

*Г.С.Розенберг
Д.П.Мозговой
Д.Б.Гелашвили*

ЭКОЛОГИЯ

ЭЛЕМЕНТЫ
ТЕОРЕТИЧЕСКИХ КОНСТРУКЦИЙ
СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ



*Российская академия наук
Самарский научный центр
Институт экологии Волжского бассейна*

*Министерство общего и профессионального образования
Российской Федерации
Самарский государственный университет
Нижегородский государственный университет
им. Н.И.Лобачевского
Нижевартовский государственный педагогический институт*

Г.С.Розенберг, Д.П.Мозговой, Д.Б.Гелашвили

ЭКОЛОГИЯ

ЭЛЕМЕНТЫ

ТЕОРЕТИЧЕСКИХ КОНСТРУКЦИЙ

СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ

Издание 2-ое, стереотипное

*Рекомендовано Учебно-методическим объединением
университетов России для использования при подготовке
студентов по всем биологическим специальностям и другим
специальностям и направлениям, в учебные планы которых
включена дисциплина "экология и рациональное
природопользование"*

**Самара
2000**

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). - Самара: Самарский научный центр РАН, 2000. - 396 с.

ISBN 5-93424-007-2

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

Учебное пособие, написанное в соответствии с программой, предназначено для студентов III-V курсов, изучающих и специализирующихся по экологии.

Табл. 42, ил. 65. Библиогр. 37 назв.

In the manual urgent questions modern ecology are considered: the system approach to study ecosystems and the basic concepts modern ecology, are discussed problems of sustainable development ecosystems of different scale.

The manual, written according to the program, is intended for the students III-V of rates, studying and specializing on ecology.

Рекомендована к печати кафедрой зоологии, генетики и общей экологии Самарского государственного университета и кафедрой экологии Нижегородского государственного университета им.Н.И.Лобачевского.

Рецензенты: Профессор Башкирского государственного университета, доктор биологических наук, профессор, Заслуженный деятель науки Российской Федерации и Республики Башкортостан, член-корреспондент Российской академии естественных наук, член-корреспондент Академии наук Республики Башкортостан, Соросовский профессор **Б.М.МИРКИН**

Зам.директора ИЭВБ РАН, доктор биологических наук, профессор, действительный член Российской экологической академии и Международной академии наук экологии и безопасности жизнедеятельности **В.И.ПОПЧЕНКО**

**Издание осуществлено при спонсорской поддержке
Экологического фонда г. Нижневартовска**

445003, Россия, Самарская обл., г.Тольятти, ул.Комзина, 10
Институт экологии Волжского бассейна РАН
тел., факс: (8482) 489-504, e.mail: ecolog @ attack.ru

© Г.С.Розенберг, Д.П.Мозговой,
Д.Б.Гелашвили, 2000 г.

ISBN 5-93424-007-2

© СамНЦ РАН, 2000 г.

ISBN 5-93424-007-2

© НГПИ, 2000 г.

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?

Эймьян Макфедьен. Экология животных. М.: Мир, 1965, с. 15.

ВВЕДЕНИЕ

Семь лет тому назад авторы опубликовали учебное пособие **"Узловые вопросы современной экологии"** (Розенберг, Мозговой, 1992), которое к нашему удовлетворению достаточно быстро разошлось, в основном среди студентов и стало библиографической редкостью. И тогда эта работа начиналась с эпиграфа Э.Макфедьена (1965, с. 15): "Приходится признать, что эколог - это некто 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". Заметим, что монография Э.Макфедьена вышла в свет более 30 лет тому назад; естественно, что за этот отрезок времени в экологической науке произошли заметные изменения и сегодня нельзя говорить об экологии, как "наборе фактов без всякой теории". Однако последний вопрос эпиграфа продолжает быть актуальным - ведь в понятие «экология» вкладывается значительно более широкое содержание, ее границы раздвинуты далеко за рамки даже синтетической биологической дисциплины (говорят о "социальной экологии", "инженерной экологии", "политической экологии", "экологии культуры" и пр.). Думается, что это происходит по ряду причин.

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 просто 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, и ее понятийный, методический и теоретический аппараты еще не устоялись (так, продолжаются дискуссии даже об основном объекте изучения экологии).

Легкость, с которой сам термин «экология» и различные экологические понятия, теряя биологический смысл, вторгаются в разные отрасли знания, по-видимому, отражает назревшую необходимость их "вторичной экологизации". Такой широкий (экологический) подход был традиционен для российских естествоиспытателей - сошлемся на произведения С.П.Крашенинникова,

И.И.Лепехина, П.С.Палласа, К.М. фон Бэра и др. Но прежде продемонстрируем "эволюцию" понятия «экология» на протяжении 130 лет его существования (Розенберг, 1999).

“...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” [Е.Наескел, 1866, s. 286].

“...Придавая главное значение явлениям приспособления, прилаживания 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* (выделено автором. - *Ремарка наша*)” [К.А.Тимирязев, 1889; цит. по: 1939, с. 217].

Экология - “...часть зоологии, обнимающая собой сведения касательно жилищ животных, то есть нор, гнезд, логовищ и т.п.” [В.М.Шимкевич, 1904, с. 256].

“...Экология (понимаемая, прежде всего, как экология растений. - *Ремарка наша*), по существу, - экспериментальная наука в противоположность гербарной таксономике с ее «средневековыми методами»; таксономист должен использовать статистические и экспериментальные методы, т.е. быть экологом... Для того чтобы экология стала наукой, она должна быть более экспериментальной, хорошо системной и дедуктивной” [F.Clements, 1905; цит. по: Работнов, 1995, с. 37-38].

“...Содержание, которое вкладывается в это название (*экология*. - *Ремарка наша*), не совсем определено, зависит от общих взглядов и претерпевает с течением времени изменения...” [К.Фридерикс, 1930; цит. по пер., 1932, с. 14].

“...Экология - наука о закономерностях в отношении организма как целого, как вида, к среде обитания, в комплексе” [Д.Н.Кашкаров, 1934, с. 15].

“...Экология изучает особенности формы, строения, химизма и всей жизни растений в тесной связи и взаимодействии с определенными характерными сочетаниями окружающих внешних условий. Следовательно, экология имеет дело с характерными типами внешней среды... Советская экология растений - экология растений на основе марксистско-ленинской методологии - заставляет нас очень многое старое в корне переоценить, ведет к глубоким перестройкам прежних установок и путей в этой науке и вместе с тем открывает нам очень широкие перспективы для разработки больших научных и производственных проблем нашего социалистического строительства” [Б.А.Келлер, 1934, с. 8, 10].

“...Экология изучает как в природе образуется комплекс растений и животных, дающих при данных климатических и почвенных условиях максимум органического вещества, иначе максимальный урожай” [В.Л.Комаров, 1934, с. 23].

“...Экология растений, исследуя отношение растений к среде, изучает в конечном счете приспособительные черты организации растений” [В.Н.Сукачев, 1934, с. 30].

“...Экологию растений можно определить как науку о жизнедеятельности растений на месте их естественного обитания” [В.Н.Любименко, 1934, с. 31].

“...Это определение (определение «экологии» Э.Геккеля. - *Ремарка наша*) и поныне наилучшим образом вскрывает содержание экологии и является общепринятым, если не считать определений экологии, даваемых отдельными авторами, как «науки о местообитаниях», «науки об адаптациях» (приспособлениях), «науки об отношениях организма к физическим факторам среды», - определений, охватываю-

ших лишь часть того, что является содержанием экологии в общемировом понимании. Экология рассматривает адаптивные и неадаптивные отношения организма к окружающему его природному комплексу, к физическим и биологическим факторам последнего” [Д.Н.Кашкаров, 1934, с. 3].

“...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” [Д.Н.Кашкаров, 1938, с. 10].

“...Экология может быть в общем определена как наука о взаимоотношениях между живыми организмами и их средой, включая как физическую и биотическую природу, так и важнейшие внутривидовые и межвидовые отношения... Среда какого-либо организма состоит в конечном счете из всего, что лежит вне отдельного организма. Те части общей среды, которые оказывают прямое влияние на организм, относятся к образующим *эффективную среду* (выделено автором. - *Ремарка наша*). Отношения какого-либо организма или сообщества организмов со средой являются... 1). частными: специфическими для каждого организма; 2). постоянными: организм живет в своей среде всю жизнь; 3). взаимными: среда воздействует на организм и наоборот; 4). нерасторжимыми: отрыв организма от среды невозможен” [W.Allee et al., 1949, p. 1].

“...Экология - наука, одна из биологических дисциплин, изучающая взаимоотношения организмов и окружающей среды” [Словарь иностранных слов, 1949, с. 746].

“...Экология - биологическая дисциплина, изучающая взаимоотношения организмов и среды, обуславливающие образ жизни: размножение, питание, выживаемость, численность и распределение животных” [Н.П.Наумов, 1954, 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” [G.Clarke, 1954, 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)” [Л.Г.Раменский, 1956, с. 320].

“...Экология изучает организмы в природном или культурном биоценозе и среду их жизни, на основе чего познает динамику численности и законы управления ее через изменение условий существования... Экология дает опору всем отраслям биологии, но при этом не растворяется в них и не исчезает... За ней остается своя специфическая область исследования - изучение образа жизни организмов, динамики численности видового населения и природы биоценозов” [Б.Г.Иоганзен, 1959, с. 27, 34].

“...Экология изучает те стороны отношений организмов со средой, от которых зависит успешность их развития, выживания и размножения... Экология изучает не только непосредственные взаимоотношения со средой но и исторически сложившиеся на их основе:

- а). специфические для каждого вида приспособления особей, обеспечивающие разносторонние связи со средой, их развитие и созревание;
- б). внутривидовые отношения и специфическую для вида структуру его населения...;

в). различные в разных участках земной поверхности сообщества популяций разных видов, которые связаны многими взаимными приспособлениями, обеспечивающими биогенный круговорот веществ” [Н.П.Наумов, 1963, с.7].

“...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. Естественно, что эта задача может быть решена только в комплексе с геофизикой, геохимией, социологией и пр.” [В.Н.Беклемишев, 1964, с. 26].

“...Экология посвящена изучению взаимоотношений живых организмов, растительных или животных, со средой; оно имеет целью выявить принципы, управляющие этими отношениями” [Э.Макфедьен, 1963; цит. по пер., 1965, 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. - *Ремарка наша*)” [Е.Одум, 1963; цит. по пер., 1968, 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 ничто иное, как биология таких систем” [R.Margalef, 1969; цит. по: Наумов, 1973, 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. - *Ремарка наша*)” [Ю.Одум, 1971; цит. по пер., 1975, с. 10].

“...Существует довольно много определений экологии, однако подавляющее большинство современных экологов считает, что *экология - это наука, изучающая условия существования живых организмов и взаимосвязи между организмами и средой, в которой они обитают* (курсив автора - *Ремарка наша*)” [Р.Дажо, 1972; цит. по пер., 1975, с. 9].

“...Экология - это наука о реально происходящем в природе” [Ф.Дре, 1974; цит. по пер., 1976, 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»” [П.Агесс, 1975; цит по пер., 1982, с. 4].

“...Экология - наука о биологических системах надорганизменного уровня...” [Н.П.Наумов, 1975, 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, социэты (группы особей одного вида), сообщества (системы популяций обычно многих видов) и экосистемы” [Р.Уиттекер, 1975; цит. по пер., 1980, 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” [С.С.Шварц, 1975, 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...” [Р.Риклефс, 1976; цит. по пер., 1979, с. 9].

“...Экологию можно определить как систему научных дисциплин, изучающих жизнь на надорганизменном уровне организации... Экология имеет дело в основном с той стороной взаимодействия организмов со средой, которая обуславливает развитие, размножение и выживание особей, структуру и динамику популяций (видового населения) и сообществ и их роль в протекающих в биоценозах процессах... Именно экология призвана создать научную основу рациональной эксплуатации биологических ресурсов, прогнозирования изменений природы под влиянием деятельности человека и управления процессами, протекающими в биосфере, и сохранения среды обитания человека” [М.С.Гиляров и др., 1977, с. 3-5].

“...Современная экология изучает жизнь, интегрированную в биологические макросистемы более высокого ранга, чем организм... Экология - это наука, исследующая закономерности жизнедеятельности организмов (в любых ее проявлениях, на всех уровнях интеграции) в их естественной среде обитания с учетом изменений, вносимых в среду деятельностью человека” [В.А.Радкевич, 1977, с. 9, 11].

“...Объект исследования экологии - биосфера” [Г.Вальтер, 1979; цит. по пер., 1982, с. 150].

“...Экология - это отрасль биологии, исследующая исторически сложившиеся взаимодействия организмов с окружающей их физико-химической, биотической и антропогенной средой на уровнях видов, видовых популяций, биогеоценозов и биосферы для раскрытия закономерностей указанных процессов и решения актуальных задач народного хозяйства, здравоохранения, охраны природы” [Г.А.Новиков, 1979, с. 14].

“...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” [В.Д.Федоров, Т.Г.Гильманов, 1980, 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 соци-

ально-экономических процессов, - задача особой комплексной науки, формирующейся в наши дни” [И.А.Шилов, 1981, с. 5].

“...Экология (от греч. oikos - дом, место и logos - учение, слово) - наука об отношениях организмов или групп организмов к окружающей среде... Объектом экологии являются надорганизменные системы: виды, представленные популяциями, сообщества, биоценозы, биогеоценозы, экосистемы, биосфера... Экология по своему объему шире биогеоценологии в связи с существованием экосистем, которые не являются биогеоценозами (например, кабина пилотируемого космического корабля)” [Б.М.Миркин, Г.С.Розенберг, 1983, с. 126].

“...В обобщенном виде *экология* и может быть определена как наука об экологическом взаимодействии - общая теория этого взаимодействия и общая теория экологического подхода (выделено автором. - *Ремарка наша*” [Ю.П.Трусов, 1983, с. 85].

“...Экология - изучение взаимодействий, обусловленных распределением и обилием организмов” [Ch.Krebs, 1985, p. 8].

“...Под экологией понимается наука (или комплекс наук) о взаимодействии общества и природы...” [Философский словарь, 1987, с. 556].

“...Задачи экологии - поставлять знания, необходимые для объяснения наблюдаемого видового разнообразия экосистем и, в практическом отношении, для выработки стратегий регулирования состава сообщества в конкретных природных и искусственных экосистемах” [Н.С.Абросов, А.Г.Боголюбов, 1988, 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* (выделено нами), 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” [И.В.Круть, И.М.Забелин, 1988, с. 8].

“...Первоначально этот термин (*экология*. - *Ремарка наша*) 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” [Н.Н.Моисеев, 1988, 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” [Г.В.Стадницкий, А.И.Родионов, 1988, с. 3].

“...Экология - это наука о взаимоотношениях живых существ между собой и с окружающей их неорганической природой, о связях в надорганизменных системах, о структуре и функционировании этих систем... Современная экология является теоретической основой рационального природопользования” [Н.М.Чернова, А.М.Былова, 1988, с. 3].

“...Экология - старая наука биологического цикла - ныне переживает небывалый расцвет и приобретает все большую значимость, ибо становится одной из главных на-

ук 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" [А.И.Шалимов, 1988, 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" [А.М.Гиляров, 1989, с. 5].

"...Экология, комплексная наука, изучающая среду обитания живых существ (включая человека) и их взаимоотношения с нею. В биологических науках исторически сложилось два направления экологии - классическое (со времен Геккеля), изучающее взаимоотношения со средой отдельных особей и групп организмов одного и того же вида (популяций), и сформировавшееся в 20 в. биогеоценологическое, изучающее процессы, происходящие в биогеоценозах (экосистемах) и в биосфере в целом (в СССР второе направление часто выделяют в самостоятельную науку - биогеоценологию)" [Сельскохозяйственный энциклопедический словарь, 1989, с. 604].

"...Экология - 1) раздел биологии, изучающий взаимоотношения животных, растений, микроорганизмов между собой и с окружающей средой; экология организмов одного и того же вида называется аут(о)экологией, экология сообществ - синэкологией; 2) социальная экология - раздел социологии, в котором рассматриваются проблемы взаимоотношений человека и среды" [Словарь иностранных слов, 1990, с. 583].

"...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 экосфере планеты, его связей с экологическими системами и меры воздействия на них" [Н.Ф.Реймерс, 1990, с. 592-593].

"...Существенное значение в этих взаимоотношениях (человека с окружающей средой. - *Ремарка наша*) играют 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 направле-

ний и задач, входящих в компетенцию экологии” [В.Е.Соколов, В.Д.Ильичев, 1990, с. 3].

“...Экологию не следует отождествлять с экологическим подходом. Как следует из сказанного, экология - это конкретная биологическая дисциплина с собственными предметом и объектом исследования, методами и задачами. Экологический же подход вытекает из общей теории систем. Он является частной разновидностью системного подхода, когда рассматриваются системы, построенные по схеме «субъект - окружение»” [Г.А.Бачинский, 1991, с. 49].

“...Экология - наука об экосистемах. Экология в широком смысле - междисциплинарная отрасль знаний, «сверхнаука», ориентированная на комплексный анализ” [А.М.Гродзинский и др., 1987, с. 130].

“...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” [С.Залыгин, 1992, с. 5].

“...Но вправду ли экология все же наука, если у нее может быть столько разных лиц, подходов, а главное - объектов?.. И вот здесь важно, что слово oikos у древних греков обозначало не только дом, но и родину. Вот о каком великом и вечном доме, по-видимому, идет речь. Как мы понимаем - доме всего сущего. Вспомним здесь и о ойкумене как об общечеловеческой родине, населенной Земле в понимании эллинов” [И.В.Стебаев и др., 1993, с. 4].

“...Экология представляет собой изучение баланса” [A.Gore, 1993, p. 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” [Б.М.Миркин, Л.Г.Наумова, 1994, с. 13, 14].

“...Соответствующему термину (экология. - *Ремарка наша*) совсем неуютно в прокрустовом ложе расширяющегося представления об этой науке. Языковой 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” [Н.Ф.Реймерс, 1994, с. 8]. Далее автор выделяет 62 (!) “экологии”, претендующие на статус самостоятельных научных направлений.

“...Попробуем все же дать определение экологии. Их много и большинство из них не исключают, а взаимодополняют 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 (“консорционное” определение. - *Ремарка наша*);
4. Словарь Уэбстера для студентов дает такое определение: предмет экологии - это совокупность или структура связей между организмами и их средой обитания;
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” [С.В.Симак, 1995, 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” [А.Шубин, 1995, 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” [В.Н.Большаков и др., 1996, 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)” [В.А.Вронский, 1996,

с. 135].

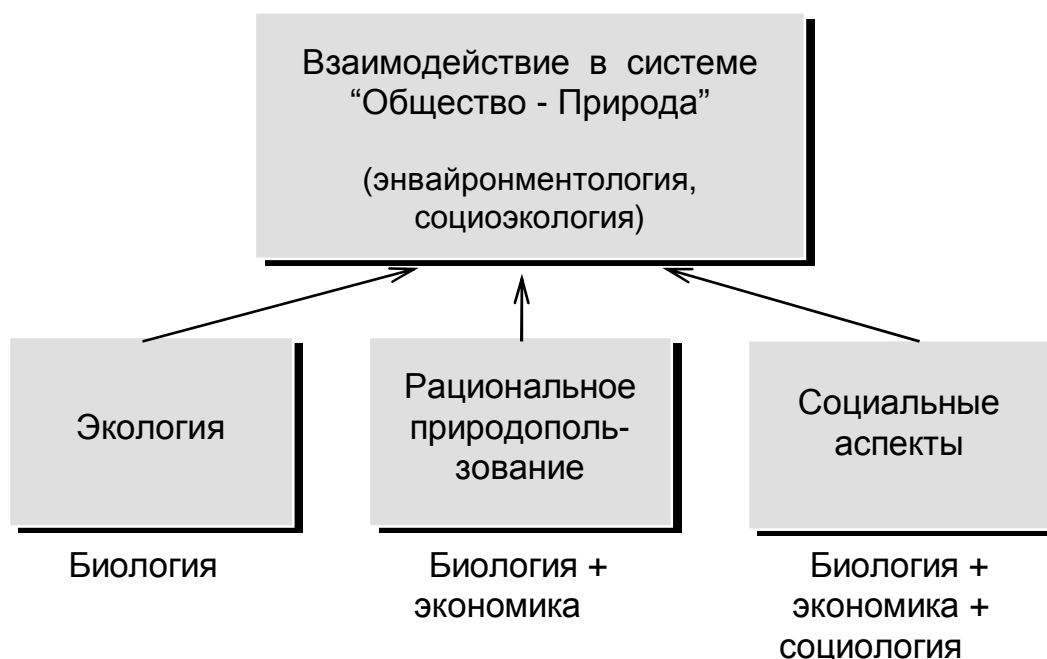
“...Слово «экология» в последнее время стало очень модным. И сфера его применения существенно расширилась с того момента, когда Э.Геккель более ста лет тому назад предложил его для обозначения конкретного научного направления, изучающего взаимоотношения животных и растений со средой их обитания... От понятия *экологии как точки зрения (выделено нами. - Г.Р., Д.М., Д.Г.)* 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...” [А.А.Горелов, 1998, с. 3, 4].

“...Экологическая проблематика требует широкого философского осмысления, создания новых этических концепций и, возможно, послужит толчком к возникновению новых религий и движителем 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” [В.И.Данилов-Данильян, 1998, с. 6].

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

Чтобы как-то упорядочить терминологическую путаницу, возьмем за основу следующую схему (Розенберг, Мозговой, 1992):



Таким образом, “...социозэкология - это интегральная междисциплинарная наука, изучающая закономерности взаимодействия общества и природы в пределах социозэкосистем различного иерархического уровня и разрабатывающая научные принципы гармонизации этого взаимодействия посредством рационального природопользования” (Бачинский, 1991, с. 16). Тогда экология воспринимается как теоретическая (биологическая) основа взаимодействия в системе "организм(ы) - среда"; рациональное природопользование - как система эксплуатации при-

родных 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 управляющего звена, так и населения в целом, до восприятия глобальных процессов с точки зрения ноосферы и устойчивого развития. Во многом, эти представления созвучны идеям Ю.Одума, высказанным в эпилоге обобщающей монографии "Экология" (1986, т. 2, с. 247): "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".

Смещение понятий "экология" и "энвайронментология" явилось причиной и низкой эффективности экологического образования в России, которое развивалось, прежде всего, как часть биологической подготовки. Для культурологического образования такая ориентация оправдана и необходима, но в плане специального образования она оказалась бесполезной. Народному хозяйству до середины 80-х годов не нужны были экологи - потребность в них, да и то ограниченная, появилась лишь в последнее время, с созданием служб Госкомэкологии. В результате, специалисты-экологи так и не были востребованы обществом. Обратной стороной такого экологического образования была девальвация самой специальности эколога. Не случайно экологическое движение конца 80-х годов формировалось в основном как эмоциональный всплеск "экологистов" (по определению Н.Ф.Реймерса, 1990; можно говорить даже о становлении "эмоциональной экологии"). А при организации специализированной службы охраны окружающей среды ее кадры комплектовались преимущественно из непрофессионалов и тех же экологистов.

Сегодня положение медленно, но меняется и начинает формироваться спрос на экологов-профессионалов. Этому процессу способствуют Закон РФ "Об охране окружающей природной среды" (Постановление Верховного Совета РСФСР от 19.12.91 г., № 2061-1), указы Президента РФ "О государственной стратегии России по охране окружающей среды и обеспечению устойчивого развития" (04.02.94 г., № 236) и "Об утверждении концепции перехода Российской Федерации к устойчивому развитию" (01.04.96 г., № 440), постановления Правительства РФ "О мерах по улучшению экологического образования населения" (03.11.94 г., № 1208), "Обеспечение экологической безопасности при декларировании безопасности промышленных объектов" (01.07.95 г., № 675) и "О плане действий Правительства Российской Федерации в области охраны окружающей среды и природопользования на 1996-1997 годы" (19.02.96 г., № 155), Федеральные целевые программы "Оздоровление экологической обстановки на реке Волге и ее притоках, восстановление и предотвращение деградации природных комплексов Волжского бассейна «Возрождение Волги»" (Постановление Правительства РФ от 10.01.95 г., № АЗ-П-9-00611) и "Социально-экологическая реабилитация территории Самарской области и охрана здоровья ее населения" (Постановление Правительства РФ от 14.11.96 г., № 1353). На развитие экологического образования были направлены решения **Всероссийского съезда по охране природы** (г.Москва, 05.06.95 г.), а также ряд региональных законов и постановлений - например, законы Нижегородской (сентябрь 1996 г.) и Ульяновской областей (октябрь 1996 г.) "Об экологической безопасности", по-

становление Правительства Свердловской области об утверждении "Программы организации экологического образования в Свердловской области (1996-1998 гг.)" (апрель 1996 г.), закон "Об охране окружающей природной среды Самарской области" (принят в первом чтении 2 апреля 1999 г.).

