P. 377—385.
340. Malyshev L.I. Levels of the upper forest boundary in northern Asia // Vegetatio. 1993. V. 109. P. 175—186.
341. Margalef R. Perspectives in Ecological Theory. Chicago, 1969. 111 p.
342. May R.M. How many species are there on earth? // Science. 1988. V. 241. №4872. P. 1441—1449.
343. McIntosh R. The Background of Ecology. Concept and Theory. Cambridge, 1985. 383 p.
344. Nicholson A.J. The balance of animal populations // J. Animal Ecol. 1933. V. 2. P. 132—178.
345. Nicholson A.J. An outline of the dynamics of animal populations // Austr. J. Zool. 1954. V. 2. P. 9—65.
346. Noy-Meir I. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs // J. Ecol. 1975. V. 63. № 2. P. 459—481.
347. Our Common Future (World Commission on Environment and Development). Oxford; N.Y., 1987. 400 p.
348. Park T. Experimental studies of interspecific competition. I. Competition between populations of the flour beetles *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst // Ecol. Monographs. 1948. V. 18. P. 267—307.
349. Peterson C.H. Stability of species and of community for the benthos of two lagoons // Ecology. 1975. V. 56. P. 958—965.
350. Pike F.H. Adaptation considered as a special case under the Theorem of le Chatelier // Ecology. 1923. № 2. P. 123—127.
351. Pimentel D., Stone F.A. Evolution and population ecology of parasite-host systems // Canad. Entomol. 1968. V. 100. P. 655—662.
352. Raunkiaer C Types biologiques pour la géographie botanique // Kgl. Danske vid. selskab. forhandl. 1905. V. 5. P. 15—27.
353. Reddingius J. Gambling for existence: A discussion of some theoretical problems in animal population ecology // Acta Theoretica Climum. 1971. Biotheoretica 20 (Leiden). P. 208.
354. Remane A. Vermes, Würmer // Fauna von Deutschland, 6th edition / P. Brohmer (ed.). 1949. P. 31—59.
355. Root R.B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher // Ecol. Monogr. 1967. V. 37. P. 317—350.

376. Whittaker R.H. Classification of natural communities // Bot. Rev. 1962. V. 28. P. 1—239.
377. Whittaker R.H. Evolution of diversity in plant communities // Brookhavens Sympos. Biol. 1969. V. 22. P. 178—196.
378. Wiegert R., Owens D. Trophic structure, available resources and population density in terrestrial vs. aquatic ecosystems // J. Theoret. Biol. 1971. V. 30. P. 69—81.

*Учебное издание*

Розенберг Геннадий Самуилович  
Рянский Феликс Николаевич

# **ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ И ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ**

Учебное пособие

2-е издание

Редакторы: *Ш.А.Амади, Н.В. Титова*  
Компьютерная верстка *Е.В.Васенгиной*  
Художники обложки: *М.В.Кузнецов, М.В.Исаева*

Изд. лиц. ЛР № 020742. Подписано в печать 12.05.2005  
Формат 60x84 1/16. Бумага для множительных аппаратов  
Гарнитура Таймс. Усл. печ. листов 18,5  
Тираж 200 экз. Заказ 132

*Издательство Нижневартовского педагогического института  
628615, Тюменская область, г.Нижневартовск, ул.Дзержинского, 13*

*Отпечатано в Издательстве  
Нижневартовского педагогического института  
Тел./факс: (3466) 43-75-73, E-mail: [ngpipuc@nwartovsk.wsnet.ru](mailto:ngpipuc@nwartovsk.wsnet.ru)*