* *
*

Данное учебное пособие написано на основе курсов лекций "Экология, биогеоценология и охрана природы" (100 часов), "Общая экология" (68 часов) и спецкурса "Охрана природы и биопродуктивность" (70 часов), которые авторы читали на III-V курсах Самарского и Нижегородского университетов с 1988 г. Поскольку ряд положений современной экологии продолжают оставаться объектом достаточно острых дискуссий, в тексте излагается та точка зрения, которой авторы придерживаются, направляя к другим через соответствующие ссылки.

Что касается списка литературы, то в него включены лишь наиболее крупные и доступные для студентов издания. Остальные работы студент может отыскать самостоятельно (этому, надеемся, будет способствовать и "Указатель имен"), воспользовавшись соответствующими разделами "Реферативного журнала" или обширными списками литературы, которые приводятся в большинстве монографий по экологии.

Наконец, остается выполнить приятную обязанность и сказать слова благодарности специалистам и организациям, принявшим активное участие в появлении этой книги на свет и оказавшим авторам неоценимую помощь в ее написании и издании. Многие положения учебника обсуждались с профессорами Башкирского университета (г.Уфа) *Б.М.Миркиным* и *И.Ю.Усмановым*, сотрудниками Института экологии Волжского бассейна РАН (г.Тольятти) д.б.н. *Г.П.Краснощековым*, д.б.н. *В.Б.Голубом*, к.б.н. *В.Ф.Феоктистовым*, к.б.н. *Т.Д.Зинченко*, к.б.н. *А.В.Елизаровым*; существенную помощь в поиске фотографий ученых-экологов оказали профессора Московского государственного университета *А.М.Гиляров* и *В.Г.Онипченко*, профессор Мордовского университета (г.Саранск) *А.В.Каверин*, депутат Государственной Думы Республики Молдавия, профессор *И.И.Дедю*; любезно предоставили свои самые новейшие публикации по экологии профессор университета в штате Северная Каролина (США) *Дж.Э. де'Стейгер*, профессор университета в штате Джорджия (США) *Ю.Одум*, профессор Московского государственного университета *А.М.Гиляров*.

Особые слова благодарности за помощь в редактировании и оформлении рукописи мы говорим сотрудникам ИЭВБ РАН к.г.н. *Е.В.Шапеевой*, *О.Л.Носковой*, *Н.В.Костиной*, *Н.Г.Лициренко*.

Книга появилась в сложнейший социально-экономический период развития нашей страны и ее выход был бы невозможен без спонсорской поддержки Государственного комитета по охране окружающей среды Самарской области (председатель - к.б.н. *В.А.Павловский*) и Правления внебюджетного экологического фонда г.Нижний Новгород (председатель - *С.В.Абышев*).

1. ПЕРИОДИЗАЦИЯ ЭКОЛОГИИ

1.2. КАЛЕНДАРЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СОБЫТИЙ

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

ПЕРВЫЙ ПЕРИОД - до 1866 г. (определение "экологии" 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 понятийного аппарата. Этот период завершается определением "экологии", которое дал в 1866 г. немецкий ученый Эрнст Геккель. Несколько позже Э.Геккель конкретизировал это понятие (Haeskel, 1970, 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 не прямые 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 по 1935 г. (определение "экосистемы"). Это период формирования *факториальной экологии*, вскрытие закономерностей отношения животных или растений к разнообразным абиотическим факторам. А.М.Гиляров называет этот период "*аутэкологическим редукционизмом*".

* В данном разделе воспроизводится "Календарь экологических событий" (табл. 1), представленный в предыдущем учебном пособии авторов (Розенберг, Мозговой, 1992) и в статье Г.С.Розенберга, опубликованной в 1992 г. в журнале "Экология" № 4. Первый вариант "Календаря" получил положительную оценку большого числа экологов, а настоящий учитывает и 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 старейших геоботаников и экологов нашей страны профессора МГУ Т.А.Работнова "История фитоценологии" (1995), способствовавшее уточнению целого ряда "деталей" настоящего "Календаря". В известной степени, "Календарь" носит субъективный характер (особенно это заметно в повышенном "представительстве" работ отечественных экологов), хотя в нем нашли отражение практически все наиболее важные события для развития экологии (правда, не все они "равновелики" по своей значимости).

ТРЕТИЙ ПЕРИОД - с 1936 г. до начала 70-х годов. Это период *синэкологических исследований*, когда на передний 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 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 их классификации (т. е. представление о дискретности экосистем),
- превалирование детерминированных (строго функциональных) представлений о взаимосвязях компонент в экосистемах.

ЧЕТВЕРТЫЙ ПЕРИОД - с начала 70-х годов до середины 80-х. 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 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, 1980).

Наконец, ПЯТЫЙ ПЕРИОД - последние 10-15 лет, когда наметилась тенденция объединения представлений детерминированно-популяционного второго периода, детерминированно-синэкологического третьего и стохастическо-популяционного четвертого, что позволяет говорить о начале становления *истинно системного подхода к изучению экологических объектов*. Наиболее удачным примером такого подхода может служить вышедшая в 1986 г. и переведенная у нас в 1989 г. книга М.Бигона с соавторами "Экология".

Заметим, что оформление в "Календарь" событий пятого этапа - задача трудная и деликатная: для объективной оценки исторической роли в развитии экологии той или иной работы, естественно, требуется некоторая временная дистанция ("Лицом к лицу лица не разглядеть"). Именно этим можно объяснить и превалирование в этом периоде монографий отечественных экологов, которые авторам "Календаря" лучше известны. Однако сама объединительная тенденция, характеризующая этот период, вполне подтверждается представленными в "Календаре" событиями и работами.

Естественно, что границы этих периодов весьма условны и в недрах каждого из них появлялись работы, становившиеся фундаментом следующих периодов. Например, исследования П.Жаккара, А.Лотки и В.Вольтерра во втором периоде заложили основы математической экологии третьего периода, Г.Глизна и Л.Г.Раменского из второго периода "перекинули мостик" в четвертый, Дж.Хатчинсон (третий период) выступил противником представлений о конкуренции как ведущего фактора формирования сообщества, что окончательно оформилось в четвертом периоде, А.Уоллес на рубеже первого и второго периодов, К.Мебиус, Дж.Гринелл и Ч.Элтон (второй период) развитием представлений о биоценозе и нише подготовили "синэкологичность" третьего периода и многое другое. Еще одна особенность данной схемы - это сокращение длительности периодов, что отражает общую закономерность для наук, находящихся в процессе развития (Трасс, 1976, с. 199).

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

Приведенный далее "Календарь экологических событий" 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 (1981, с. 101) вслед за В.А.Энгельгардтом называет этот период *интегративным* (думается, можно говорить и о становлении "системной экологии" именно в том качестве, как она понимается в последующих разделах).

Таблица 1

Календарь экологических событий

Годы	Автор	Страна	Краткое содержание экологического исследования
ПЕРВЫЙ ПЕРИОД			
Примерно XXV - XX вв. до н.э.		Египет	“Тексты пирамид” эпохи первого Древнего царства в Египте; обращение к природе: <i>“О ты, шагающая так широко, Сеющая смарагды, малахит и бирюзу, словно звезды, Когда цветешь ты, цвету и я, Цвету, подобно живому растению”</i> .
Примерно XXII - XVIII вв. до н.э.		Древний Вавилон	Аккадская мифология: <i>“Когда бог Ану создал небо, небо создало землю, земля создала каналы, каналы создали ил, - ил создал червя”</i> .
VIII в. до н.э.	Гомер	Древняя Греция	“Одиссея”: <i>“Все на земле изменяется, все скоротечно; всего же, что ни цветет, ни живет на земле, человек скоротечней”</i> .
VI в. до н.э.		Древний Китай	Книга “Гуан-цзы”: Земля - <i>“...источник всех вещей, корень живых существ... Вода - это кровь и жизненная сила земли”</i> .
VI-IV вв. до н.э.		Древняя Индия	Эпические поэмы “Махабхарата” и “Рамаяна” - описан образ жизни и местообитания примерно 50 видов животных.
625-547 гг. до н.э. (годы жизни)	Фалес	Древняя Греция	Первоначально считал воду; Анаксимандр (610-546 гг. до н.э.) - Землю (ему приписывается составление первой карты Земли); Анаксимен (588-525 гг.) - воздух; Гераклит из Эфеса (540-475 гг.) - огонь (мир разгорается и погасает с периодичностью примерно 10 тыс.лет; <i>“...морская вода и чистейшая, и грязнейшая: рыбам она питье и спасение, людям же гибель и отравка”</i>).
490-430 гг. до н.э. (годы жизни)	Эмпедокл из Акраганта	Древняя Греция	Рассмотрел связь растений со средой.

460-377 гг. до н.э. (годы жизни)	Гиппократ из Косса	Древняя Греция	«Отец медицины» в трактате « О воздухах, водах и местностях » заложил основы медицинской географии, « О болезнях » и « О влагах » дал экологическое обоснование адаптации организма к факторам среды.
460-370 гг. до н.э. (годы жизни)	Демокрит из Абдер	Древняя Греция	<i>«...Первые люди произошли из воды и ила... 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, лебеда и соловья, в пении».</i>
428-348 гг. до н.э. (годы жизни)	Платон Афинский	Древняя Греция	В диалоге « Тимей » дается описание картины мира, устроенного по «экосистемному принципу»; в диалоге « Протагор » излагается миф о происхождении жизни: по повелению богов Эпиметей наделяет смертные существа разными способностями <i>«...некоторым же позволил питаться, пожирая других животных. При этом он сделал так, что они размножаются меньше, те же, которых они уничтожают, очень плодовиты, что и спасает их род»</i> - чем не закон Вольтерра !
384-322 гг. до н.э. (годы жизни)	Аристотель из Стагиры	Древняя Греция	Ему принадлежит первый синтез философии («метафизики») с общим естествознанием. В трактате « О возникновении животных » приводятся данные по акклиматизации устриц, обсуждается приуроченность тех или иных классов организмов к главным типам географической среды. В « Истории животных » (рус. пер., 1937) предложил классификацию животных, которая имела экологическую окраску <i>«...то, что согласно с природой, приятно, а все существа преследуют наслаждение, согласно с природой».</i> В « Этике » воплощено стремление человека к природе в самом широком смысле.

370-285 гг. до н.э. (годы жизни)	Теофраст (Феофраст) Эрезийский	Древняя Греция	“Исследования о растениях” (рус. пер., 1951) - описал около 500 видов растений и их группировки; заложил основы геоботаники “...своеобразие растительности создается разницей в месте”.
116-27 гг. до н.э. (годы жизни)	Варрон Марк Теренций	Древний Рим	“О сельском хозяйстве”, в 3 т. - дал описание экологической системы ведения сельского хозяйства.
4-65 гг. н.э. (годы жизни)	Сенека Луций Анней	Древний Рим	“И 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» (с. 247) и концепция экологического равновесия !
23-79 гг. (годы жизни)	Плиний Старший (Гай Плиний Секунд)	Древний Рим	“Естественная история”, в 37 т. - обобщил данные по зоологии, ботанике, лесному хозяйству, описал практику использования животных в различных отраслях хозяйства.
160-220 гг. (годы жизни)	Тертуллиан Квинт Семптимий Флоренс	Карфаген	Тема евангелической любви становится центральной в экологической этике. Согласно Тертуллиану, природа есть «ученица бога» и «учительница человека».
547	Индикоплов Косьма	Византия	“Христианская топография” - реставрирована ветхозаветная картина мира, содержится определенный эколого-географический материал; древнейшая русская рукопись книги относится к 1495 г.
827	Страбон Валафрид	Германия	“О культуре садов, или Садик” - медико-ботаническое сочинение в стихотворной форме (рус. пер., 1992).
1202	Леонардо из Пизы (Фибоначи)	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)	Леонардо да Винчи	Италия	<i>“...народившиеся, совершив естественный свой круг, дадут земле приращение, умирая и разлагаясь...”</i> В своих естественно-научных произведениях титан Возрождения дал и описание искусственных экосистем, и построил аналогию Земли-организма.
1492, 12 октября	Колумб Х.	Италия, Испания	Открытие Америки; в 1497-1499 гг. Васко де Гама погибает в Африку и приплывает в Индию; в 1519-1522 гг. Фернан Магеллан совершает первое кругосветное плавание.
1542		Германия	При университете в г.Лейпциге основан первый (из известных в мире) ботанический сад.
1620	Бэкон Ф.	Англия	“Великое восстановление наук” - выступил как приверженец идеи покорения природы, чтобы люди, <i>“...заключив мир между собой, объединенными силами стали на борьбу с природой, захватили штурмом ее непреступные укрепления...”</i> Необходимо <i>“...зорко следить за природой.., чтобы в результате таких наблюдений можно было в любой момент восстановить по своей воле упомянутый ход развития и заставить природу подчиниться”</i> - вот и задачи мониторинга !
1670	Бойль Р.	Англия	Осуществил первый экологический эксперимент: влияние низкого атмосферного давления на различных животных.
1670	Менцель Х.	Германия	Предложил понятие «география растений».
1684	Реди Ф.	Италия	“Наблюдения над животными, живущими в живых же животных” - сформулировал принцип "Все живое из живого".
1686	Рей Дж.	Англия	Сформулировал проблему определения биологических критериев выделения вида (в дальнейшем "концепция вида" развита трудами К.Линнея, Ж.Б.Ламарка, Ч.Дарвина и др.).

1700	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).
1706		Россия	Создан первый ботанический сад при Московском госпитале и Медико-хирургической школе (сегодня - это филиал Ботанического сада МГУ).
1713	Дерэм У.	Англия	“Физико-геология” - впервые употребил термин «баланс» в экологическом смысле, рассмотрел вопросы регуляции численности животных.
1714		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. - 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.
1714	Лейбниц Г.В.	Германия	“Монадология”: мир - это взаимодействие монад <i>“...существует тесная связь между людьми и животными, между животными и растениями и, наконец, между растениями и ископаемыми... Закономерность естественных явлений образует цепь”</i> .
1715	ван Левенгук А.	Голландия	Впервые изучил “пищевые цепи” и некоторые механизмы регуляции численности популяций.
1734	Реомюр Р.	Франция	“Мемуары по естественной истории насекомых”, в 6 т.
1744	Трамбле А.	Швейцария	“Мемуары к истории пресноводных полипов с руками в форме рогов”.

1749	Линней К.	Швеция	“Экономия природы” - предложил типологию местообитаний растений. “Общественное устройство природы” (1760) - заложил основы систематики.
1749	де Бюффон Ж.Л.Л.	Франция	“Естественная история”, в 36 т. - развил идеи изменчивости видов под влиянием среды и единства растительного и животного мира. “Если взять все организмы вообще, то в целом количество жизни всегда то же”.
1755	Крашенинников С.П.	Россия	“Описание земли Камчатки” - одна из первых отечественных комплексно-экологических работ.
1762	Бонне Ш.	Швейцария	Предложил термин «эволюция».
1763	Ломоносов М.В.	Россия	“Первые основания металлургии или рудных дел (О слоях земных)” - 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	Лепехин И.И.	Россия	“Дневные записки путешествия доктора Академии наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства”, в 4 т.
1773	Паллас П.С.	Россия	“Путешествие по различным провинциям Российского государства”, в 3 т.; “Описание животных российско-азиатских” (1811-1831), в 3 т.
1775	Каверзнев А.А.	Россия	“О перерождении животных” - сделал вывод о зависимости изменчивости организмов под влиянием факторов среды.
1777	Циммерман Э.	Германия	Рассмотрел зависимость географического распространения млекопитающих от климата; заложил основы зоогеографии.
1780	Болотов А.Т.	Россия	“Примечания о травах вообще и о различии их” - разработал экологическую классификацию местообитаний растений.

1784-1791	Гердер И.Г.	Германия	“Идеи к философии истории человечества” в 4 т. - содержит большой объем эколого-географической информации (например, гл. 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, микрокосм”.
1786	Зуев В.Ф.	Россия	“Начертания естественной истории” - первый отечественный школьный учебник экологического профиля.
1792	Вилльденов К.Л.	Германия	Предложил гипотезу об “общественной жизни” растений.
1792	Лавуазье А.Л.	Франция	Доклад “Круговорот элементов на поверхности земного шара” - фактически, описаны группы авто- и гетеротрофов, редуцентов.
1794	Дарвин Э.	Англия	“Зоономия, или Законы органической жизни” - развил своеобразные представления об эволюции организмов. В поэмах “Ботанический сад” (1789) и “Храм природы” (1803) в поэтической форме популяризировал свои естественно-научные воззрения (рус. пер., 1911).
1798	Мальтус Т.Р.	Англия	“Опыт о законе народонаселения” - предложил уравнение геометрического (экспоненциального) роста; первая математическая формализация роста популяции.

1800	Бурдах К.Ф.	Германия	Предложил термин «биология» (независимо от него и друг от друга в 1802 г. его ввели Ж.Б.П.Ламарк и Г.Р.Тревиранус).
1800	Грасси Дж.Б.	Италия	Описал полный цикл развития малярийного плазмодия и доказал, что его переносчиком являются комары рода <i>Anopheles</i> .
1802	Ламарк Ж.Б.П.	Франция	“Гидрогеология” - в IV главе заложил основы концепции биосферы, которая стала синтетическим учением после работы В.И.Вернадского 1926 г.
1805	Гумбольдт А.	Германия	Предложил понятие «ассоциация».
1809	Ламарк Ж.Б.П.	Франция	“Философия зоологии”, в 11 т. - дал представления о сущности взаимодействия в системе "организм - среда".
1811, 10 июня		Россия	Правительственным указом в Крыму учрежден Никитский ботанический сад.
1822	Хойзингер К.	Германия	Предложил разделить зоологию на "зоографию" (описание животных по разным частям и в целом) и "зоономию".
1822	Скоу Й.Ф.	Дания	“Основы общей географии растений” - произвел первое ботанико-географическое деление растительного покрова Земли.
1824	Эдвардс В.	Франция	“Влияние физических агентов на жизнь” - первая сводка по экологической физиологии.
1830- 1833	Лайель Ч.	Англия	“Принципы геологии” - классический труд по геологии, включивший ряд экологических моментов: связь организмов с разнообразием географических условий, ввел понятие «станция», близкое к биогеоценозу, рассматривал человека как геологическую силу и пр.
1832		Россия	В Санкт-Петербурге основан Зоологический музей, насчитывающий сегодня более 15 млн. ед. хранения. В 1931 г. на его базе основан Зоологический институт АН СССР.

1833	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	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	Дарвин Ч.Р.	Англия	Кругосветное путешествие на корабле "Бигль"; наблюдения обобщены в "Дневнике изысканий" (1839).
1836	Унгер Ф.	Австрия	Заложил основы "экологической геоботаники".
1837	фон Бэр К.М.	Россия	Экспедиция на Новую Землю - один из первых примеров регионального, экологического исследования.
1840	Морран Ш.	Бельгия	Закрепил термин «фенология» за учением о сезонных явлениях в природе.
1840	Либих Ю.	Германия	"Химия в приложении к земледелию и физиологии" (рус. пер., 1936) - сформулировал закон минимума (лимитирующих факторов).
1840	Эверсман Э.А.	Россия	"Естественная история Оренбургского края" - одна из первых монографических работ экологического плана по территории Волжского бассейна.
1841	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).
1845	Гумбольдт А.	Германия	"Космос", в 5 т. - заложил основы ботанической географии, ландшафтоведения.
1851	Бергхаус Г.	Германия	"Всеобщий зоологический атлас" - осуществил зоогеографическое районирование.
1852	Лейкарт Р.	Германия	Предложил первое определение «паразитизма».

1853	Шмард Л.	Чехия	“Географическое распространение животных”, в 3 т.
1854	Жоффруа Сент-Илер И.	Франция	“Естественная история органического мира” - заложил основы этологии, которая изучает “...взаимоотношения организмов внутри семейств и групп, в скоплениях, в сообществе”. Ряд исследователей считают его, а не Геккеля, “крестным отцом” современной экологии, рассматривая предложенный термин «этология» как синоним “экологии”.
1854	фон Бэр К.М.	Россия	Заложил основы теории динамики популяций рыб.
1855	Северцов Н.А.	Россия	“Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии”.
1855	де Кандоль А.	Франция-Швейцария	“Ботаническая география”, в 2 т. - изучил закономерности расселения растений в зависимости от среды и геологической истории, создал основы учения о происхождении культурных растений.
1858	Рулье К.Ф.	Россия	Обосновал метод экологического изучения животных. В более чем 160 работах описал воздействие среды на развитие органического мира.
1858 1 января	Торо Г.Д.	США	В частном письме впервые использовал термин «экология» *.
1858	Дарвин Ч.Р., Уоллес А.	Англия	Статья в "J. Linn. Soc." “О стремлении видов образовывать разновидности и о сохранении разновидностей и видов естественными способами отбора” - первая работа по эволюционному учению.
1859	Дарвин Ч.Р.	Англия	“Происхождение видов путем естественного отбора или Сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь”.
1859		Россия	Академиком К.М. фон Бэром основано Русское Императорское энтомологическое общество.

* Это подчеркивают некоторые ученые, но В.Хардинг (Harding, 1959) провел тщательное исследование письма Г.Торо и показал, что он использовал слово *geology*, а не *ecology* (или *oecology*). На этот факт обращает внимание и А.М.Гиляров (1992, 1997).

1860	Миддендорф А.Ф.	Россия	“Путешествие на север и восток Сибири”, в 2 т. - на основе экспедиций на Кольский п-ов (1840), на Таймыр и в Якутию (1842-1845).
1860	Пастер Л.	Франция	Заложил основы экологического направления в микробиологии (в 1922 г. С.Н.Виноградский оформил это научное направление).
1861	Сеченов И.М.	Россия	Публичные лекции “Так называемые растительные акты в животной жизни” - высказал принцип единства: “... Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен; поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него”.
1862	Пастер Л.	Франция	Доклад “Роль брожения в природе” - отметил приоритет А.Лавуазье в описании продуцентов, консументов и редуцентов.
1863	Брем А.	Германия	“Жизнь животных”, в 6 т.
1863	Гексли Т.Г.	Англия	“Место человека в природе”.
1863	Лоренц И.	Германия	Предложил понятие «фация», тождественное по содержанию «биоценозу» К.Мебиуса.
1864	Марш Дж.П.	США	“Человек и природа. Физическая география и ее изменение под воздействием человека” (рус. пер., 1866) - привел большое число примеров негативного воздействия человека на природу.
1866	Рупрехт Ф.И., Гризебах А.	Россия, Германия	Независимо друг от друга предложили понятие «геоботаника».
1866 14 сентября	Геккель Э.	Германия	“Всеобщая морфология организмов. Общие основы науки об органических формах, механически основанной на теории эволюции, реформированной Чарльзом Дарвиным”, в 2 т. - предложил понятие «экология»: “...биология смешивается с экологией, с наукой об экономике, об образе жизни, о внешних жизненных отношениях организмов друг с другом и т.д.” (т. 1, с. 8).

ВТОРОЙ ПЕРИОД			
1868	Уоллес А.	Англия	“Малайский архипелаг - отечество орангутанга и райской птицы” - предложил понятие «биологическая ниша», обосновывал методы биогеографического анализа (рус. пер., 1872).
1869	Геккель Э. (под ред. И.И.Мечникова)	Россия	“Учение об органических формах, основанное на теории превращения видов” - конспективный перевод работы Э.Геккеля, закрепившей термин «экология» в России.
1870	Спенсер Г.	Англия	“Изучение социологии”. Совместно с работами Т.Гексли (1863) и Дж.П.Марша (1864) заложил основы экологии человека.
1871	Богданов М.Н.	Россия	“Птицы и звери черноземной полосы Поволжья, долины средней и нижней Волги (биогеографические материалы)”.
1872, 1 марта		США	Создан первый в мире Йеллоустонский национальный парк.
1872	Реклю Э.	Франция	В 10 т. работы “Жизнь на Земле” предложил понятие «биосфера» *.
1875	Зюсс Э.	Австрия	“Лик Земли” - независимо от Э.Реклю ввел понятие «биосфера».
1877	Мебиус К.	Германия	“Устрицы и устричное хозяйство” - предложил понятие «биоценоз». В отечественной науке биоценотические исследования начаты С.А.Зерновым в 1913 г., комплексные исследования - В.Н.Беклемишевым в 1923 г.
1879	де Бари А.	Германия, Бельгия	Предложил понятие «симбиоз».
1879	Лейкарт Р.	Германия	“Общая естественная история паразитов, особенно видов, водящихся у человека” (рус. пер., 1881).
1883	Докучаев В.В.	Россия	“Русский чернозем” - учение о почвах (почвоведение) и о ландшафтах (“Наши степи прежде и теперь”, 1892).

* О нашей ошибке и приоритете Э.Зюсса см. на с. 324-325.

1884	Мак-Лиод Дж.	Англия	Первым рассмотрел вопрос о существовании у растений разных типов эколого-ценотических стратегий, различая виды-“капиталисты” и виды-“пролетарии”. В дальнейшем изучение типов стратегий связано с именами Л.Г.Раменского, Т.А.Работнова, Р.Уиттекера, Э.Пианки, Б.М.Миркина и др.
1885	Пфеффер В.	Германия	Провел деление организмов по способу питания на автотрофы и гетеротрофы.
1887	Гензен В.	Германия	“Об определении планктона или носимого морем материала из животных и растений” - предложил понятие «планктон» и продемонстрировал необходимость количественного изучения сообществ водных организмов.
1887	Форбс С.	США	Предложил понятие «микрокосм». Впервые рассмотрел озеро как микрокосм, дал основы учения об экосистеме.
1889	Виноградский С.Н.	Россия	Открыл нитрофикаторы - первые автотрофные микроорганизмы (впоследствии они стали называться хемоавтотрофами).
1892	Форель Ф.А.	Швейцария	В серии работ создал основы озероведения (по результатам изучения Женевского озера). Ввел понятие «лимнологии».
1894	Флао Ш.	Франция	Создал геоботаническую карту Южной Франции (1:200000); в 1903 г. Г.И.Танфильев создал первую русскую геоботаническую карту (1:25000000).
1895	Варминг Е.	Дания	“Экологическая география растений” (рус. пер., 1901) - впервые использовал термин «экология» по отношению к растениям, вслед за Ф.Унгером развил основы экологической ботаники. Предложил понятие «жизненные формы».
1896	Бекетов А.Н.	Россия	“География растений” - первый отечественный оригинальный учебник.

1896	Хэдсон У.	Англия	Ввел понятие «волны жизни» для описания динамики численности животных (переоткрыто в 1905 г. С.С.Четвериковым).
1896	Шретер К., Кихнер О.	Германия, Швейцария	Предложили различать аут- и синэкологию (в 1910 г. закреплено решением III Международного ботанического конгресса).
1898	Шимпер А.	Германия	“География растений на физиологической основе” .
1899	Докучаев В.В.	Россия	“К учению о зонах природы. Горизонтальные и вертикальные почвенные зоны” .
1900	Кеппен В.П.	Россия, Германия	Предложил понятие «биоклиматология» и развил основы этого научного направления.
1901	Каулес Г.	США	Создал учение о сукцессионных сериях, одновременно с Г.Уитфордом (США) предложил понятие «климакс».
1902	Жаккар П.	Швейцария	Разработал количественный метод сравнения флор, заложив основы количественно-статистического направления в изучении экосистем.
1903	Иогансен В.Л.	Дания	Заимствовал из демографии и ввел в экологию понятие «популяция».
1903	Раункиер Х.	Дания	Создал учение о жизненных формах растений (на основе понятия, введенного Е.Вармингом).
1907	Димо Н.А., Келлер Б.А.	Россия	“В области полупустыни. Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии” - осуществили один из первых опытов геоботанической индикации, оценили связи в экосистеме.
1907	Раковицэ Э.	Румыния	Предложил понятие «биота».
1908	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	Кольквитц Р., Марсон М.	Германия	Разработали основы биоиндикации загрязнения водоемов.

1909	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”.
1909, 29 декабря - 1910, 6 января		Россия	XII съезд естествоиспытателей и врачей России (г.Москва) - программные доклады Г.Ф.Морозова, В.Н.Сукачева, Л.Г.Раменского, Б.А.Келлера и др.
1910	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 Л.Г.Раменского и гипотеза Г.Глизна объединены концепцией континуума. Позднее эти же принципы независимо были описаны Г.Негри (Италия, 1914 г.) и Ф.Леноблем (Франция, 1926 г.).
1910	Глизон Г.	США	Сформулировал индивидуалистическую гипотезу, заключающуюся в признании неповторимости экологии каждого вида.
1910		Бельгия	III Международный ботанический конгресс (г.Брюссель). Доклад Ш.Флао и К.Шретера по фиксации основной геоботанической терминологии, определение понятия «ассоциация»; разделены понятия «аутэкология» и «синэкология».
1910		Россия	При Русском географическом обществе основана Постоянная биогеографическая комиссия (председатель - П.П.Семенов-Тянь-Шанский).
1911	Петерсен К., Экман С.	Дания, Швеция	Впервые осуществили количественные исследования бентоса с помощью дночерпателя (К.Петерсен предложил и само понятие «бентос»).
1911	Шелфорд В.	США	Сформулировал закон максимума (толерантности).

1912	Келлер Б.А.	Россия	Предложил понятия «экологическая группа видов», «экологические ряды».
1912	Морозов Г.Ф.	Россия	«Учение о лесе» - заложил научные основы лесоведения.
1913		Англия	Основано Британское экологическое общество.
1913		Англия	Основан первый экологический журнал - «Journal of Ecology».
1913	Адамс Ч.	США	«Руководство к изучению экологии животных».
1913	Браун-Бланке Ж.	Швейцария Франция	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		Швейцария	I Международный съезд по охране природы (г.Берн). Россию представляли ботаник И.П.Бородин и зоолог Г.А.Кожевников.
1915	Алехин В.В.	Россия	Сформулировал правило предварения (независимо 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. отдельной монографией «Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения».
1915	Высоцкий Г.Н.	Россия	Предложил понятие «экотоп».

1915	Пачоский И.К.	Россия	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».
1915	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)”. Первая монография по теории фитоценологии; оказала большое влияние на развитие фитоценологии и долго служила учебным пособием по этой специальности в СССР. Определил основные признаки растительного сообщества:</p> <ul style="list-style-type: none"> • взаимоотношения между сообществом и средой и между особями в сообществе; • определенное постоянство сообщества, связанное с непрерывным возобновлением его компонентов; • динамичность сообщества, его изменчивость.
1915	Бердж Э.	США	Целостное рассмотрение озера как системы “черный ящик” (альтернатива подходу С.Форбса).
1915, 20-21 декабря		Россия	Учредительный съезд Русского ботанического общества (г.Петроград); председателем бюро РБО стал И.П.Бородин.
1916	Клементс Ф.	США	“Сукцессии растительности” - развил представление о моноклимаксе, Д.Найколс (США, 1917) и А.Тенсли (Англия, 1920) - о поликлимаксе, Р.Уиттекер (США, 1973) - о климакс-мозаике. Ф.Клементс предложил понятие «биом». Известны системы биомов Г.Вальтера, Р.Уиттекера, Ю.Одума.

1916		США	Основано Американское экологическое общество.
1917	Гринелл Дж.	США	Предложил понятие «пространственная экологическая ниша».
1918	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 Т.М.Липпмаа), независимо от И.К.Пачоского предложил понятие «фитоценоз».
1920, 4 июня	Вавилов Н.И.	РСФСР	На III Всероссийском съезде селекционеров (г.Саратов) доложено об открытии закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. 1939-1940 гг. - написана книга “Пять континентов” (издана в 1962 и 1987 гг.), в которой обоснованы семь основных географических центров происхождения культурных растений (тропический, восточно-азиатский, юго-западноазиатский, Средиземноморье, Абиссиния, центральноамериканский, Андийский).
1920		США	Создан журнал “Ecology” .
1921		РСФСР	Создан Плавучий морской научный институт (организаторы - И.И.Месяцев, Л.А.Зенкевич).
1921	Берроуз Х.	США	“География как человеческая экология” - в президентском адресе Американской ассоциации географов сформулировал задачу изучения взаимоотношений человека и территории, на которой он проживает; эту работу можно считать одной из первых по региональной экологии.
1921	Парк Р., Бюргесс Э.	США	Предложили понятие «экология человека».
1922	Рюбель Э.	Швейцария	Предложил гипотезу замещения экологических факторов

1923	Скрябин К.И.	РСФСР	“Симбиоз и паразитизм в природе”.
1924	Раменский Л.Г.	РСФСР	“Основные закономерности растительного покрова и их изучение”. По мнению Т.А.Работнова: “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»”. Предложил метод прямого градиентного анализа (в 1930 г. переоткрыт исландским экологом Х.Хансеном).
1924	Гессе Р.	Германия	“Зоогеография на экологической основе”.
1925	Пачоский И.К.	СССР	“Социальный принцип в растительном царстве” - предложил понятие «биоэкологический потенциал вида» (способность вида к расселению и дальнейшей эволюции).
1925	Лотка А.	США	“Основы биофизики” - совместно с В.Вольтерра (1926) заложил основы математической экологии.
1925	Тинеман А.	Германия	Ввел понятие «продукция».
1925	Фишер Р.	Англия	Разработал метод дисперсионного анализа, ставший одним из основных при статистической обработке экологических данных.
1926	Вернадский В.И.	СССР	“Биосфера”, 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”.
1926	Вольтерра В.	Италия	“Математическая теория борьбы за существование” (рус. пер., 1976). Разработал математические модели роста отдельных популяций и популяций, связанных отношениями конкуренции и хищничества (модели Лотки-Вольтерра).
1927	Демоль Р.	Германия	Предложил понятие «биомасса».

1927	Догель В.А.	СССР	Статья “Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев” - теоретически обосновал новое экологическое направление в паразитологии. Результаты исследований в этом направлении были обобщены в монографии “Курс общей паразитологии” (1947).
1927	Фрайдерикс К.	Германия	“Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии” - выдвинул гипотезу, согласно которой регуляция численности популяции есть следствие совокупного воздействия всех факторов (абиотических и биотических) на уровне биоценоза (рус. пер., 1932).
1927	Элтон Ч.	Англия	“Экология животных” (рус. пер., 1934) - оформил новое научное направление “популяционная экология”, предложил закон “пирамиды чисел”, цепи и циклы питания, понятие «трофическая экологическая ниша». Эта книга дала сильный толчок развитию экологии.
1927	Леруа Э.	Франция	Предложил понятие «ноосфера» как “духовный пласт жизни” (аналогичная трактовка была принята П.Тейяр де Шарденом в 1930 г.).
1928	Беклемишев В.Н.	СССР	В работах “Организм и сообщество (к постановке проблемы индивидуальности в биоценологии)” и “Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ” (1931) предложил концепцию Геомериды - рассмотрение всего живого вещества биосферы как некоторого системного единства.
1928	Чепмен Р.	США	Предложил понятие «биотический потенциал» (максимальное репродуктивное усилие; сравни с “биоэкологическим потенциалом” И.К.Пачоского).

1929	Кашкаров Д.И., Станчинский В.В.	СССР	В учебнике “Курс биологии позвоночных” (с.457) дано одно из первых определений «сообщества»: <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		СССР	Организована лаборатория эволюционной морфологии АН СССР (зав.лаб. - А.Н.Северцов)
1931		СССР	Стал издаваться “Журнал экологии и биоценологии” - редакторы-основатели В.В.Станчинский, М.Л.Левин, Б.А.Келлер (вышел один номер; преобразован в сборник “Вопросы экологии и биоценологии” ; в 1934-1939 гг. вышло 7 вып., в 1968 г. - 8-й).
1931	Станчинский В.В.	СССР	Развил представления о трофических уровнях и “пирамиде энергий” , которое позже, независимо от него, были переоткрыты Р.Линдеманом и Дж.Хатчинсоном (США).
1931		США	Создан журнал “Ecological monographs” .
1931	Олли У.	США	Предложил принцип агрегации особей. Совместно с А.Эмерсоном, О. и Т.Парками и К.Шмидтом в 1949 г. издал монографию “Принципы экологии животных”
1932		Англия	Создан журнал “Journal of Animal Ecology” .
1932	Винберг Г.Г.	СССР	Цикл работ по учету продуктивности водных сообществ по интенсивности фотосинтеза.
1933	Кашкаров Д.Н.	СССР	“Среда и сообщество (основы син-экологии)” ; “Основы экологии животных” (1938) - первые отечественные монографии по экологии.

1933	Леополд О.	США	Предложил понятие «краевой эффект».
1933	Николсон А.	Австралия	Выдвинул гипотезу зависимой от плотности регуляции численности популяции (саморегулирующийся процесс).
1934, 13-14 января		СССР	Дискуссия « Основные установки и пути развития советской экологии » (г. Ленинград); основные докладчики - Б.А.Келлер и Д.Н.Кашкаров.
1934	Гаузе Г.Ф.	СССР	« Борьба за сосуществование » (издана в США в 1935 г. - во Франции) - изложил принципы конкурентного исключения; описал первое экспериментальное исследование взаимоотношений видов. Одна из самых цитируемых работ по экологии.
1934	Зернов С.А.	СССР	« Общая гидробиология » - книга сугубо экологической направленности.
1934	Павловский Е.Н.	СССР	Статья « Организм как среда обитания » - предложил понятие «паразитоценоз». В 1937 г. рассмотрел ряд экологических понятий с точки зрения паразитолога.
1935	Костицын В.А.	СССР, Франция	« Эволюция атмосферы » (рус. пер. 1984) - одна из первых работ по математическому моделированию эволюции атмосферы, биосферы и климата.
1935	Тенсли А.	Англия	Ввел понятие «экосистема».
ТРЕТИЙ ПЕРИОД			
1937	Молиш Г.	Германия	Предложил понятие «аллелопатия».
1937	Филипченко А.А.	СССР	Высказал предположение о том, что понятие «паразитизм» имеет экологический смысл.
1938	Вильямс В.Р.	СССР	« Почвоведение » - предложил гипотезу незаменимости фундаментальных экологических факторов: « <i>..растения для своей жизни требуют одновременно и совместного наличия или такого же притока всех без исключения условий или факторов своей жизни</i> ».

1938, февраль		СССР	I Всесоюзное экологическое совещание (г. Ленинград).
1938	Станчинский В.В.	СССР	“Задачи, содержание, организация и методы комплексных исследований в заповедниках” - одна из первых теоретических работ по заповедному делу.
1938	Раменский Л.Г.	СССР	“Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель”.
1938		СССР	Организовано Всесоюзное общество почвоведов (в развитие основанной В.В.Докучаевым в 1888 г. Почвенной комиссии).
1939	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	Троль 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		СССР	I-IV Всесоюзные экологические конференции (г.Киев), V Всесоюзная экологическая конференция (г.Москва).
1940	Вернадский В.И.	СССР	Предложил фундаментальный принцип (фактически аксиому) о биогенной миграции элементов.
1941	Северцов С.А.	СССР	Связал экологию с эволюционными идеями и определил ее как науку о механизмах борьбы за существование.
1942	Бичер В.	США	Одним из первых описал краевой эффект - увеличение разнообразия и плотности организмов на границах сообществ.
1942	Линдеман Р.	США	Статья “Трофико-динамическое направление в экологическом исследовании” - описал закон “пирамиды энергий” (правило 10%) и методы расчета энергетического баланса экосистем.
1942	Сукачев В.Н.	СССР	Предложил понятие «биогеоценоз».

1944	Вернадский В.И.	СССР	Статья “Несколько слов о ноосфере” - дал материалистическое толкование: <i>“...Биосфера XX столетия превращается в ноосферу, создаваемую прежде всего ростом науки, научного понимания и основанного на ней социального труда человека”</i> .
1947	Догель В.А.	СССР	“Курс общей паразитологии” - учебник, неоднократно переиздававшийся у нас и за рубежом.
1947		СССР	Организовано Всесоюзное гидробиологическое общество.
1949		Дания	Создан журнал “Oikos” .
1949	Гиляров М.С.	СССР	“Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых” .
1949	Леополд О.	США	“Этика Земли” - особо подчеркнул важность экосистемного подхода.
1949	Тишлер В.	ФРГ	“Основы экологии наземных животных” - впервые использовал понятие «закон» в экологии.
1950	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	Беклемишев В.Н.	СССР	Предложил понятие «консорция» (в 1952 г. это понятие независимо предложил Л.Г.Раменский). Большой вклад в развитие представлений о консорциях внес В.В.Мазинг.
1951	Маргалев Р.	Испания	Впервые предложил использовать информационные энтропийные меры для оценки экологического разнообразия и стабильности экосистем; в дальнейшем развил представления о сообществах как самоорганизующихся (кибернетических) системах.
1952	Беркхолдер П.	США	Предложил классификацию биотических взаимодействий по количественным эффектам (“+”, “0”, “-“).

1953		Польша	Основан журнал "Ekologia polska".
1954		Япония	Основан журнал "Japanese Journal of Ecology".
1954	Григорьев А.А.	СССР	Разработал (совместно с М.И.Будыко в 1962 г.) концепцию периодической географической зональности.
1954	Кларк Дж.	США	"Элементы экологии" - первая сводка по общей экологии.
1956	Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.	СССР	"Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову" - 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 западноевропейских экологов (Д. де Фриз, Р.Хундт, Г.Элленберг).
1957	Хатчинсон Дж.	США	Обобщил понятие «ниши» 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 отношений для описания экологического разнообразия.
1958	Куражсковский Ю.Н., Формозов А.Н., Бурдин Г.Е.	СССР	Предложили понятие «природопользование».
1959		СССР	В составе АН СССР создано Отделение общей биологии (академиками-секретарями ООБ были чл.-корр. АН СССР Б.Е.Быховский, академики Я.В.Пейве, М.С.Гиляров, В.Е.Соколов).
1961	Петровский В.В.	СССР	Предложил понятие «ценопопуляция».

1961	Хатчинсон Дж.	США	Описал "парадокс планктона" и выступил одним из первых противников представлений о конкуренции, как основной силы, формирующей сообщество.
1962		США	На XVII сессии Генеральной Ассамблеи ООН принята резолюция "Экологическое развитие и охрана природы".
1962	Кэрсон Р.	США	"Безмолвная весна" - этапная научно-публицистическая работа по охране природы.
1963	Наумов Н.П.	СССР	"Экология животных" (2-е изд.) - наиболее полная на данный период сводка по экологии.
1963	Сочава В.Б.	СССР	Ввел понятие «геосистема»
1964		Англия	Основан журнал "Journal of Applied Ecology".
1964	Грейг-Смит П.	Англия	"Количественная экология растений" (рус. пер., 1967) - монография, впервые обобщившая и определившая основные направления статистических методов анализа экосистем.
1964			МБП - Международная биологическая программа ЮНЕСКО.
1964	Беклемишев В.Н.	СССР	В статье "Об общих принципах организации жизни" рассмотрел возможности системного подхода к анализу экологических объектов.
1964		СССР	При Отделении общей биологии АН СССР создан научный совет экологического профиля, который сегодня называется "Научный совет по проблемам экологии биологических систем".
1965		СССР	Создан Институт экологии растений и животных АН СССР (г.Свердловск, директор-организатор - С.С.Шварц).
1965	Родин Л.Е. Базилевич Н.И.	СССР	"Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара" - уникальная сводка по продуктивности различных биомов.

1965	Уиттекер Р.	США	Разработал концепцию экологического разнообразия (включая альфа-, бета- и гамма-разнообразие, кривые значимости видов и пр.)
1966	Мак-Артур Р.	США	“Биология популяций” (совместно с Дж.Коннелом) и “Теория островной биогеографии” (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 «минимальной жизнеспособной популяции» (1967 г.).
1967, 31 марта		СССР	На базе Института морфологии животных АН СССР (1948) 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.
1967	Р.Уиттекер	США	Статья “Градиентный анализ растительности” - этапная работа по методам ординации.
1968		Франция	МАВ ("Человек и биосфера") - научная программа, принятая в Париже на Межправительственной конференции ЮНЕСКО по рациональному использованию и охране ресурсов биосферы; "преемница" МБП. В 1975 г. организован Советский комитет по программе МАВ при Президиуме АН СССР.
1968	А.Печчеи	Италия	Основал "Римский клуб" - международную научную (неправительственную) организацию для разработки стратегий по разрешению глобальных (в том числе и экологических) проблем. "Римский клуб" дал толчок построения имитационных моделей глобальных процессов в биосфере.

1968		ФРГ	Основан журнал "Oecologia".
1969	Шварц С.С.	СССР	“Эволюционная экология животных”.
1969	Пилу Э.	Канада	“Введение в математическую экологию”, “Экологическое разнообразие” (1975) и “Математическая экология” (1977).
1970		СССР	Основан журнал "Экология".
ЧЕТВЕРТЫЙ ПЕРИОД			
1971	Одум Ю.	США	“Основы экологии” (рус. пер., 1975), “Экология” в 2 т. (1983; рус. пер., 1986).
1971		СССР	Создан первый в СССР Национальный парк "Лахемаа" (Эстонская ССР).
1972, 5 июня		Швеция	Конференция ООН по вопросам охраны природы (г.Стокгольм), принята Декларация об охране окружающей среды и объявлено 5 июня “Международным днем охраны окружающей среды” .
1972	Рамсей В., Андерсен К.	США	Предложили понятие «экология» (экономические методы управления качеством окружающей среды).
1973	Лавлок Дж., Маргулис Л.	США	Выдвинули "гипотезу Геи" - рассмотрение Земли как единой кибернетической системы с биологическими механизмами регуляции. В 1979 г. Дж.Лавлок публикует книгу “Гея: новый взгляд на жизнь на Земле” (сравни с гипотезой Геомериды В.Н.Бекле-мишева).
1973	Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.	СССР	“Очерк учения о популяциях”.
1973	Снит П., Сокэл Р.	США	“Количественная таксономия: принципы и практика количественной классификации” - обобщены методы статистического анализа экосистем.
1973	Харпер Дж.	Англия	“Популяционная биология растений”.
1973		СССР	В структуре АН СССР создан Научный совет по проблемам биосферы.

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

1980	Симберлоф Д.	США	В статье “Сукцессия парадигм в экологии” рассмотрел замену детерминистских представлений о взаимодействиях популяций на стохастические (антитеза подходам Р.Мак-Артура); выступил инициатором очередной смены парадигм в экологии.
1980	Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.	СССР	“Экология” - дано развернутое системное и модельное представление об экосистемах.
1981	Мей Р. (отв. редактор)	Англия	“Теоретическая экология. Принципы и приложения” - сборник теоретических работ по дем- и синэкологии.
1982	Крапивин В.Ф., Свирижев Ю.М., Тарко А.М.	СССР	“Математическое моделирование глобальных биосферных процессов”.
1982	Т.Аллен, Т.Старр	США	“Иерархия” - одна из первых работ, в которых последовательно проведен принцип иерархичности в экологии; в 1986 г. вышла книга Р.О’Нейла, Д. де Ангелиса, Дж.Вэйда и Т.Аллена “Иерархическая концепция экосистем”.
1982	Тильман Д.	США	“Конкуренция за ресурсы и структура сообщества” и “Стратегии растений и динамика и структура растительных сообществ” (1988).
1983			Создана МКОСР - Мировая комиссия по окружающей среде и развитию (комиссия Брундтланд), начало работ над концепцией устойчивого развития.
1983, 29 июля		СССР	Создан Институт экологии Волжского бассейна АН СССР (г.Тольятти, директор-организатор - С.М.Коновалов).
1984	Джиллер П.	Ирландия	"Структура сообществ и экологическая ниша" (рус. пер., 1988).
1985	Моисеев Н.Н., Александров В.В., Тарко А.М.	СССР	“Человек и биосфера: Опыт системного анализа и эксперименты с моделями” - результаты глобального моделирования с помощью модели “Гея”, созданной в ВЦ АН СССР.

1985	Макинтош Р.	США	“Предпосылки экологии. Концепция и теория” - дан общий очерк происхождения, становления и развития современных экологических концепций.
ПЯТЫЙ ПЕРИОД			
1986	Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.	США	“Экология: Особи, популяции, сообщества”, в 2 т. (рус. пер., 1989).
1986, 27 августа			Экофорум за мир - мировое экологическое движение.
1987	Яблоков А.В.	СССР	“Популяционная биология”.
1987	Брундтланд Г.Х. (председатель комиссии и отв. редактор)	Норвегия	“Наше общее будущее. Доклад Международной комиссии по окружающей среде и развитию (МКОСР)” (рус. пер., 1989) - описание основных принципов формирования концепции устойчивого развития цивилизации.
1988		СССР	Впервые создано Министерство по охране окружающей среды и сеть комитетов во всех субъектах Российской Федерации (в настоящее время - Государственный комитет РФ по охране окружающей среды).
1988	Быков Б.А.	СССР	“Экологический словарь” - содержит около 1500 терминов и понятий по экологии.
1988	Вайнер (Уинер) Д.	США	“Экология в Советской России. Архипелаг свободы: заповедники и охрана природы” (рус. пер., 1991) - интересное исследование о трудном становлении заповедного дела в нашей стране.
1988	Ревелль П., Ревелль Ч.	США	“Среда нашего обитания”, в 4 т. (рус. пер., 1995) - полезное пособие справочного характера.
1988	Чернова Н.М., Былова А.М.	СССР	“Экология” - один из наиболее удачных учебников по общей экологии для вузов.
1988, ноябрь		СССР	Создан Экологический фонд СССР - общественный денежный фонд для финансирования природоохранных программ (первый президент фонда - д.филос.н. Гирусов Э.В.)

1989	Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.	СССР	“Словарь понятий и терминов современной фитоценологии” - содержит более 1000 терминов и понятий по геоботанике и экологии.
1989		Франция	Создана Федерация профессиональных экологов Европы - объединяет около 7 тыс. специалистов Бельгии, Великобритании, Германии, Испании, Италии, Люксембурга, Португалии, Франции и Швейцарии; имеет своих представителей в Румынии, России и Финляндии.
1990	Гиляров А.М.	СССР	“Популяционная экология”.
1990	Дедю И.И.	СССР	“Экологический энциклопедический словарь” - содержит более 8000 терминов и понятий по экологии.
1990	Реймерс Н.Ф.	СССР	“Природопользование: Словарь-справочник” - содержит более 5000 терминов и понятий по экологии и природопользованию.
1990	Миллер Т.	США	“Жизнь в окружающей среде”, в 3 т. (рус. пер., 1993-1995).
1990		Голландия	Создан журнал “Journal of Vegetation Science”.
1990	Небел Б.	США	“Наука об окружающей среде: Как устроен мир”, в 2 т. (рус. пер., 1993); первое изд. 1981 г.
1991	Коласа Дж., Пикет С. (отв. редакторы)	США	Сборник “Экологическая гетерогенность”, в котором собраны работы Р.Макинтоша, П.Кэди, Б.Милне, Т.Оллена и др., развивающие идеи о существенной гетерогенности экологического пространства и времени.
1992	Маргалев Р.	Испания	“Облик биосферы” - теоретическая монография, право на первое издание которой было предоставлено автором изд-ву "Наука". Рассмотрены информационные аспекты функционирования экосистем, предложен индекс зрелости экосистем, показана связь сукцессий экосистем и эволюции входящих в нее популяций.

1992, июнь		Бразилия	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 биологическому разнообразию и другие документы. Делегацию России возглавлял вице-президент А.В.Руцкой.
1993, 6 января		Россия	Создана Российская экологическая академия (президент - академик А.Л.Яншин).
1993		Россия	Создан Центр экологической политики России (руководитель - чл.-корр. РАН А.В.Яблоков).
1994		Россия	Начало работ по Государственной научно-технической программе "Биологическое разнообразие".
1994	Реймерс Н.Ф.	Россия	“Экология. Законы, правила, принципы и гипотезы” - одна из первых монографических работ, в которой систематизированы теоретические конструкции в экологии.
1995, 4-5 июня		Россия	Первый Всероссийский съезд по охране природы (г.Москва) *.
1995	Миркин Б.М., Наумова Л.Г.	Россия	“Экология России” - один из наиболее удачных отечественных школьных учебников по экологии.
1995 1 августа		Россия	Создан Неправительственный экологический фонд им.В.И.Вернадского с целью формирования экологического мировоззрения, поддержки экологических инициатив и пропаганды научного наследия В.И.Вернадского.
1997, 23 июня		США	Межправительственная конференция на специальной сессии Генеральной Ассамблеи ООН “5 лет после Рио (Рио+5)”. (г.Нью-Йорк). Делегацию России возглавлял премьер-министр В.С.Черномырдин.

* На самом деле, Первый Всероссийский съезд по охране природы состоялся в г.Москве 23 сентября 1929 г.

1.2. СМЕНА ПАРАДИГМ В ЭКОЛОГИИ

Для "классической экологии" (в контексте содержательного, физического подхода, оформившегося в работах Р.Мак-Артура конца 60-х годов; см.: Семёнова, 1989, с. 76) экологический мир был стабильным или стремящимся к стабильности; предсказуемым, в силу своей детерминированности (биотическими взаимодействиями или условиями среды); находящимся в первую очередь под воздействием конкурентных отношений; экологический мир представлялся дискретным (а это ставило классификацию экосистем "во главу угла" экологического исследования); он был гармоничен внутри себя и, что наиболее фундаментально, - он был объективен (т.е. идеальный мир классической экологии отвечал реальному экологическому миру). По-видимому, экология находилась в состоянии "нормальной науки" в понимании Т.Куна (1977). Как и свойственно науке в этом состоянии, не подвергались сомнению фундаментальные понятия, составляющие основу "реальности" (такие, как время, пространство и специально экологические - конкуренция, сообщество и т.п.; Розенберг, Смелянский, 1997).

Нельзя сказать, что такое представление об экологическом мире оказалось совершенно неверным. Строго говоря, это не так. Но возникли серьезные трудности для "классического" понимания реальности и самого представления об объективности этой реальности. Практически все они связаны с понятиями масштаба и гетерогенности. Под гетерогенностью понимают просто тот факт, что нечто состоит из частей различного типа (Kolasa, Rollo, 1991). Масштаб же - характерный интервал единиц пространства или времени, в которых мы рассматриваем объект (состояние или процесс).

Всегда было очевидно, что экологические системы гетерогенны и разно(много-)масштабны. Но классическая экология строила свою теорию, не слишком вдаваясь в эти особенности ее объектов. Положение начало меняться где-то с начала 80-х годов, хотя точная дата, в сущности, не важна. Назовем здесь лишь этапную работу Д.Симберлофа (Simberloff, 1980), который одним из первых (антитезы подходам Р.Мак-Артура) рассмотрел замену детерминистских представлений о взаимодействиях популяций на стохастические, подчеркнул превалирование концепции континуума над дискретностью экосистем и отказ от конкуренции как основного фактора формирования сообщества, вновь поставил задачу изучения экосистем в их развитии (включая и эволюционные факторы). Более подробно развитие новых идей в экологии можно проследить по наукометрическому обзору Р.Макинтоша (McIntosh, 1991); о разных шкалах пространства и времени для фитоценологических объектов писал Б.М.Миркин (1990). Итак, что же произошло с экологическим миром (см. Розенберг, Смелянский, 1997)?.

1. Пришло понимание субъективности образа экологического мира. Действительно, абсолютно все заключения относительно сообщества зависят от масштаба, в котором его изучают. Роль масштаба была ясна и раньше (Whittaker et al., 1973; Whittaker, Levin, 1977), но то был *реально* существующий масштаб реальных сообществ. В новой экологии произошло осознание того, что масштаб может быть связан не с природой, а с наблюдаемым паттерном, соответствие которого "реальности" - отдельный сложный вопрос. Таким образом, наблюдатель сам определяет, что он сможет увидеть, - восприятие экологического мира стало осознанно субъективным.

2. **Экологический мир перестал быть понятным и объяснимым.** Большинство представлений классической экологии - о конкуренции, экологической нише, пищевых сетях и т.п. - являются неадекватными (фактам) упрощениями. Экологический мир, представляющий собой "матрешку" огромного (хотя, возможно, и конечного) числа масштабов, в каждом из которых объект имеет особую масштаб-специфическую гетерогенность, не может быть адекватно описан в терминах классических взаимодействий. Так, отношения двух видов, воспринимающих среду в разном масштабе, не могут быть корректно описаны уравнениями Лотки-Вольтерра или в рамках концепции экологической ниши. В связи с этим распространяется недоверие к формальному экологическому аппарату (классическая экология - довольно сильно математизированная наука; Allen, Hoekstra, 1991; Keddy, 1991).
3. **Пространство перестало быть простым.** Пространство (как "реально-физическое", так и "абстрактно-нишевое") в классической экологии, в сущности, не отличается от геометрического евклидова пространства. Хотя еще в 20-х годах В.И.Вернадским (1988, с. 210, 273) было четко сформулировано положение о неравенстве реального пространства пространству евклидовой геометрии, особенно для живых систем. При этом, он имел в виду совсем не те свойства пространства, которые сказались на кризисе его понимания в экологии 80-х годов. Здесь ключевыми оказались все те же понятия масштаба и гетерогенности. Пространство "рассыпалось" на множество несопоставимых (или, вернее, нетривиально сопоставимых) подпространств, отличающихся масштабом. Сосуществующие в некоем масштабе элементы в другом масштабе могут оказаться разделенными или вовсе не существующими друг для друга. Более того, хотя бы в некоторых случаях, "обычное" физическое пространство экологических систем имеет не обычную, а фрактальную (дробную) размерность (Milne, 1991). И наконец, нишевое пространство, видимо, совершенно не обязательно должно быть евклидовым. Скорее, следует ожидать обратного (Allen, 1987). Итак, пространство экологического мира оказалось весьма далеким от здравого смысла и позитивистского представления о реальности.
4. **Время также перестало быть простым.** Прежде всего, оно в новом экологическом мире неотделимо от пространства. Действительно, в этом мире время может быть введено только посредством сравнения скоростей каких-либо экологических процессов. В общем случае эти скорости неодинаковы в разных точках пространства, что порождает временную гетерогенность. Но она же является пространственной при мгновенном наблюдении (Kolasa, Rollo, 1991). Это можно проиллюстрировать простым примером. Хорошо известно, что в полупустыне экосистема представляет собой мозаику пятен нескольких типов растительности и почв, возникшую вследствие различной степени засоления. Казалось бы - типичный пример пространственной гетерогенности. Но каждое пятно проходит последовательно все стадии засоления - рассоления. Это циклический процесс, только скорости его (или фазы) в разных пятнах не совпадают. Итак, мы имеем временную гетерогенность. Другой аспект - наблюдаемая структура экологической системы зависит от восприятия наблюдателем ее пространственной гетерогенности, которая, в свою очередь, зависит от скорости перемещения наблюдателя относительно системы. С увеличением масштаба пространства увеличивается и масштаб времени (Kolasa, Rollo, 1991; Waltho, Kolasa, 1994).

Собственно говоря, сама мысль об интуитивном восприятии неразделимости пространства и времени в объектах всех естественных, особенно биологических, наук высказывалась, опять-таки, В.И.Вернадским (1988, с. 223). Но в классической экологии полностью господствует ньютоновская идея абсолютного, независимого ни от чего времени. Существенно также то, что для разных элементов экологической системы (членов сообщества) масштаб времени специфичен и неодинаков, так же, как и масштаб пространства. Это накладывает такие же ограничения на правила классической экологии, как и масштабная гетерогенность пространства.

5. **Экологический мир стал динамическим.** Если для классической экологии он был в целом стабильным, а нарушения равновесия воспринимались скорее как исключения, то теперь "нарушение" - одно из ключевых понятий. Экологические системы представляются сплошным потоком разномасштабных нарушений их структуры. Никаких стабильных систем нет. Все они, в каждый данный момент времени - мозаика пятен, в разной степени нарушенных и восстановленных. Нарушение - едва ли не главный инструмент создания всех видов гетерогенности (Pickett et al., 1989; Kolasa, Rollo, 1991; Armesto et al., 1991). Теперь уже стабильность (или, скорее, стационарность) оказывается редкими островками в океане изменений - уничтожения и возрождения. Красивую аналогию такого рода стабильности предлагал еще В.Н.Беклемишев (1964, с. 22): "...живой организм (и экосистема. - *Ремарка наша*) не обладает постоянством материала - форма его подобна форме пламени, образованного потоком быстро несущихся раскаленных частиц; частицы сменяются, форма остается". Динамика экологических систем - популяций и сообществ - часто оказывается хаотической. Хаос (в математическом смысле) возникает и в моделях (см., например, Hastings, Powell, 1991; Фрисман, Скалецкая, 1992), и в эмпирических обобщениях (May, 1991; Scheffer, 1991). Кроме прочего, хаотический характер процесса означает, что исходя из данного состояния системы невозможно точно предсказать ее следующее состояние. Можно указать лишь область, в которой будет находиться система, но не точку в этой области (в осях параметров). Заметим также, что в таком мире представления о конкурентно организованном сообществе, инвариантах трофической сети и др., бывшие всеобщими и универсальными в классической экологии, могут быть справедливы только в весьма ограниченных интервалах пространства и времени (добавим - и масштаба).

Итак, мир "новой экологии" находится в постоянном, всеобщем и неупорядоченном движении. Это не бытие, а, скорее, вечное становление.

Черты нового экологического мира проявляются достаточно отчетливо. Ревизии, причём весьма радикальной, подверглись почти все фундаментальные эвристики, что делает вполне корректным употребление здесь понятий Т.Куна (1977) "научная революция", "смена парадигм" и т.д. Тем более, что явно имеет место и ряд неупомянутых выше более частных признаков такой "смены" и "революции". По-видимому, можно заключить, что в течение последних пятнадцати лет экология переживает период смены парадигм. Причем процесс этот сейчас находится на стадии "экстраординарной науки" и еще далек от завершения.

Следует оговориться, что революция в экологии выглядит не столь сокрушающей и всеобъемлющей, какой она была в физике на рубеже XIX-XX ве-

ков. Вероятно, это следствие меньшей формализации и, так сказать, большей целостности экологической теории. Хотя, как видно из обстоятельного разбора В.И.Вернадским (1988) истории представлений о времени и пространстве в физике, разница не так уж велика. Во всяком случае, сегодня старая и новая парадигмы в экологии сосуществуют.

Каково место происходящей в экологии смены парадигм в более общем - общенаучном и даже общекультурном - контексте?

Главные тенденции изменения экологического мира следующие: от объективно существующего - к возникающему в процессе наблюдения; от детерминистического, упорядоченного, понимаемого посредством здравого смысла - к хаотическому, принципиально не понимаемому до конца; от "нормального" евклидова пространства и "обычного" ньютонова времени - к сложно устроенному неевклидову пространству-времени, отличающемуся рядом далеких от здравого смысла черт; от дискретности - к континууму; от стабильности неподвижной гармонии - к потоку нескончаемых изменений, к хаосу (от бытия - к становлению).

Сформулированные без экологической конкретики эти тенденции удивительно напоминают смену парадигм в физике (см., например, Капра, 1994). Действительно, "новый экологический мир" очень похож на "мир новой физики" (Налимов, 1993; Капра, 1994). Напрашивается аналогия между классической экологией и классической физикой, простирающаяся до таких частностей, как двуединая природа этих наук к моменту кризиса (ньютоновская механика и термодинамика, с одной стороны, содержательный и системный подход - с другой). Нетрудно увидеть глубокое сходство между соответствующими членами этих пар. Правда, электромагнитной теории Максвелла можно лишь с большой осторожностью (и весьма поверхностно) сопоставить континуалистское направление в экологии Глизона-Раменского, как сыгравшее похожую роль в подготовке идей новой парадигмы (Миркин, 1989; McIntosh, 1995). Но, собственно, важна не степень сходства, а его источник. А он состоит в том, что в обоих случаях происходит отказ от естественно-научного метода познания мира и, пользуясь выражением С.Грофа (1993, с. 33), от "...ньютоно-картезианского заклęcia механистической науки", под которой здесь понимается некая очень общая, философского (методологического) уровня, общенаучная (для естественных наук) парадигма, берущая начало от И.Ньютона и Р.Декарта (пожалуй, это и есть то общее, что объединяет миры этих двух великих ученых и философов, несмотря на все видимые их различия и длительную полемику между их школами).

Таким образом, смена парадигм в экологии - не просто частный процесс научной революции в "узкой профессиональной подгруппе" (Кун, 1977), который может иметь значение только для членов этой "подгруппы". Она происходит в том же фундаментальном направлении, что и ранее революция в физике.

Надо учесть, что естественно-научный метод познания и ньютоно-картезианская парадигма в данном понимании имеют чрезвычайно важное значение: по сути, они определяют все существование современной европейской (а значит, и мировой) науки в привычном нам смысле. Собственно, представление о науке и научности со свойственными им рациональностью, детерминизмом, объективностью и общим духом безграничного познания есть не что иное, как квинтэссенция ньютоно-картезианской парадигмы. В конеч-

ном счете продуктом ее является весь окружающий нас цивилизованный Мир. Можно сказать, что само осознанное видение Мира европейцами строится на этой парадигме. Поэтому отказ от нее представляет собой что-то очень существенное для нашей цивилизации и прежде всего для нашего Мира (видения этого Мира).

Впрочем, трудно сказать, что здесь первично. Быть может, смена парадигм и в науке, и в культуре вообще, - лишь одно из проявлений некоего общего процесса. Заметим, что в XX веке начала перестраиваться не только "традиционная" европейская наука и связанная с ней культура, но и "традиционное" европейское искусство. Если позволительно говорить о смене парадигм в искусстве, то достаточно вспомнить "новую" музыку (Густав Малер, Альфред Шнитке), "новую" живопись (импрессионизм, абстракционизм, Сальвадор Дали) или "новую" литературу (Франц Кафка, Альбер Камю, Эжен Ионеско, Велимир Хлебников) - полный отказ от традиции (парадигмы) рационализма, упорядоченности и реализма (объективности). Кажется, и само восприятие Мира людьми европейской культуры существенно изменилось в первой половине XX века. Не углубляясь в детали, можно сказать, что общее направление этого изменения все то же: уменьшение ценности здравого смысла, восприятие реальности (в первую очередь социальной) как абсурда, осознание не всемогущества сознания ("ума"), как в смысле ограничения познания и управления внешним относительно человека или человечества миром, так и в смысле ограниченности его роли в мире внутреннем (рост роли подсознательных процессов различного рода), увеличение неуверенности во всем. Все эти тенденции весьма напоминают смену парадигм в науке.

Аналогичные тенденции находим и в философии: интерес к пограничным и необычным состояниям сознания (экзистенциалисты); введение в философию бессознательного (фрейдизм и все мистически ориентированные направления) и, шире, иррационального вообще; возросший интерес к религиозно-философским системам Востока (индуистского, буддистского и даосского корней) и серьезные попытки синтеза их с западной философией или хотя бы с западным мироощущением (Ауробиндо Гхош, Кришнамурти, Ошо, Баха-Улла).

Отсюда, изменение образа экологического мира скоррелировано с неким гораздо более общим процессом изменения миров европейского сознания, что (не говоря об экологии) отмечали С.Гроф (1993), В.В.Налимов (1993) и, особенно, Ф.Капра (1994), обращая внимание на глубокую аналогию мира "новой парадигмы" с мирами мистических религиозных (и нерелигиозных) учений. Действительно ли грядет объединение этих познавательных практик в некий новый Мир? Думается, это было бы весьма диалектично (тезис - антитезис и вот - синтез). Во всяком случае, то, что происходит с экологической картиной Мира, - закономерно и лежит в русле некой общекультурной революции, переживаемой нами сейчас.

В данном контексте (пять периодов в развитии экологии) интересно выделение пяти основных типов познавательных моделей (не считая нулевой), осуществленное Ю.В.Чайковским (1990, 1992):

- *нулевая (религиозная) познавательная модель* - Природа трактуется как Храм и это этико-эстетическое понимание не является, как таковое, познавательным;

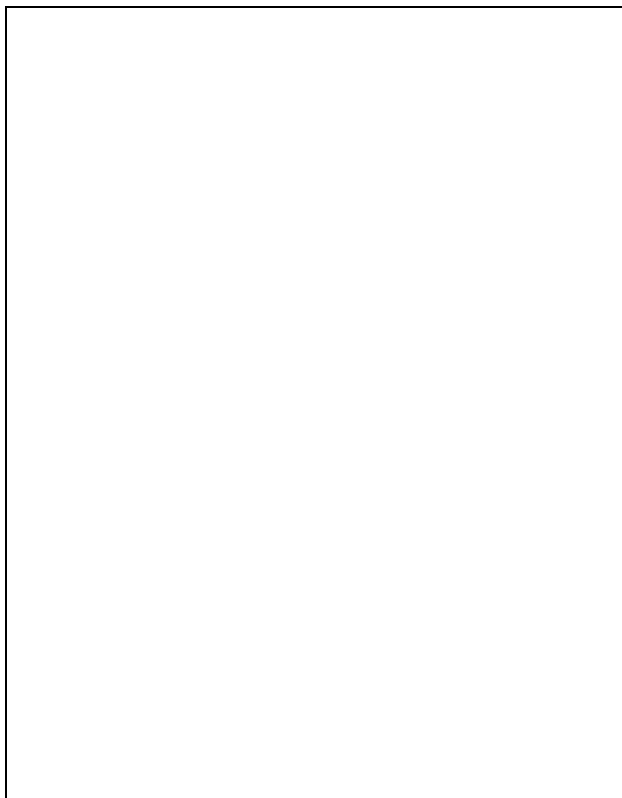
- *схоластическая познавательная модель* - видение Природы как своеобразного текста, который надо уметь правильно прочесть; в рамках этой модели отношение к природе выступало как исполнение божественных предписаний, которые требовалось только правильно понять;
- *механическая познавательная модель* (ньютоновская модель) - Природа как машина (ближе всего - часы); из этих представлений возник «лапласов детерминизм»; тенденция покорения природы была продолжена, но ее обоснованием служила “...не божья воля, а идея *прогресса* (курсив автора. - *Ремарка наша*), ставшая господствующей в эпоху Просвещения” (Чайковский, 1992, с. 72);
- *статистическая познавательная модель* (гиббсова модель) - Природа как совокупность балансов (в физике - принципы сохранения); в статистической модели равновесие исходно, а движение трактуется как отклонение от этого равновесия и переход к другому равновесному состоянию;
- *системная познавательная модель* - Природа уподобляется организму и трактуется как нечто целое и целесообразное (заметим, что такое понимание “системности” весьма своеобразно и отличается от рассматриваемого далее системного подхода; см. разд.2);
- *диатропическая познавательная модель* (модель Мейена) - законы разнообразия составляют основу знания о Природе; “...диатропическая познавательная модель видит природу как *сад*, как *ярмарку*; эти понятия надо отличать от таких чисто функциональных понятий, как огород и рынок. Кроме практической пользы, сад является еще и эстетическим единством; а ярмарка - не только место торговли, но и средство общения, и праздник... Моделируя природу ярмаркой, мы видим в природе не инструмент (часы, весы, авторегулятор), а *общество* (курсив автора. - *Ремарка наша*)” (Чайковский, 1992, с. 79).

Обсуждая взаимосвязь этих познавательных моделей, Ю.В.Чайковский (1992) показывает диалектическое сходство как четных установок (нулевой, механической, системной - общая идея целостности), так и нечетных (схоластической, статистической, диатропической - идея редукционизма или редукции как метода познания). При этом особую роль начинают играть различия: так если статистическая установка всюду ищет баланс и усреднение, то диатропическая - сопоставление и обобщение. Именно через обобщение мы вновь приходим к целостности, но не функциональной (системная модель), “а скорее к интуитивной целостности нулевой модели” (Чайковский, 1992, с. 81).

Последняя познавательная модель (диатропическая) по своей природе плюралистична и предполагает не вытеснение всех предшествующих, а их активное использование. Именно в этом контексте следует понимать и пятый период развития экологии (тенденция объединения представлений детерминированно-популяционного второго периода, детерминированно-синэкологического третьего и стохастическо-популяционного четвертого), и современную парадигму экологического знания (субъективность, необъяснимость, динамичность, гетерогенность пространства и времени).

Завершит этот раздел своеобразная «**Экологическая портретная галерея**», в которой представлены ученые, внесшие (на взгляд авторов настоящего пособия) наибольший вклад именно в развитие теоретической экологии (теоретических конструкций) и чьи портреты... удалось разыскать.

Антуан Лоран ЛАВУАЗЬЕ (Antoine L. LAVOISIER) (1743-1794)



Один из творцов химии - и эколог? Может быть этому способствовал тот факт, что после окончания юридического факультета Парижского университета он слушал курс химии в Ботаническом саду в Париже (1764-1766 гг.)? Или первым из ученых стал систематически применять физико-химические методы исследования в биологии? Или в XVIII веке каждый ученый мог называться натуралистом, естествоиспытателем?

Вероятно, все это определило то, что в 1792 г. А.Лавуазье подготовил доклад Французской Академии наук, действительным членом которой он состоял с 1772 г., под названием “Круговорот элементов на поверхности земного шара”. О том, что это была чисто экологическая работа свидетельствует не только ее название, но

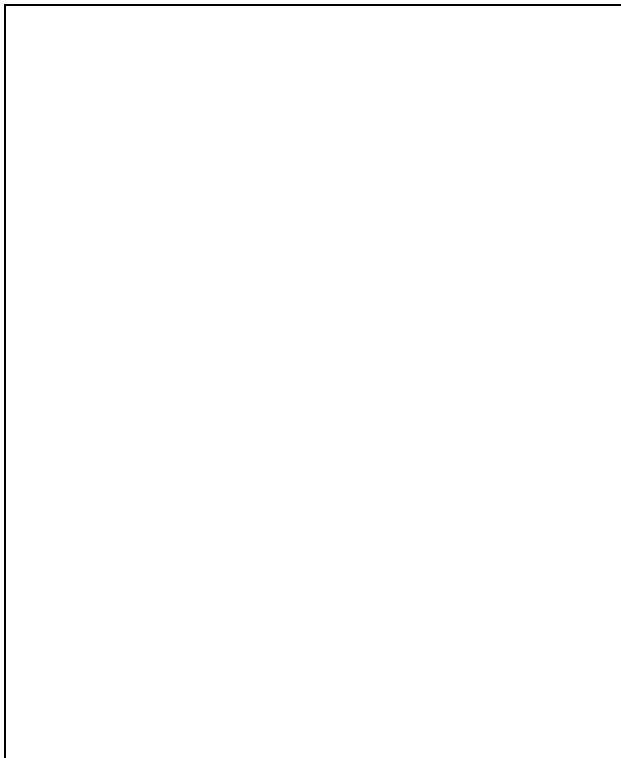
и содержание. “Растения получают из окружающего их воздуха, из воды и из всей неживой природы в целом вещества, необходимые для их организма. Животные питаются либо растениями, либо другими животными, так что в конечном счете вещества, из которых строится их организм, берутся из воздуха или из минерального царства. Наконец, брожение, гниение и сгорание непрерывно возвращают в воздух атмосферы и в минеральное царство те исходные вещества, которые у них позаимствовали растения или животные. Какими путями осуществляет природа этот изумительный круговорот веществ между тремя своими царствами?” (цит. по Каан, 1978, с. 11). “Поскольку сгорание и гниение суть средства, которые природа использует для того, чтобы вернуть в минеральное царство те материалы, которые она из него извлекла, чтобы создать растения и животных, то развитие растений и животных должны представлять собой явления, обратные сгоранию и гниению...” (цит. по: Барбье, 1978, с. 20).

Через 70 лет другой великий естествоиспытатель Франции Л.Пастер (L.Pasteur) в Докладе министру просвещения об успехах химических и биологических наук “Роль брожения в природе” высоко оценил доклад А.Лавуазье, отметил его приоритет в разбиении “...на три составных элемента, к которым сводится проблема непрерывности жизни на поверхности Земли (продуценты, консументы и редуценты. - *Ремарка наша*; цит по: Барбье, 1978, с.12)”.

И кто знает, если бы не гильотина Великой французской революции, мы вели бы отсчет второго этапа в развитии экологии с работ А.Лавуазье, а не Э.Геккеля...

На фотографии фрагмент картины Ж.-Л.Давида «Антуан Лоран Лавуазье и его жена» (1789 г.) Нью-Йорк, Метрополитен-музей

Юстус ЛИБИХ (Justus LIEBIG) (1803-1873)



Юстус Либих получил блестящее образование: он учился в Боннском и Эрлангенском университетах, а также у Ж.Л.Гей-Люссака в Сорбонне. С 1824 г. (т.е. в возрасте 21 года) начал преподавать в Гисенском, а потом и в Мюнхенском университетах. Уже в 1825 г. в Гисене он организовал одну из лучших в Европе аналитических лабораторий, в которой работали и получили путевку в жизнь многие выдающиеся химики. С 1830 г. он иностранный член-корреспондент Петербургской Академии наук.

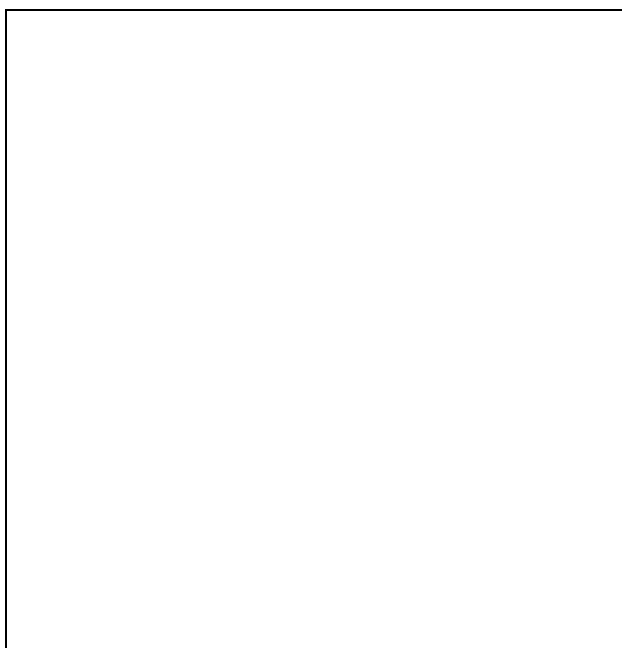
Круг научных интересов Ю.Либиха был крайне широк, но в большей степени - это органическая химия. Он же стал одним из основоположников агрохимии и именно через нее вплотную подошел к экологии.

В 1840 г. Ю.Либих сформулировал свой закон в следующем виде: “Веществом, находящимся в минимуме, управляется урожай и определяется величина и устойчивость последнего во времени” (цит. по: Одум, 1975, с. 139). Таким образом, в формулировке самого Ю.Либиха закон минимума относится только к элементам питания. В дальнейшем этот закон стал применяться к любым экологическим факторам - У.Тейлор (Taylor, 1934) включил в закон, помимо питательных веществ, температуру, время и пр. В.Тишлер (Tischler, 1949, s. 10) сформулировал этот закон в следующем виде: “Состав биоценоза из видов и числа особей определяется тем фактором, который там находится в пессимуме”.

Интересно проследил “взаимопроникновение идей” Ю.Либиха и В.И.Вернадского украинский исследователь В.А.Межжерин (1994, с. 6): “В.И.Вернадский (1940) применил закон (закон Либиха. - *Ремарка наша*), поставив во главу угла максимум. Он утверждает, что количество живого вещества (вся совокупность организмов на планете) стремится к максимуму, и в этом смысле оно постоянно в течение всего геологического времени. Представлено оно не какой-то аморфной массой, а разнообразием форм жизни, которое для каждого геологического периода также оказывается максимальным. Согласно закону Либиха, чтобы удерживать биомассу в стационарном состоянии (в состоянии максимума), какая-то переменная ресурсов должна находиться в минимуме. Таковой оказывается двуокись углерода, которая используется фотосинтезирующими организмами”.

В 1913 г. «закон минимума» был расширен В.Шелфордом (V.Shelford): ограничивает процветание организма не только фактор, находящийся в минимуме, но и избыток фактора. И сегодня по праву этот закон носит имя Либиха-Шелфорда и является одним из основополагающих в факториальной экологии.

Карл (Шарль) Францевич РУЛЬЕ (1814-1856)



Всего 42 года прожил К.Ф.Рулъе - сын пленного французского солдата и русской акушерки. После окончания медико-хирургической академии он служил в полку и только последние 14 лет профессионально занялся наукой, “естественной историей”, став профессором Московского университета. К сожалению, Рулъе-теоретик не оставил какого-либо обобщающего труда с полным изложением своих взглядов, которые во многом предвосхитили положения возникшей через десятилетие экологии. Но его большое число статей определили “лицо” отечественной экологии второй половины XIX и начала XX веков.

В 1852 г. он сформулировал известную метафору о “трех вершках болота” (ее в качестве эпитафии использовал в своей магистерской диссертации его ученик Николай Алексеевич Северцов; см. разд. 5.7). Интересна реакция на этот эпитафию рецензента работы Н.А.Северцова, одного из основоположников ландшафтно-экологического подхода в исследовании природных систем А.Ф.Миддендорфа (1856, с.202): “...даже и самая ограниченная в своих желаниях лягушка не может довольствоваться тремя вершками болот! - подавно ученый”.

К.Ф.Рулъе был блестящим теоретиком и популяризатором - его общедоступные университетские и публичные лекции способствовали пропаганде нового экологического направления. “Исходной теоретической посылкой, имевшей определяющее значение для развития экологических идей Рулъе, был *принцип теснейшей взаимосвязи организма с окружающей средой (выделено нами)* и непрерывного их развития. Недаром Рулъе относят к числу не только основоположников отечественной экологии, но и русских предшественников Дарвина...” (Новиков, 1980, с. 27). “Представить себе животное, отделенное от наружного, заключенное в самом себе, живущее исключительно за счет средств, в самом себе находящихся, значило бы представить себе не только величайший, но даже, по нашим понятиям, невозможный парадокс” (Рулъе, 1845, с. 2). Ну а чем вот это высказывание отличается от определения экологии без использования самого термина «экология»: “Под наружными условиями мы разумеем все то, что действует на животное снаружи, то есть воздух, теплоту, воду, почву, растущие на земле растения, живущих на ней животных и самого человека, когда он действует на какое-либо животное” (Рулъе, 1848; цит. по: 1954, с. 514) ?

В ночь с 9 на 10 апреля 1858 г., возвращаясь домой, К.Ф.Рулъе потерял сознание, упал на мостовую и вскоре скончался, не приходя в себя. На памятнике на Введенском кладбище в Москве выбиты его слова: “В природе нет покоя, нет застоя... В природе всеобщее непрерывное движение и безусловная смерть невозможна” (Райков, 1955, 1956).

Портрет-шарж К.Ф.Рулъе,
нарисованный поэтом А.К.Толстым

Эрнст ГЕККЕЛЬ (Ernst HAECKEL) (1834-1919)

Молодой профессор Йенского университета Эрнст Геккель в 1860 г. познакомился с “Происхождением видов” Ч.Дарвина и эта книга, по словам самого Геккеля, сразу захватила его. А уже через шесть лет он издает важнейший труд своей жизни - “Всеобщая морфология организмов. Общие основы науки об органических формах, механически основанной на теории эволюции, реформированной Чарльзом Дарвиным” (в 2-х томах). Именно в этой работе, посвященной не столько морфологии, сколько проблемам общей биологии, Э.Геккель ввел в научный обиход термин «экология». Впоследствии он неоднократно обращался к нему - назовем лишь широко известную его актовую речь “О пути развития и задачах

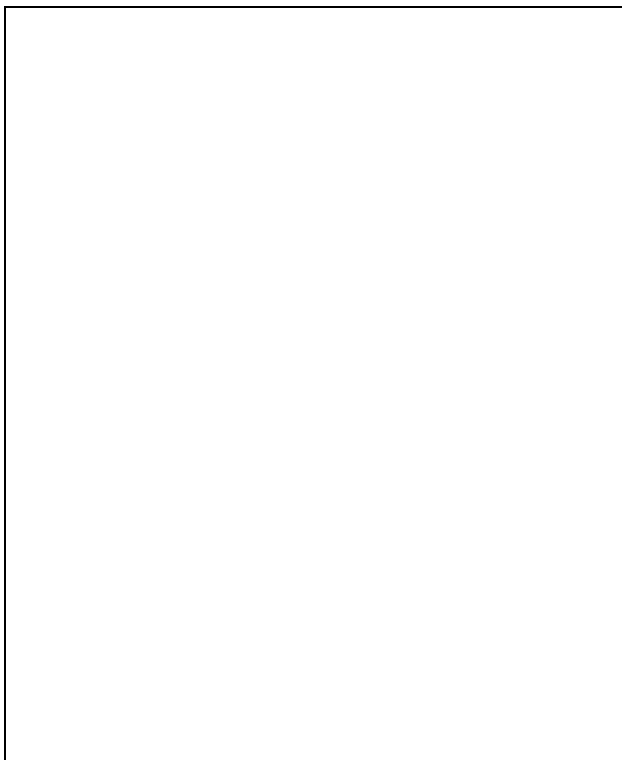
зоологии”, произнесенную на философском факультете Йенского университета в 1869 г. (цитату из этой работы см. в разд.1; даже Ю.Одум ошибается на три года, приписывая первое появление понятия «экология» именно этой работе Геккеля; Одум, 1986, т. 1, с. 12), и монографию “Антропология” (Haeckel, 1874, s. 90), относя к экологии “...все запутанные взаимоотношения животных и растений друг с другом и со средою... а особенно - интересные явления паразитизма, семейной жизни, заботы о потомстве, общественной жизни и т.д.”.

Еще одна достаточно пространная цитата позволяет сравнить представления об экологии Э.Геккеля и К.Ф.Рулье, приведенные выше: “...Что касается природы условий существования, то она для каждого отдельного вида крайне сложна, в большинстве случаев нам далеко или совершенно неизвестна. Выше, говоря об условиях существования среды, мы принимали во внимание преимущественно неорганические - влияние света, тепла, влажности, неорганической пищи и т.д. Однако значительно важнее их и более влиятельны для возникновения и приспособления видов органические факторы, то есть *взаимодействие всех организмов между собой (выделено нами)*” (Haeckel, 1866, Vd. II, s. 243).

Вклад Э.Геккеля в экологию не ограничивается только введением самого понятия «экология». Он одним из первых описал и вплотную подошел к важным теоретическим обобщениям - экологической нише “для каждого отдельного вида в экономии природы имеется определенное число мест” (Haeckel, 1866, Vd. II, s. 243) и консорции (Геккель, 1908, с. 199), дал красивый пример трофической пирамиды (пальмы - насекомые - насекомоядные птицы - хищные птицы - клещи - паразитические грибы; Геккель, 1908, с. 187), ввел понятие «бентос».

Понятие «экология» далеко не сразу вошло в научный обиход, что было связано с трудностью восприятия текста “Всеобщей морфологии”. Популярное изложение тех же идей в “Естественной истории миротворения” (1868) встретило “...восторженный прием у читающей публики” (Новиков, 1980, с. 76).

Василий Васильевич ДОКУЧАЕВ (1846-1903)



В.В.Докучаев родился в с.Милуково Смоленской губернии, в семье сельского священника. Как и полагается, пошел по стопам отца - духовное училище, семинария, академия; но в первый же год учебы в Петербургской духовной академии он ее бросает и поступает на физико-математический факультет естественного отделения Петербургского университета. Он слушает лекции Д.И.Менделеева, А.М.Бутлерова, А.Н.Бекетова, П.Л.Чебышева и других выдающихся русских ученых.

Научный интерес В.В.Докучаева сосредоточился на исследовании почвенного покрова Европейской России, и в особенности “царя почв” - чернозема. Его пояснительная записка к Почвенной карте Европейской России

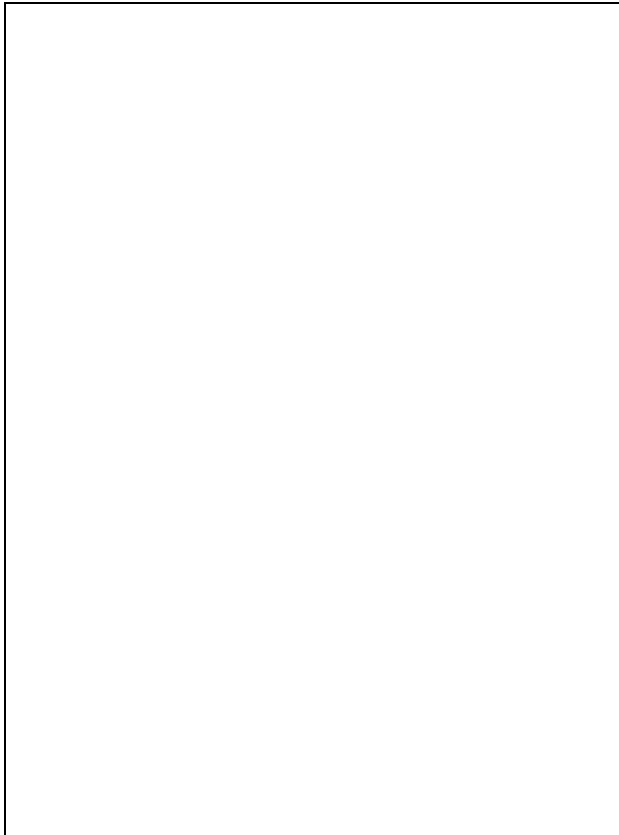
и сама карта демонстрировались на Международном географическом конгрессе (Париж, 1875 г.) и были удостоены золотой медали. В 1883 г. выходит в свет монография “Русский чернозем”. В.В.Докучаев полагал, что чернозем “...для России дороже всякой нефти, всякого каменного угля, дороже золотых и железных руд; в нем - вековечное, неистощимое русское богатство!” (Докучаев, 1954, с. 405). Воистину, “что имеем - не храним, потерявши - плачем”...

В 1892 г. выходит еще одна важная книга - “Наши степи прежде и теперь” (интересен ее подзаголовок - “Издание в пользу пострадавших от неурожая”). В этой работе “озвучено” очень важное теоретическое достижение В.В.Докучаева - “...понимание им ландшафта как динамической системы природных тел и процессов” (Есаков, 1996, с. 267).

Экспедиционными исследованиями на протяжении всей его активной научной работы были охвачены северная граница черноземной полосы, черноземы Украины, Молдавии, Центральной России, Заволжья, Крыма, северные склоны Кавказа. Именно на Кавказе В.В.Докучаев получил подтверждение своему учению о высотной поясности и ландшафтной широтной зональности, что он не без гордости подчеркивал: “...я не только предсказал, но и физически доказал неоспоримо и притом необычно резко выраженное существование на всем Кавказе и Закавказье вертикальных почвенных (и вообще естественно-исторических) зон...” (Докучаев, 1961, с. 331). В 1899 г. выходит еще одна небольшая, но этапная работа - “К учению о почвенных зонах. Горизонтальные и вертикальные почвенные зоны”. Фактически, эта была его последняя работа - в 1900 г. он больным возвращается из поездки в Тифлис (Тбилиси) и его помещают в лечебницу (последние три года он пребывает в состоянии тяжелой психической депрессии).

Его ученик В.И.Вернадский (1922, с. 108) писал: “Это был русский самородок, шедший своим путем, всецело сложившийся в России”.

Вито ВОЛЬТЕРРА (Vito VOLTERRA) (1860-1940)



Это имя хорошо известно всем математикам мира - Вольтерра завоевал мировую известность работами в различных областях “чистой” математики. И каждая из этих работ носит на себе отпечаток индивидуальности автора, а Вито Вольтерра был очень незаурядным человеком.

Он родился 3 мая 1860 г. в Анконе (Италия). Когда ему было два года, умер отец, семья осталась без средств к существованию и получить образование для Вито было весьма сложной проблемой. Однако он блестяще окончил естественный факультет университета во Флоренции и физическую *Scole Normale* в Пизе. Еще подростком он освоил дифференциальное исчисление и, фактически, вновь открыл интегральное исчисление, потребовавшееся ему для решения одной из задач.

Основные работы В.Вольтерра (то, с чем он вошел в историю науки и математики) посвящены математическому и функциональному анализу, математической физике. Он развил (в 1884-1889 гг.) теорию интегральных уравнений, которые названы его именем (уравнения Вольтерра) и являются частным случаем уравнений Фредгольма, исследовал функциональные пространства, ему принадлежат методы интегрирования дифференциальных уравнений с частными производными и пр. (как много говорят эти понятия чуткому уху математика!..)

Интерес В.Вольтерра к решению некоторых биологических проблем возник еще в начале века - в 1900 г. во вступительной речи в Римском университете он указал на необходимость применения математических методов в биологических и социальных исследованиях; следует назвать и его работы 1902-1906 гг., но собственно проблемами математической экологии он увлекся с 1925 г. после бесед с молодым зоологом Умберто Д'Анкона, будущим мужем его дочери Луизы. Именно тогда и была сформулирована модель системы «хищник - жертва» (книга “Математическая теория борьбы за существование” вышла в 1926 г., переведена на русский язык в 1976 г.).

Вито Вольтерра был не только ученым с мировым именем (он член-корреспондент Петербургской Академии наук с 1908 г. и почетный член АН СССР с 1926 г.), но и оригинальным политиком: самый молодой сенатор Итальянского королевства он был последовательным борцом с фашизмом и единственным из сенаторов, кто голосовал против передачи всей полноты власти Муссолини.

Владимир Иванович ВЕРНАДСКИЙ (1863-1945)

Удивительной фигурой в естествознании XX века предстает В.И.Вернадский. “Вернадский был натуралистом в широком смысле этого слова, может быть, последним в истории науки” (Лапо, 1987, с. 5). Труды Вернадского закладывали *новые науки*: радиогеология, биогеохимия, биосферология и ноосферология, науковедение, генетическая минералогия, учение о естественных производительных силах. Энциклопедичность его знаний поражала современников. “Я владею (для чтения) всеми славянскими, романскими и германскими языками” (Вернадский, 1967, с. 96), “сделал уже очень много благодаря способности быстро читать” (Вернадский, 1988, с. 45).

На вопрос анкеты “Что наиболее характерного и наиболее ценного

усматриваете Вы в организации Вами вашего труда как ученого?”, которую он заполнял в год своего 80-летия, В.И.Вернадский (1988, с. 97) ответил: “Я думаю, что скорее всего - систематичность и стремление понять окружающее. Кроме того, я придаю огромное значение вопросам этики”.

Отмечая 125-летие со дня рождения В.И.Вернадского, тогда вице-президент АН СССР и председатель Комиссии по разработке научного наследия академика В.И.Вернадского при Президиуме АН СССР А.Л.Яншин построил следующий ряд мыслителей, определявших научное мировоззрение народов и эпох. Это - Аристотель - Абу Али Ибн-Сина (Авиценна) - Леонардо да Винчи - М.В.Ломоносов (в первую очередь для России XVIII века) - В.И.Вернадский. Вспоминаются слова одного из ближайших сподвижников В.И.Вернадского - А.Е.Ферсмана (1946, с. 56), пережившего Учителя лишь на несколько месяцев: “Десятилетиями, целыми столетиями будут изучаться и углубляться его гениальные идеи, а в трудах его - открываться новые страницы, служащие источником новых исканий... Еще не время углубляться в его огромный архив и многочисленные записи его биографии; еще много лет придется поработать и его ученикам, и историкам естествознания, чтобы выявить основные пути его научного творчества, разгадать сложные, еще непонятные построения его текста. Эта задача лежит на будущих поколениях”.

Самое опасное для любого ученого и его учения - это канонизация. Ценность учения о биосфере и, особенно, ноосфере - в их системности, необходимости проверять, доказывать или опровергать те или иные положения [см., например, дискуссию в «Журнале общей биологии» А.М.Гилярова (1994) и Ю.И.Чернова (1995) и критические заметки в разд. 6.2].

Артур Джордж ТЕНСЛИ (Arthur G. TANSLEY) (1871-1955)

В журнале «Ecology» в 1935 г. была опубликована статья лидера британских геоботаников А.Тэнсли «Использование и злоупотребление концепциями и терминами науки о растительности». По названию - очередная «разборка» между фитоценологами и «утряска» терминологии, которые продолжаются и по сей день. Но эта работа вошла в историю экологии - в ней впервые было введено и определено понятие «экосистема».

Тот факт, что это понятие предложил именно А.Тэнсли весьма символично. Он родился в Лондоне, высшее образование получил в Лондоне и Кембридже, в 1893 г. стал работать ассистентом профессора в университетском колледже Лондона. Как на многих других его современников-ботаников, на него большое влияние

оказала работа датского ученого Е.Варминга (E.Warming, 1895), вышедшая на немецком языке в 1896 г., и чтобы познакомиться с ней А.Тэнсли изучил немецкий язык. Уже с 1913 г. он был признанным лидером английских экологов и фитоценологов, свидетельством чему было избрание его первым президентом Экологического общества Великобритании. В Президентском адресе (Tansley, 1914) он изложил программу экологических исследований в Англии.

«Успех концепции и термина «экосистема» [Tansley, 1935] обязан двум обстоятельствам. Их появление освободило экологов от давних дискуссий по поводу терминов (биома, биоценозы, ассоциации и т.д.), показав, что можно обойтись и без них, а понятие уровня организации, оказавшееся весьма полезным, позволило достойно похоронить предмет многих споров о надпопуляционных единицах биоты и границах между ними. Тем не менее проблема границ сохраняет свою актуальность и в связи с задачами картирования.

Термин «экосистема» помог сосредоточить дискуссию на уровнях организации и их иерархической интерпретации. *Когда область знания претендует на права серьезной науки, то в континууме структур выбирается подходящий уровень рассмотрения (выделено нами).* В экологии таким уровнем является экосистема, состоящая из дискретных живых организмов, результатов их жизнедеятельности (от молекулярных до макроскопических физических структур), а также физической среды, в которой они находятся и функционируют...

Другая причина успеха термина «экосистема», по-видимому, заключается в построении необходимого лексического связующего звена с общей теорией систем. Остается открытым вопрос, действительно ли общая теория систем так же, как и кибернетика, обеспечила новое понимание или же просто привлекла внимание к очевидному» (Маргалев, 1992, с. 13).

Фредерик Э. КЛЕМЕНТС (Frederic E. CLEMENTS) (1874-1945)

Американский эколог Ф.Клементс многие годы был лидером не только американской геоботаники и экологии, но и оказывал огромное влияние [Х.Х.Трасс (1976, с. 95) говорит об “обширной клементсовской школе” динамической экологии] на исследования в Канаде, Англии, Австралии, Индии и даже в Европе. Его научно-публикационная продуктивность была фантастической - 11 книг за 30 лет объемом более 3000 страниц (и это не считая множества “мелких” статей).

Ф.Клементс родился в Линкольне (штат Небраска), там же окончил в 1894 г. университет и начал исследовательскую работу (Небраска - зона прерий).

Краеугольным камнем теоретических построений Ф.Клементса было учение о сообществах как организмах:

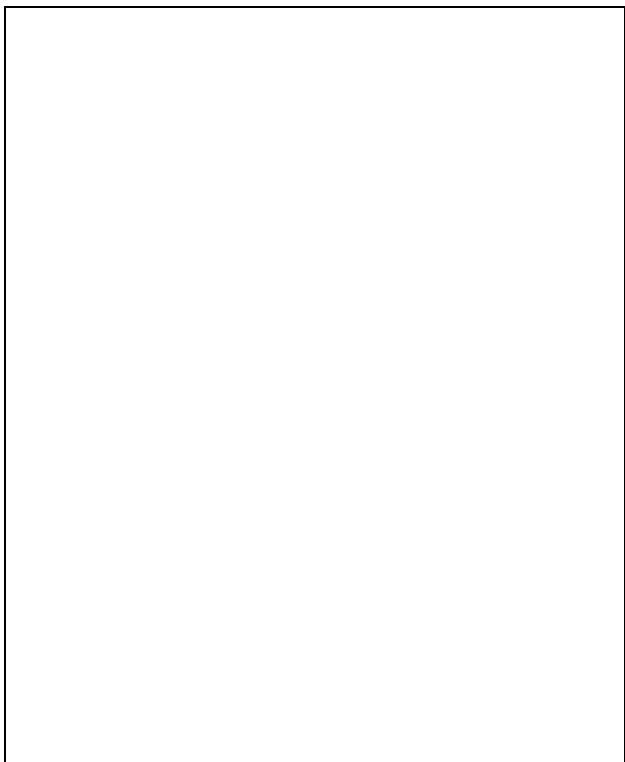
“Единица растительности климакс-формация является органическим энтитетом. Формация зарождается, растет, созревает и умирает как организм... Далее, каждая климакс-формация способна вновь самозарождаться, повторяя точно в более важных чертах ступени своего развития... Климакс-формация - взрослый организм... Сукцессия - процесс репродуцирования формации...” (Clements, 1916, p.124-125). Он «не мог поступиться принципами» и пронес знамя организмизма через всю свою научную жизнь. Так, в “Биоэкологии” подчеркивалось, что “...для смотрящего вперед биолога несомненно, что эта концепция (представление о сверхорганизме. - *Ремарка наша*) служит магической фразой «сезам откройся» для всей грядущей науки, истинной magna carta будущей перспективы” (Clements, Shelford, 1939, p. 24).

Критический разбор этих представлений дан в разд. 5.10; здесь лишь приведем высказывание эстонского эколога А.Я.Вага: “Ошибка, допущенная при отождествлении общества и организмов, состоит в том, что исследователи, находя в них сходные качества, стали считать их гомологами” (Vaga, 1940, p. 20). Сравнение, построенное на аналогии не вскрывает сущности сравниваемых явлений.

Ф.Клементс ввел в экологию и фитоценологию огромное число новых терминов (сотни!); многие из них оказались полезными и прочно вошли в экологическую науку (серийное сообщество, биом), другие справедливо забыты.

Интересна судьба и научных теорий Ф.Клементса - почти все они были со временем отвергнуты основной массой экологов (и представления о сообществе-сверхорганизме, и концепция моноклимакса, и синтаксономическое деление растительного покрова), но они заставляли других исследователей искать аргументы как для их подтверждения [П.Дансеро (P.Dansereau), Р.Коуплэнд (R.Coupland), С.М.Разумовский], так и для их опровержения, давали положительный импульс развитию экологии.

Даниил Николаевич КАШКАРОВ (1878-1941)



Д.Н.Кашкаров после окончания учебы и аспирантуры в Московском университете не сразу пришел к экологии. Он увлекался зоопсихологией (даже выпустил в 1928 г. сводку “Современные успехи зоопсихологии”), сравнительной анатомией позвоночных, интересовался другими проблемами зоологии. Когда ему было уже больше 40, он предпринимает решительный шаг и становится профессором Туркестанского (впоследствии - Ташкентского) университета. Именно здесь и начал формироваться его интерес к экологической проблематике.

Средняя Азия навсегда осталась его любовью. Он выполнил экологический очерк фауны позвоночных района оз.Сары-Чилек, пустыни Бетпак-Дала; итогом этих исследований

стала написанная совместно с ботаником Е.П.Коровиным книга “Жизнь пустыни” (1936).

В 1933 г. Д.Н.Кашкаров переезжает в Ленинград и возглавляет кафедру биологии позвоночных в ЛГУ. Его кипучая энергия и научный авторитет были настолько высоки, что на дискуссии в январе 1934 г. в Ботаническом институте АН СССР “Основные установки и пути развития советской экологии” он выступает одним из основных докладчиков (вторым был академик Б.А.Келлер). И тогда, и позднее он считал, что “...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, да бы, зная эти условия существования, управлять жизнью вида или всего комплекса” (Кашкаров, 1938, с. 10).

Д.Н.Кашкаров своими исследованиями надолго определил лицо советской экологии и зоологии; можно назвать лишь самые крупные работы: “Среда и сообщество. (Основы синэкологии)” (1933), совместно с В.В.Станчинским “Курс зоологии позвоночных” (1935; 2-е изд. - 1940), “Основы экологии животных” (1938; 2-е изд. - 1945) и мн.др. Добавим сюда многочисленные экспедиции, организацию в 1938 г. Первого Всесоюзного экологического совещания, посещение экологических центров США в 1928 г., работа в качестве ответственного редактора сборников “Вопросы экологии и биогеоценологии” (1934-1939 гг.) и др. Д.Н.Кашкаров - “Одум первой половины XX века” для России.

Скончался Д.Н.Кашкаров 26 ноября 1941 г. во время эвакуации из осажденного Ленинграда.

Владимир Николаевич СУКАЧЕВ (1880-1967)

Научная деятельность В.Н.Сукачева, на долгие годы ставшего лидером отечественных геоботаников и экологов, началась в конце прошлого столетия. В это время в научных обществах Петербурга еще работали такие крупные ученые и личности, определившие лицо отечественной экологии, как С.И.Коржинский, А.Н.Бекетов, В.В.Докучаев, Г.И.Танфильев и др. Особую роль в формировании Сукачева-эколога сыграл Г.Ф.Морозов, под воздействием идей которого он начал интенсивное изучение лесов, которые навсегда остались для него объектом № 1. И первая работа (совпадение - но приятно!), в которой уже звучат "теоретические мотивы", - "О ботанико-географических исследованиях в Бузулукском бору Самарской губернии" (1904).

Интерес В.Н.Сукачева к волжским проблемам не ограничился этим "юношеским" исследованием - назовем хотя бы его статью "Об охране природы Жигулей" (1914), сыгравшую заметную роль в заповедовании этой уникальной территории Волги и России.

Уже в 1920 г. В.Н.Сукачев избирается член-корреспондентом, а в 1943 - академиком АН СССР. В 1915 г. он стал членом-учредителем Русского ботанического общества, входил в состав бюро и совета, был первым казначеем РБО, а в июне 1946 г. был избран президентом Общества.

Научная и научно-организационная деятельность В.Н.Сукачева была широка и многогранна - только ее конспективное (и неполное) описание в «Ботаническом журнале» к его 70 и 75-летию (Лавренко, Соколов, 1950; Баранов, 1955) занимают 11 и 8 страниц журнального текста соответственно. Но, пожалуй, основная заслуга В.Н.Сукачева - это создание биогеоценологии - системной науки о структуре и динамике биогеоценозов. В разд. 2.3 дан сравнительный анализ объектов, претендующих на роль основного в современной экологии. Предпочтение отдано «экосистеме», но заслуживает внимания и такой аргумент: "Термины «экосистема», «биосистема» и «биохиора» являются, в сущности, биологическими, и в них не отражено единство организмов и среды. В термине же «биогеоценоз» частица слова «гео», являясь сокращенным выражением понятия «географическая среда», подчеркивает участие также и ее в единстве (ценоз) организма и среды. Поэтому мне представляется, что наиболее рациональным в данном случае термином будет «биогеоценоз»" (Сукачев, 1955, с. 330).

К сожалению, "биогеоценологическая школа Сукачева" оказалась весьма консервативной и не смогла развить это учение, наполнив его "энергетическим содержанием", как это было сделано с экологией.

Леонтий Григорьевич РАМЕНСКИЙ (1884-1953)

В 1908 г. в «Русском ботаническом журнале» (№ 5-6) была опубликована статья Л.Г.Раменского “О возможности количественного применения закона Бергмана-Лейкарта”. Вот как прокомментировал эту работу А.А.Еленкин (1908, с. 203): “Работа Л.Г.Раменского представляет большое значение для мало затронутой области теоретической биологии, которую можно назвать «биомеханикой». Поэтому редакция «Русского Ботанического Журнала», задавшись целью знакомить своих читателей, по возможности, со всеми течениями мысли в современной биологии, с удовольствием печатает эту интересную работу нашего молодого ботаника, намечающую новые пути и задачи теоретических исследований законов роста - как животных, так и растительных организмов”.

Л.Г.Раменский, эта “Золушка фитоценологии” по меткому выражению Б.М.Миркина, родился в Петербурге. В 1901 г. он поступил в Горный институт, в 1904 г. за участие в студенческой демонстрации был исключен, вскоре жестоко избит черносотенцами, долго болел и только в 1906 г., после выздоровления, поступил вольнослушателем в Петербургский университет. В 1910 г. он выступает на XII съезде русских естествоиспытателей и врачей, где формулирует принцип непрерывности изменения растительности и описывает оригинальный метод ее ординации, а после того... сдает экзамен на аттестат зрелости (Работнов, 1953) и оканчивает университет в 1916 г. Потом научная работа под руководством В.Л.Комарова (но самое большое влияние на него оказали исследования Г.Н.Высоцкого), экспедиции, изучение болот и лугов Воронежской области. Именно здесь окончательно формулируется представление о непрерывности растительного покрова: “Смены травостоя степей, лугов и болот решительно опровергают представление о расчленении их на неподвижные единицы (ассоциации, сообщества). Нет застывших группировок, все течет, не считаясь ни с какими условными границами. **Устойчивы не группировки, а только законы сочетаемости растений, они и подлежат изучению** (выделено автором. - *Ремарка наша*)” (Раменский, 1925, с. 20). Приоритет Л.Г.Раменского в формировании концепции непрерывности признан мировым экологическим сообществом.

Л.Г.Раменский никогда не работал в системе Академии наук - более 25 лет он трудился в Государственном Луговом институте (после реорганизации 1931 г. - Всесоюзный Институт кормов); возможно, это связано с некоторой предвзятостью В.Н.Сукачева, который через 13 лет после смерти Л.Г.Раменского признал, что “...он внес много нового в нашу отечественную геоботанику” (Сукачев, 1966, с. 8), но как справедливо заметил Х.Х.Трасс (1976, с. 82) - “...«прошел мимо» Раменского”.

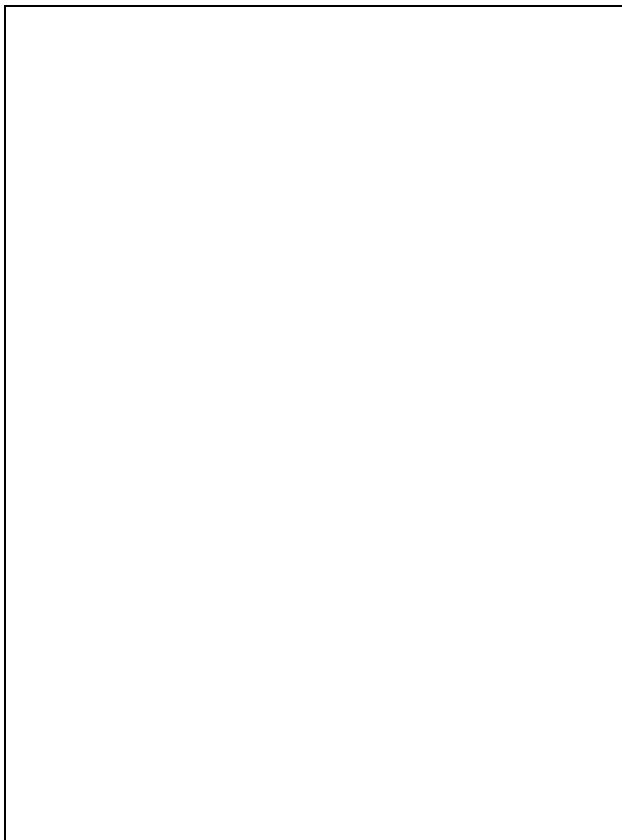
Георгий Францевич ГАУЗЕ (1910-1986)

Г.Ф.Гаузе родился 14 (27) декабря 1910 г. Годы учебы прошли в Московском госуниверситете, который был блестяще окончен в 1931 г., и молодой зоолог был оставлен в нем для работы. Через профессора МГУ В.В.Алпатова, который некоторое время работал в Балтиморе (США) вместе с А.Лоткой, Г.Ф.Гаузе узнает о теоретических моделях конкуренции последнего и предпринимает смелую попытку проверить результаты моделирования в экспериментах на культурах простейших, бактериях и дрожжах. Полученные результаты не были легко интерпретируемыми, но все же Г.Ф.Гаузе приходит к выводу о том, что теоретические построения В.Вольтера и А.Лотки могут “претендовать” на роль фундаментального экологического принципа (Гиляров, 1998).

В 1932 г. Г.Ф.Гаузе публикует результаты своих исследований в журнале «Quart.Rev.Biol.», а в 1934 г. издает в Балтиморе небольшую (на 160 стр.) монографию “Борьба за существование” и публикует статью в журнале «Science». Эти работы сразу делают его одним из известнейших экологов мира. Правда, универсальность его закона не раз подвергалась “обсуждению с пристрастием” - не существует двух абсолютно одинаковых видов и даже небольшие различия можно трактовать как различия их ниш и, тем самым, “оправдывать” совместное сосуществование, несмотря на “изнуряющую конкуренцию”. Так, Ю.Одум (1975, с. 283) замечает, что “...правило Гаузе (два вида не могут одновременно занимать одну и ту же нишу), вероятно, справедливо как для лабораторных, так и для природных популяций, хотя основные доказательства последнего и были получены лишь при случайных наблюдениях. В природе близкородственные виды или виды, имеющие сходные потребности, обычно либо обитают в различных географических зонах, либо избегают конкуренции друг с другом каким-либо иным способом, например благодаря различиям в суточной или сезонной активности или различиям в пище”.

С 1940 г. Г.Ф.Гаузе работает, а потом и возглавляет Институт по изысканию новых антибиотиков АМН СССР. В 1942 г. вместе со своей супругой М.Г.Бражниковой он получает из особого штамма почвенных бактерий (*Vas. brevis* var G.-B.) антибиотик грамицидин «С»; за эту работу ему присуждается Сталинская премия 1946 г., он избирается академиком АМН СССР... и уже никогда не возвращается к экологическим проблемам, навсегда вписавшим его имя в историю экологической науки. По тонкому наблюдению Н.Н.Воронцова (1999, с. 364), Г.Ф.Гаузе, пожалуй, один из трех крупных отечественных биологов (еще К.Бэр и И.И.Мечников), кому удалось не только сменить научное направление, но и достичь в нем больших успехов.

Юджин П. ОДУМ (Eugene P. ODUM) (г.р. 1913)



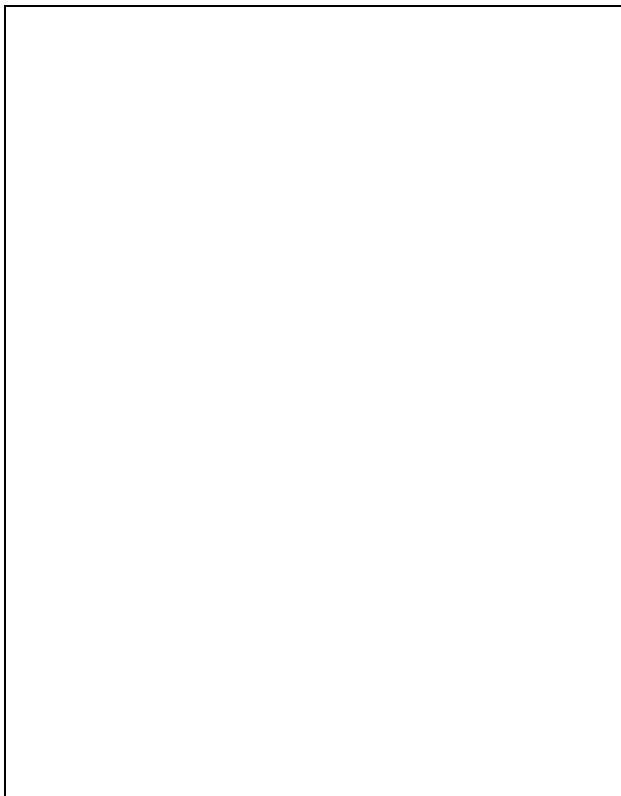
Фамилия Одум хорошо известна и в США, и во всем мире. Старший из Одумов, отец Юджина, - Говард Вашингтон Одум вел свои исследования в южных штатах Америки и обобщил их в монографиях “Южные районы Соединенных Штатов” (1936) и “Районирование Америки” (1938; именно ему была посвящена брошюра Ю.Одума “Экология”, вышедшая в 1963 г. в серии “Современная биология” и переведенная на русский язык в 1968 г.). Брат Юджина - Говард Томас Одум был директором Института морских наук Техасского университета, сейчас - профессор университета во Флориде и продолжает активно развивать “энергетическое направление” в экологии. С конца 60-х годов публикуются работы по морской экологии В.Е.Одума, стали появляться публикации Элизабет С.Одум...

Сам Ю.Одум начинал как эколог-орнитолог и уже одна из первых его публикаций касалась теоретических конструкций и называлась “Концепция биома применительно к распределению северо-американских птиц” (1945). Ю.Одум долгие годы возглавлял кафедру университета в Афинах, штат Джорджия. Еще в 1954 г. он выпустил учебник-монографию “Основы экологии”, неоднократно переиздававшийся с учетом современных экологических представлений и вышедший в русском переводе в 1975 г. (перевод с 3-го изд. - 1971 г.). Большая монографическая сводка Ю.Одума “Экология” также переведена в СССР и вышла в 2-х томах в 1986 г.

В 1998 г. увидела свет последняя монография Ю.Одума “Экология. Мост между наукой и обществом”, в которой он предстает с несколько неожиданной стороны. В этой работе Ю.Одум встает в ряды «энvironmentалистов», внося свою лепту в создание науки, интегрирующей законы биологии и развития человеческого общества - “...экология - интегрирующая наука, имеющая огромный потенциал для создания моста между наукой и обществом, что и подчеркивает новый подзаголовок книги” (р. XIV). Ю.Одум объясняет свой интерес к этой проблематике влиянием книги Ч.Сноу (Snow, 1959) “Две культуры” и стремлением предложить экологию в качестве кандидата на роль “третьей культуры” для связи не только естественных и социальных наук, но и более широко - науки и общества в целом.

Г.Т.Одум и Ю.П.Одум (справа) на международном симпозиуме по экологическому моделированию (Балтимор, США; 3 августа 1998 г.) *Фото Г.С.Розенберга.*

Роберт Х. УИТТЕКЕР (Robert Harding WHITTAKER) (1920-1981)



Роберт Хардинг Уиттекер, профессор университета в Итаке (США) по праву считается одним из выдающихся экологов нашего времени. Он был экологом и биологом самого широкого профиля. Его основополагающие работы по классификации и ординации растительности и экосистем (1962, 1967, 1973), по концепции климатического и другим аспектам динамики экосистем (1951, 1953, 1974), по аллелохимическим взаимодействиям (1970, 1971), по соотношению экологических ниш, экотопа и местообитания (1973), по оценке первичной продукции биосферы (1973), по популяционной демографии (1979), по проблемам видового разнообразия (1977), по обоснованию разделения организмов на пять царств (1969), по методам экологических исследований

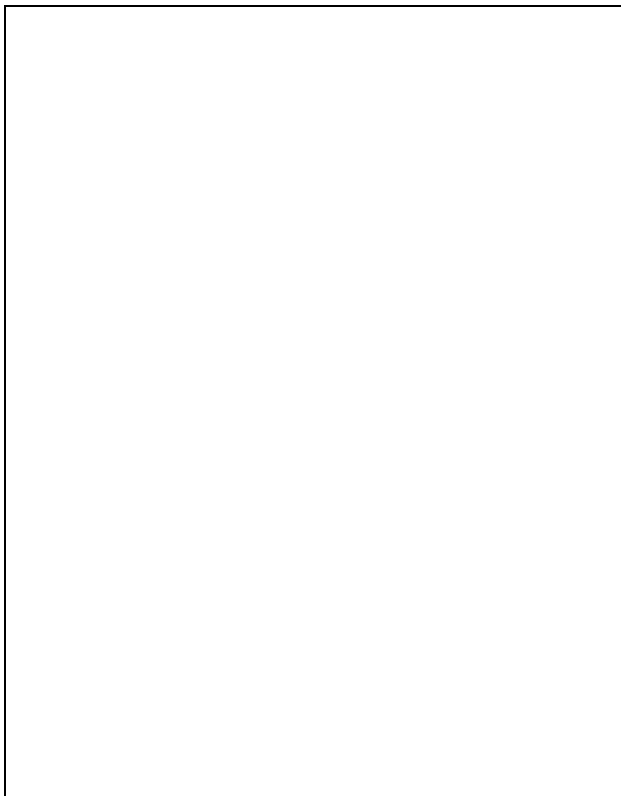
и ряд других вполне соответствовали девизу *“Я заставлю Вас меня цитировать!”* - индекс цитируемости (SCI) Р.Уиттекера самый высокий среди фитоденситологов (Розенберг, 1989) и один из таковых среди экологов в целом.

Обобщающей его научные представления монографией стала книга *“Сообщества и экосистемы”*, вышедшая 2-ым изданием в 1975 г. (рус. пер. - 1980 г.). Эта книга интересна прежде всего тем, что в отличие от многих экологических монографий она написана ботаником и основной “упор” в ней сделан на исследование автотрофной составляющей экосистем.

Определяя понятие «естественное сообщество», Р.Уиттекер различает бактерии и грибы в качестве отдельных компонентов (грибы выделены в отдельное “царство” органического мира); заметим, что сходной точки зрения придерживается и В.В.Мазинг (Masing, 1969, 1975), который рассматривает внутри биоценоза микробоценозы и микоценозы в качестве самостоятельных элементов. Особый интерес в этой книге представляет четвертая глава *“Сообщества и окружающая среда”*, в которой даются ответы на вопросы: как распределены популяции виды вдоль градиентов среды в пределах одного сообщества, каким образом распределены по градиентам типы сообществ, каковы наилучшие способы классификации и ординации этих сообществ и слагающих их популяций, как можно интерпретировать зависимость сообществ от среды в глобальном (планетарном) масштабе.

Все эти теоретические рассуждения и построения Р.Уиттекера несомненно являются существенным вкладом в теоретическую экологию, вкладом, который еще “не востребован” до конца экологами-теоретиками. Думается, что именно в этом причина высокого SCI Р.Уиттекера, который будет расти и дальше.

Роберт МАК-АРТУР (Robert MacARTHUR) (1930-1972)



В экологии мирно сосуществуют две методологические установки - апостериорная, или экстенсивная («давайте собирать материал, а там посмотрим, что из этого получится» - на этом строятся многие рекогносцировочные и режимные наблюдения) и априорная, или интенсивная («сначала было слово...» - предлагается гипотеза, под опровержение или доказательство которой и собирается экологическая информация). Одним из лидеров и основоположников априорного подхода в экологии был Роберт Мак-Артур. Получив математическое образование, он сближается с экологами, группирующимися вокруг Дж.Хатчинсона (в то время уже члена Национальной академии наук США; последнее обстоятельство позволяло печатать работы коллег по его реко-

мендации без общего рецензирования, что особенно важно было для пионерных работ Р.Мак-Артура; см. Гиляров, 1997).

Одна из первых его работ была посвящена анализу соотношения численности разных видов в сообществе (т.н. «модель разломанного стержня»; интересно, что дальнейшее развитие эта модель получила в 1978 г. в «модели экспоненциально разломанного стержня» В.Д.Федорова). Кроме теоретических разработок он осваивает и ведет исследования в природе как эколог-полевик. Так, его работа по анализу характера конкуренции насекомоядных птиц рода *Dendroica* (похожих на наших славок) в хвойных лесах северо-востока США фактически на десять лет предвосхитила понятие «гильдии» (Root, 1967) и расширила представления о пространстве экологических ниш. Эта работа Р.Мак-Артура, опубликованная в 1958 г. в журнале «Ecology», стала основой его диссертации и была отмечена как лучшая экологическая публикация года.

Следующее десятилетие Р.Мак-Артур ведет интенсивные теоретические исследования с Э.Пианкой, Дж.Коннелом, Э.Уилсоном. Совместно с последним он публикует яркую и по идеям, и по изложению, небольшую по объему (всего 200 стр.) книгу «Теория островной биогеографии». Основная конструкция работы - «равновесная теория островной биогеографии», заключающаяся в представлении о том, что «...количество видов, населяющих остров, определяется равновесием между иммигрантами и вымиранием, причем само равновесие имеет динамический характер: виды непрерывно вымирают и замещаются (за счет иммиграции) теми же или иными видами» (Бигон и др., 1989, т. 2, с. 297-298).

Последняя работа Р.Мак-Артура «Географическая экология» (издана в 1972 г.) была написана им стремительно, всего за несколько месяцев, когда он уже знал о диагнозе своей неизлечимой болезни. Ему было всего 42 года...

Николай Федорович РЕЙМЕРС (1931-1993)

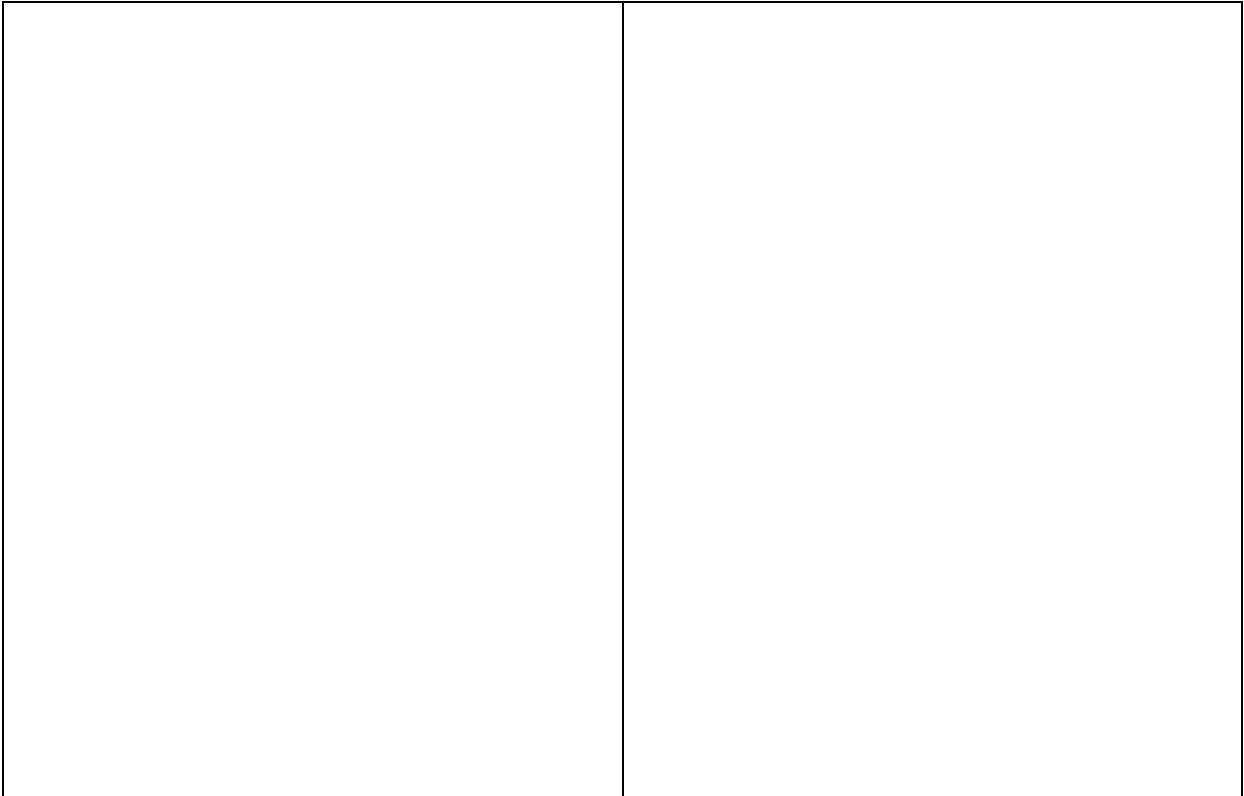
Имя Н.Ф.Реймерса хорошо известно отечественным экологам как автора целого ряда словарей - “Азбука природы (микроэнциклопедия биосферы)” (1980), “Словарь терминов и понятий, связанных с охраной природы” (совместно с А.В.Яблоковым; 1982), “Природопользование” (1990), “Популярный биологический словарь” (1991), “Охрана природы и окружающая человека среда” (1992) и др.; он сумел поднять этот своеобразный “жанр научной литературы” на новую ступень.

Знавшие Н.Ф.Реймерса сохранили память о нем как об ученом-экологе с мировым именем (в равной степени он был биологом, географом и экономистом), активном борце в деле защиты окружающей среды (он стал организатором Социально-эко-

логического союза в конце 1988 г.), прекрасном публицисте, пропагандисте и популяризаторе экологических знаний, блестящем педагоге. Н.Ф.Реймерс был одним из немногих Российских Интеллигентов конца XX века (Борозин, 1993). Он прожил активную и честную жизнь: учеба, университет, аспирантура, кандидатская диссертация, защищенная в 25 лет, экологические исследования в Сибири (монографии “Насекомоядные и грызуны Верхней Лены” совместно с Г.А.Вороновым в 1963 г.; “Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири” в 1966 г.), в Приокском заказнике, в 1968 г. защита докторской диссертации, с 1973 г. работа в системе АН СССР (зав.лабораторией моделирования биоэкономических систем Центрального экономико-математического института АН СССР, главный научный сотрудник Института проблем рынка РАН), участие в создании Международного независимого эколого-политологического университета (Н.Ф.Реймерс - первый декан экологического факультета), принципиальная позиция в многочисленных экспертизах. И все это - на фоне активной научной работы.

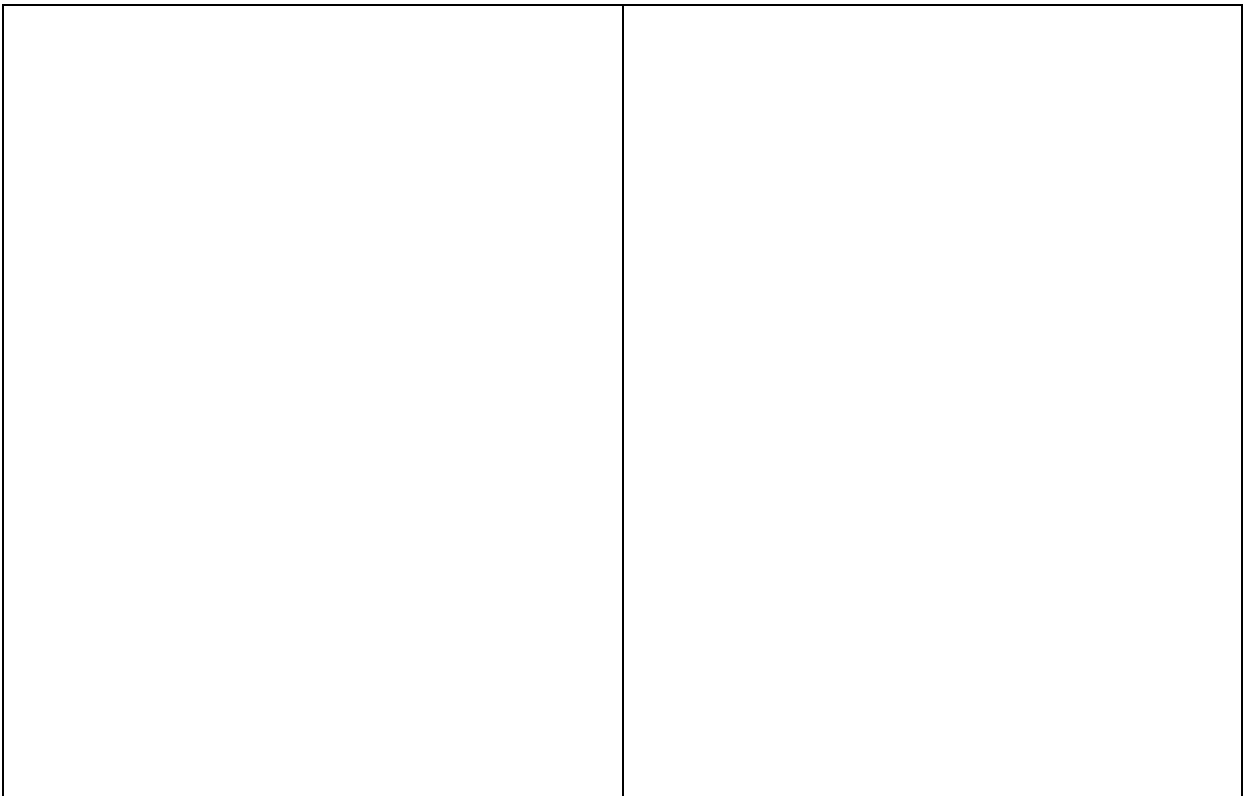
Особое место в его творчестве заняла последняя книга - “Экология (теория, законы, правила, принципы и гипотезы)” (1994), которая по праву может считаться одним из первых крупных обобщений по теоретической экологии (точнее, по теоретическим конструкциям в экологии). В ней в полной мере проявились и смелость, и энциклопедичность знаний, и особый аналитический талант Н.Ф.Реймерса - собрать воедино и создать систему из разбросанных по разным экологическим источникам теоретических конструкций дано не каждому.

Так распорядилась судьба, что этого талантливого человека хоронили в день его рождения (4 февраля) - он не дожил до 62 лет четырех дней.



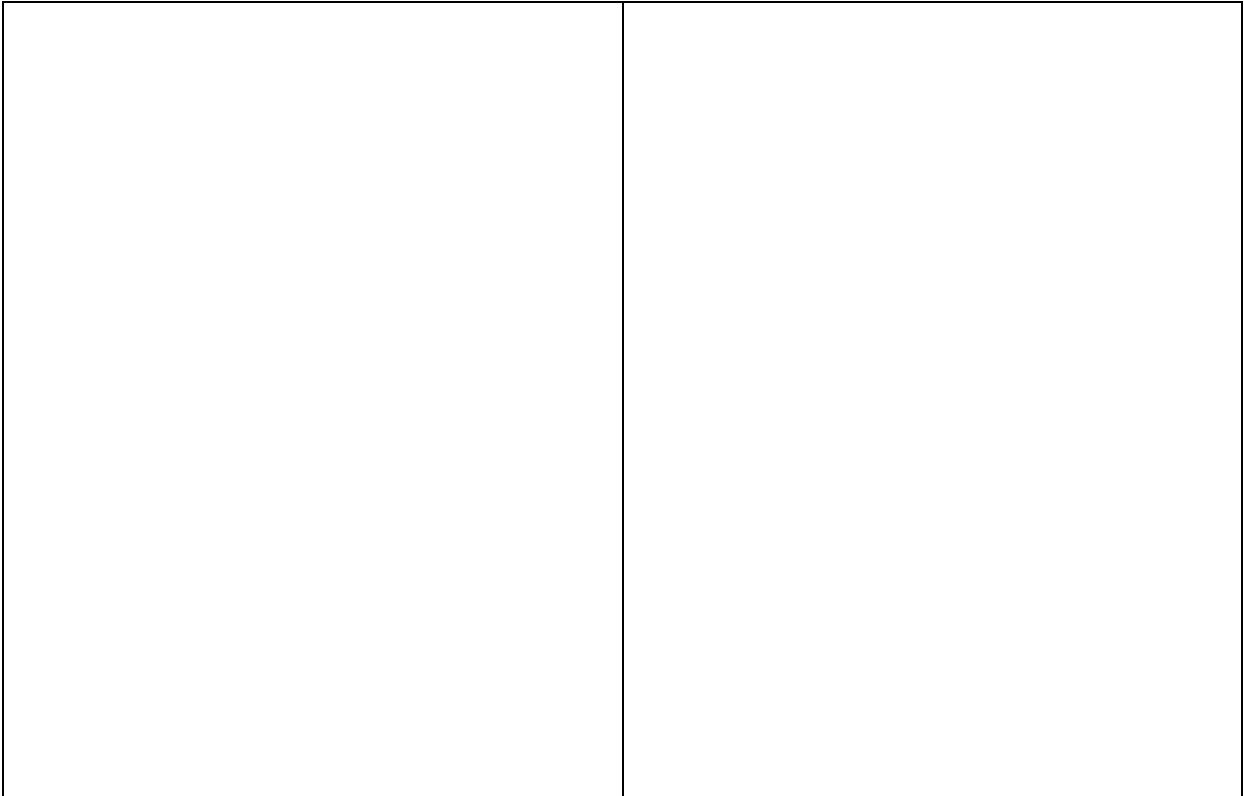
Карл ЛИННЕЙ
(Carl LINNÉ)
1707-1778

Томас Р. МАЛЬТУС
(Thomas Robert MALTHUS)
1766-1834



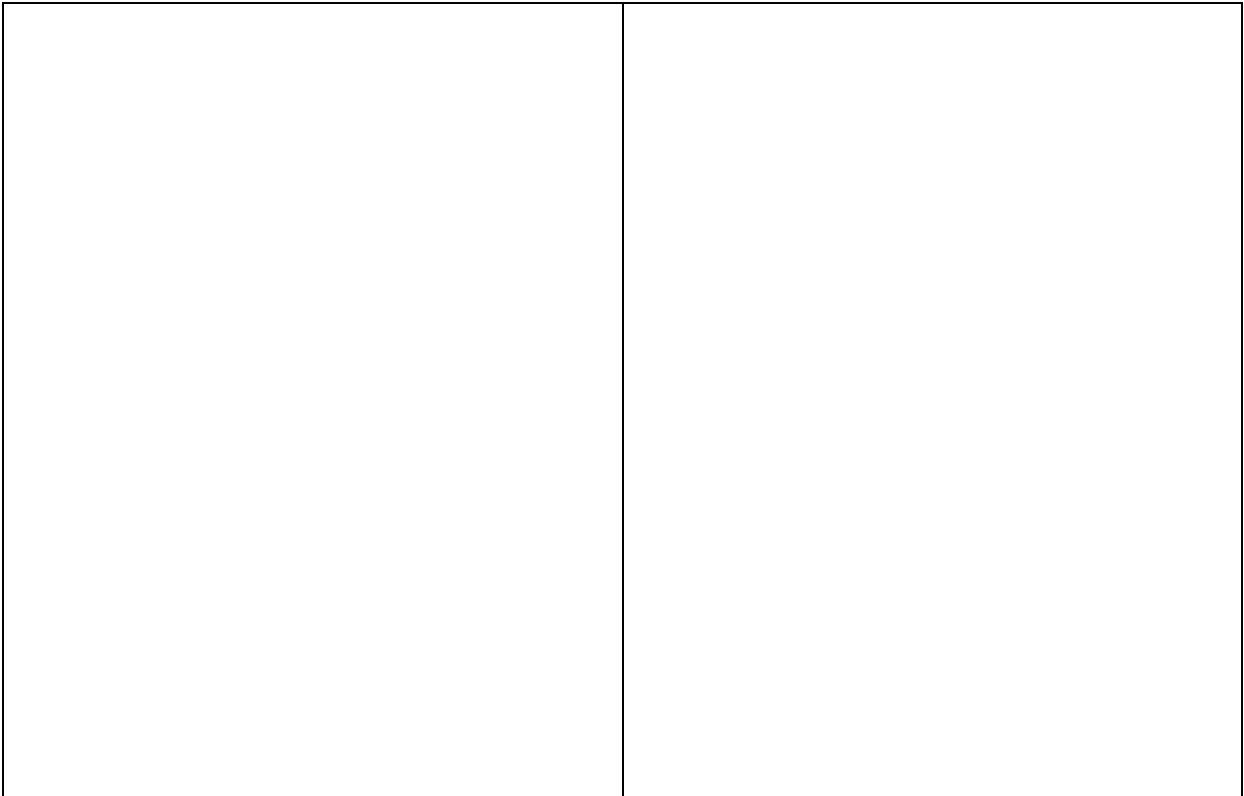
Александр ГУМБОЛЬДТ
(Alexander HUMBOLDT)
1769-1859

Чарльз Р. ДАРВИН
(Charles Robert DARWIN)
1809-1882



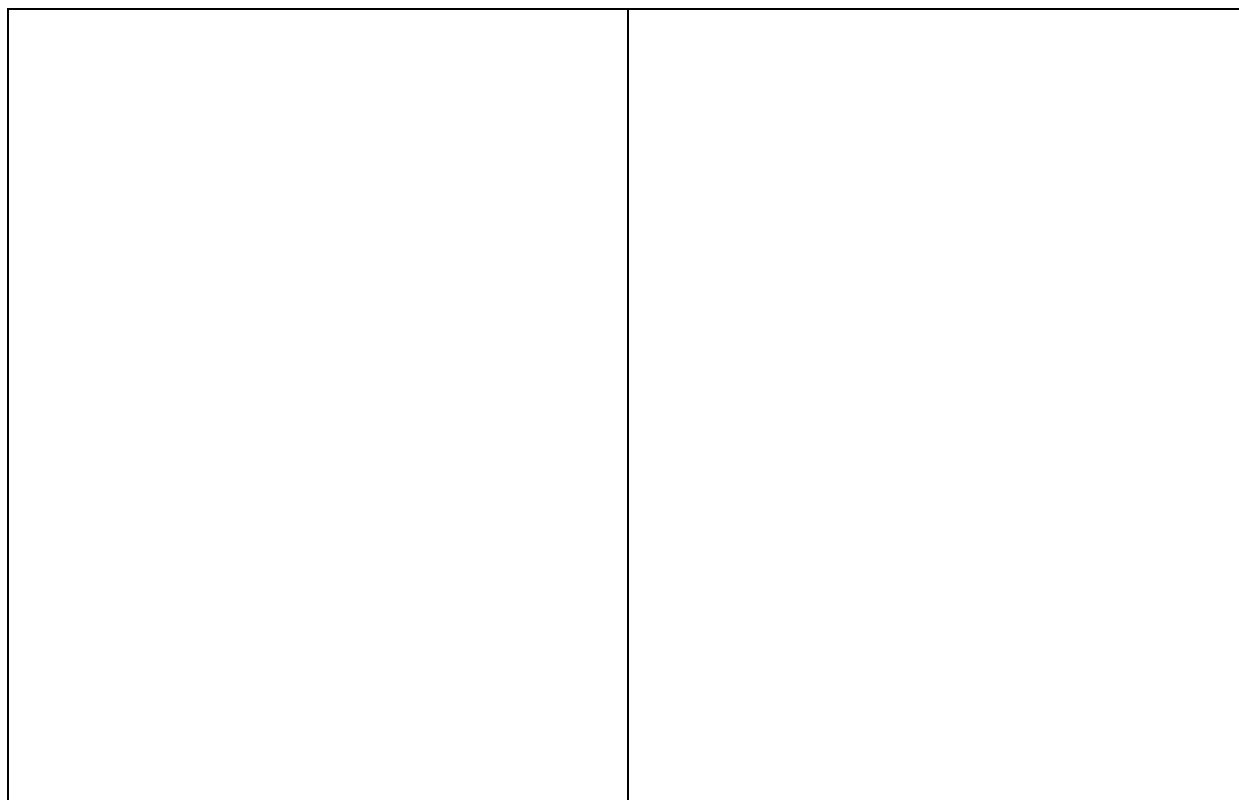
Изидор ЖОФФРУА СЕНТ-ИЛЕР
(Isidor GEOFFROY SAINT-HILAIRE)
1805-1861

Карл А. МЁБИУС
(Karl August MÖBIUS)
1825-1908



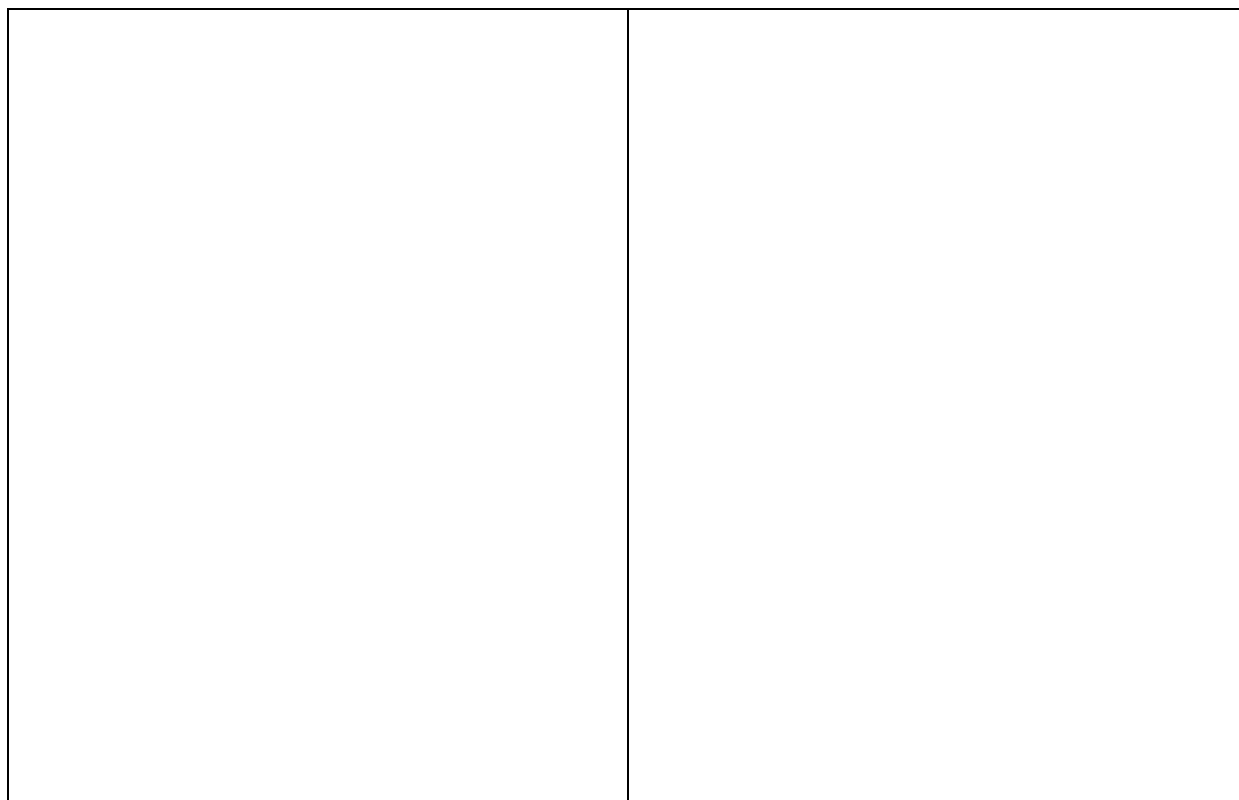
Эдуард ЗЮСС
(Eduard SUESS)
1831-1914

Элизе Жан Жак РЕКЛЮ
(Elisee RECLUS)
1830-1905



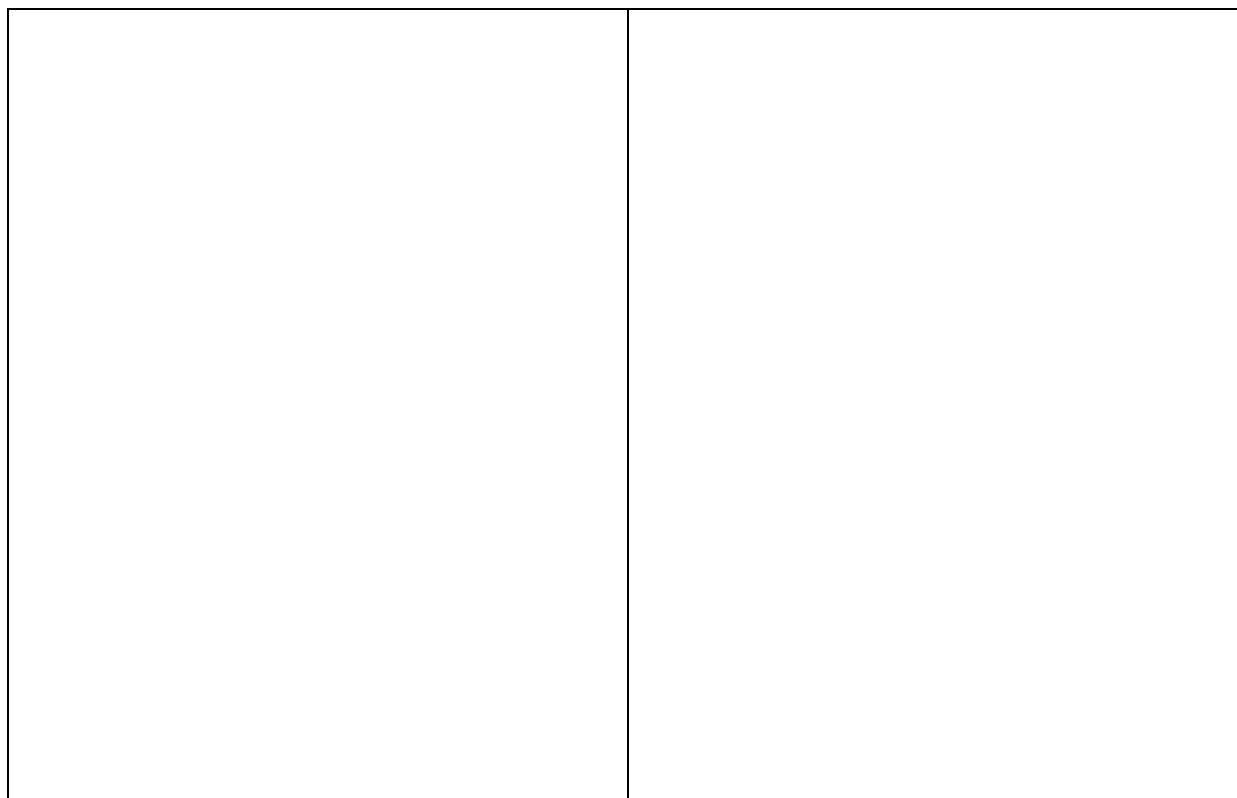
**Иосиф Конрадович
ПАЧОСКИЙ
1864-1942**

**Виктор Э. ШЕЛФОРД
(Victor Ernest SHELFORD)
1877-1968**



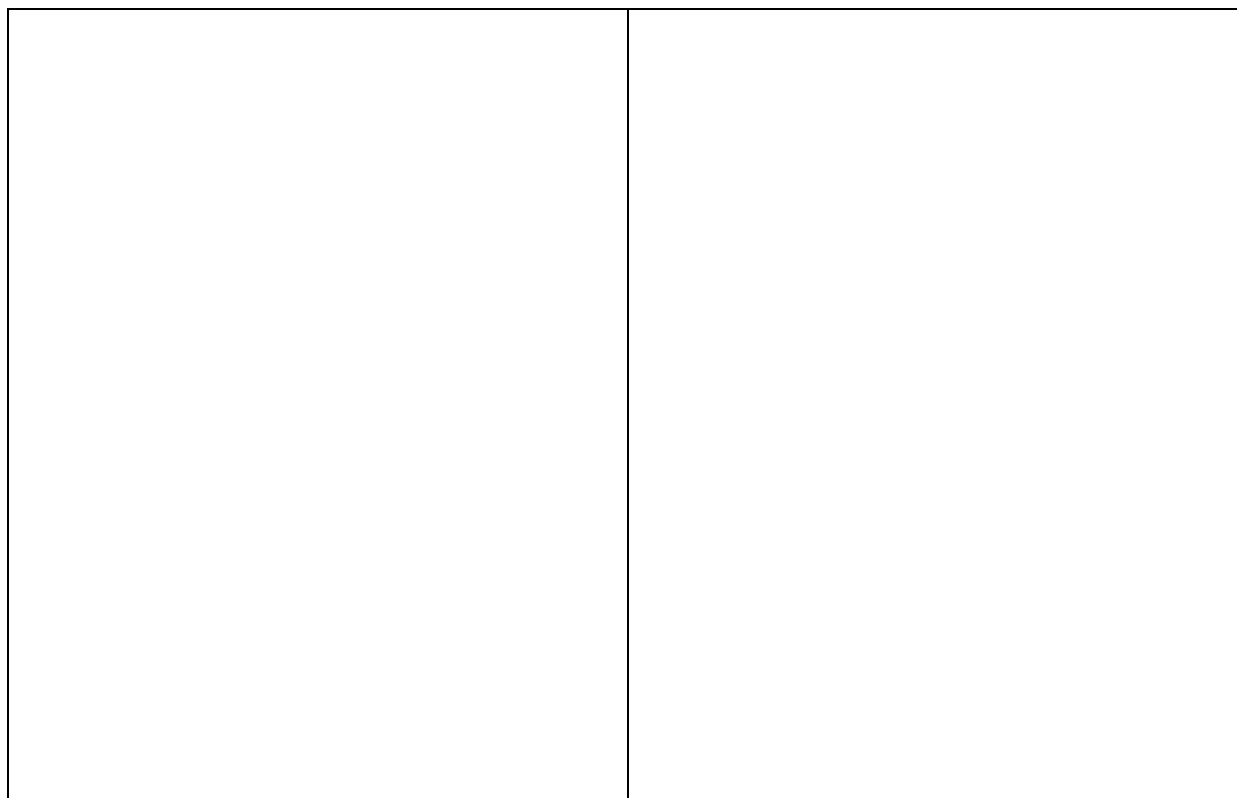
**Жозья БРАУН-БЛАНКЕ
(Josias BRAUN-BLANQUET)
1884-1980**

**Чарльз С. ЭЛТОН
(Charls Sazerland ELTON)
1900-1991**



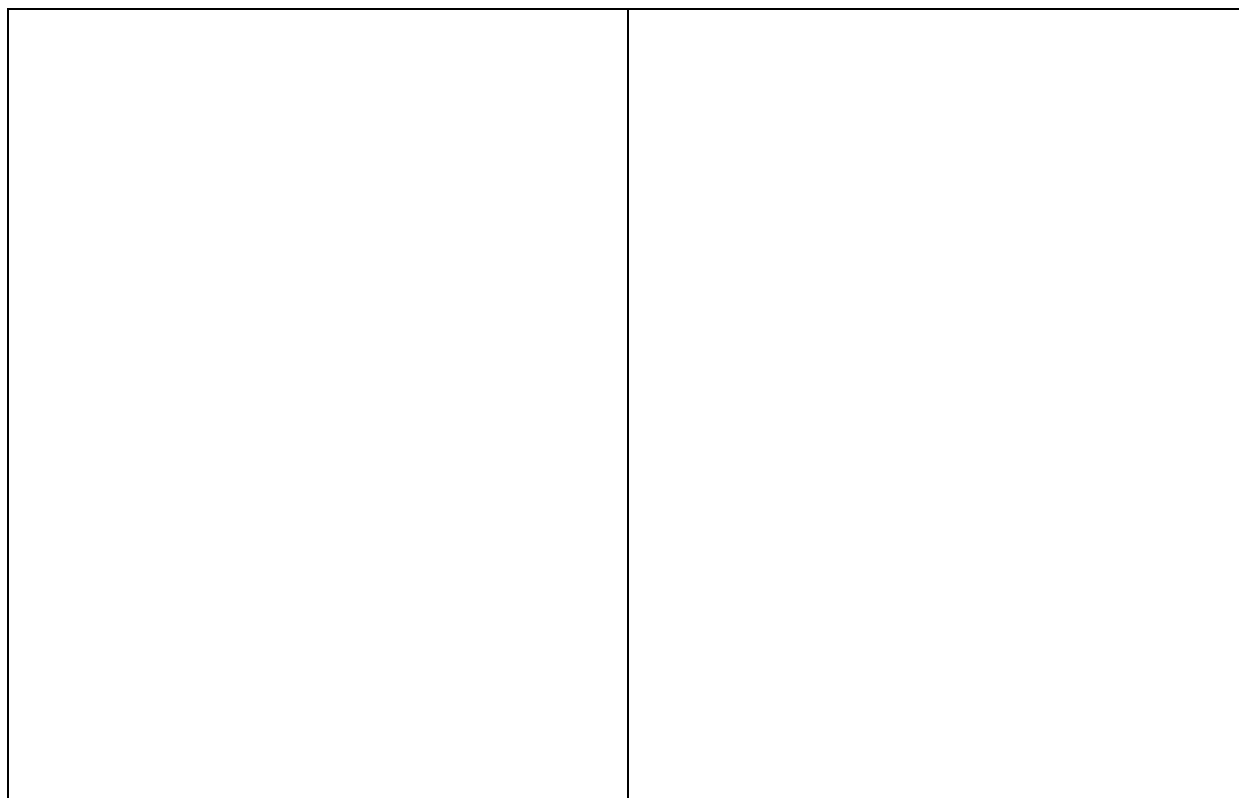
Раймонд ПИРЛ
(Raymond PEARL)
1879-1940

Альфред Дж. ЛОТКА
(Alfred James LOTKA)
1880-1949



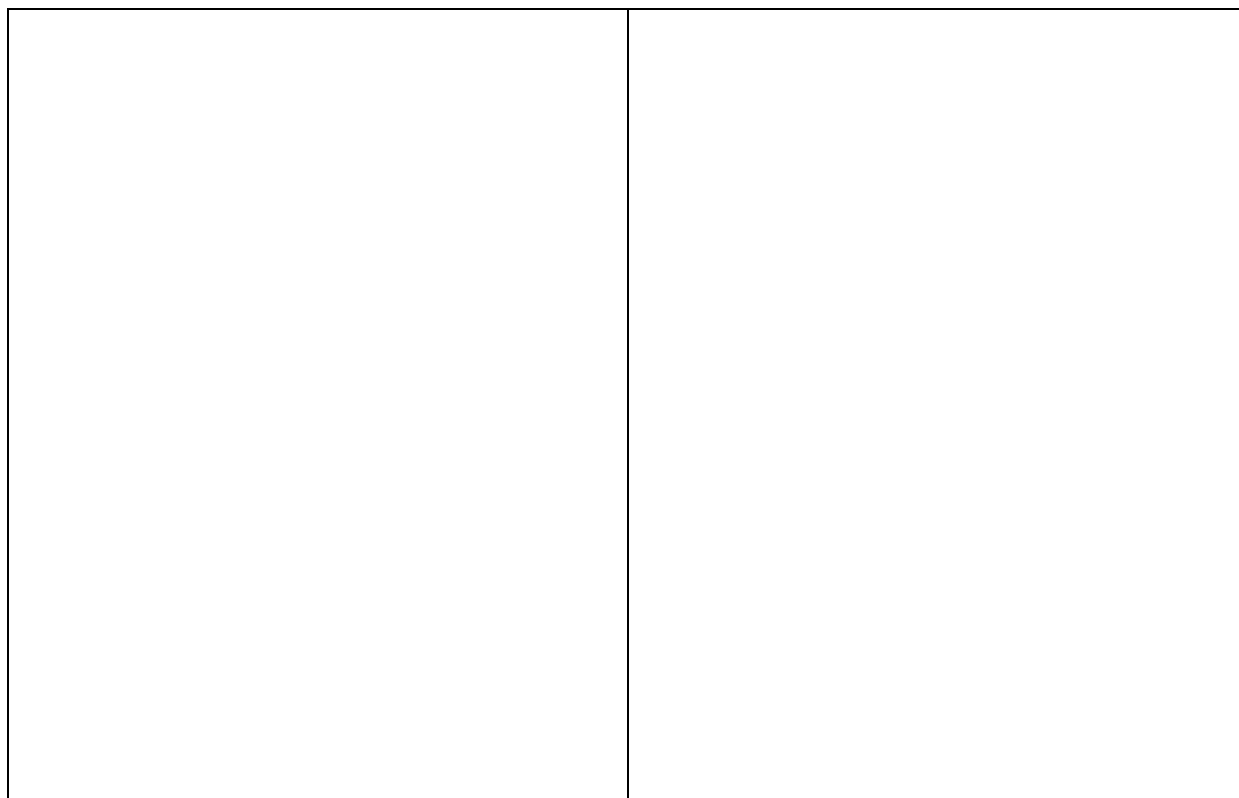
Валентин Александрович
ДОГЕЛЬ
1882-1955

Владимир Николаевич
БЕКЛЕМИШЕВ
1890-1962



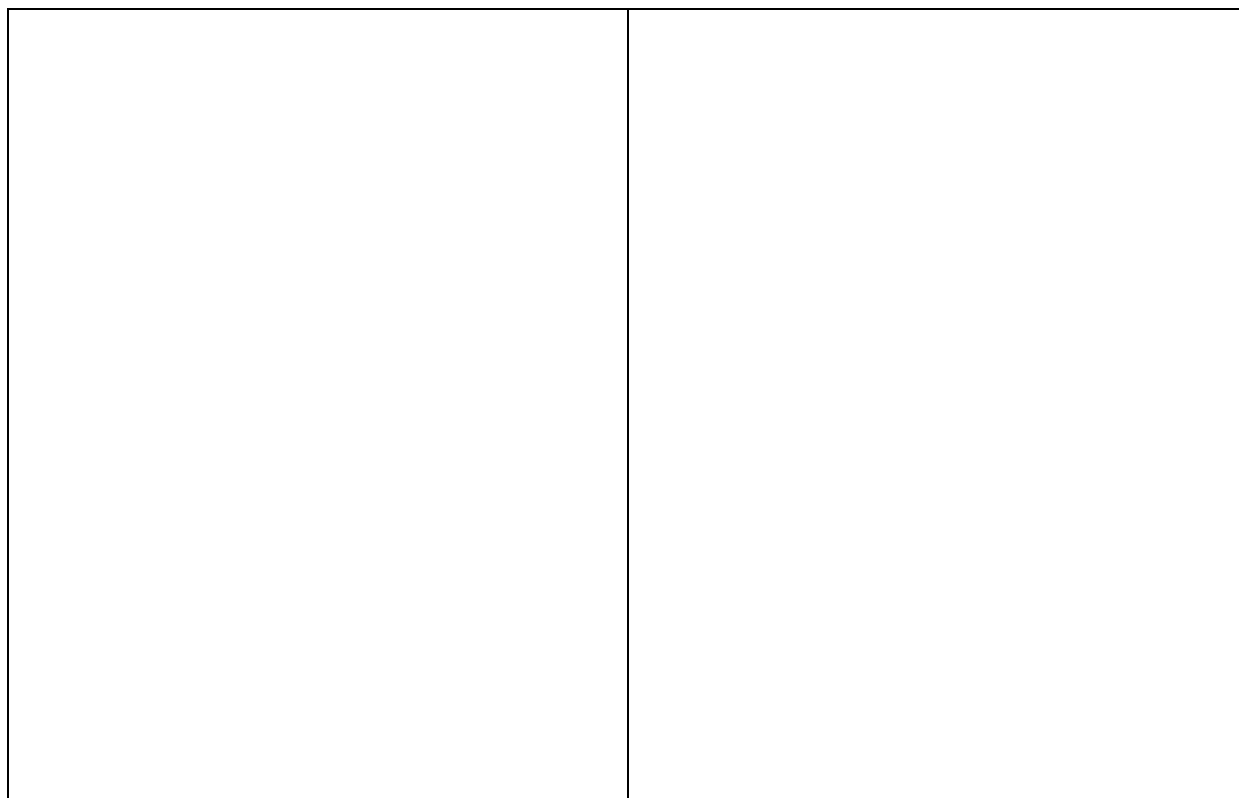
**Владимир Владимирович
СТАНЧИНСКИЙ
1882-1942**

**Раймонд Л. ЛИНДЕМАН
(Raymond Laurel LINDEMAN)
1915-1942**



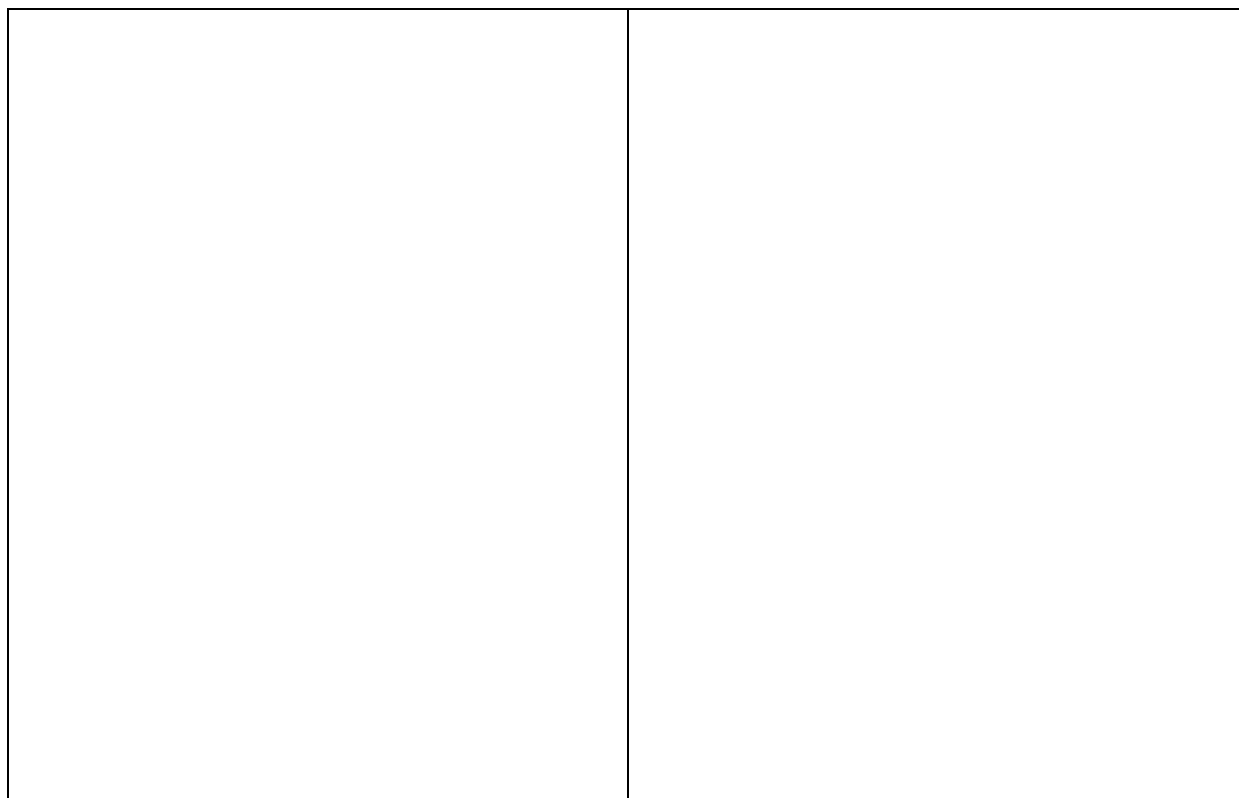
**Торвальд СЪЕРЕНСЕН
(Thorvald SÖRENSEN)**

**Тихон Александрович
РАБОТНОВ**



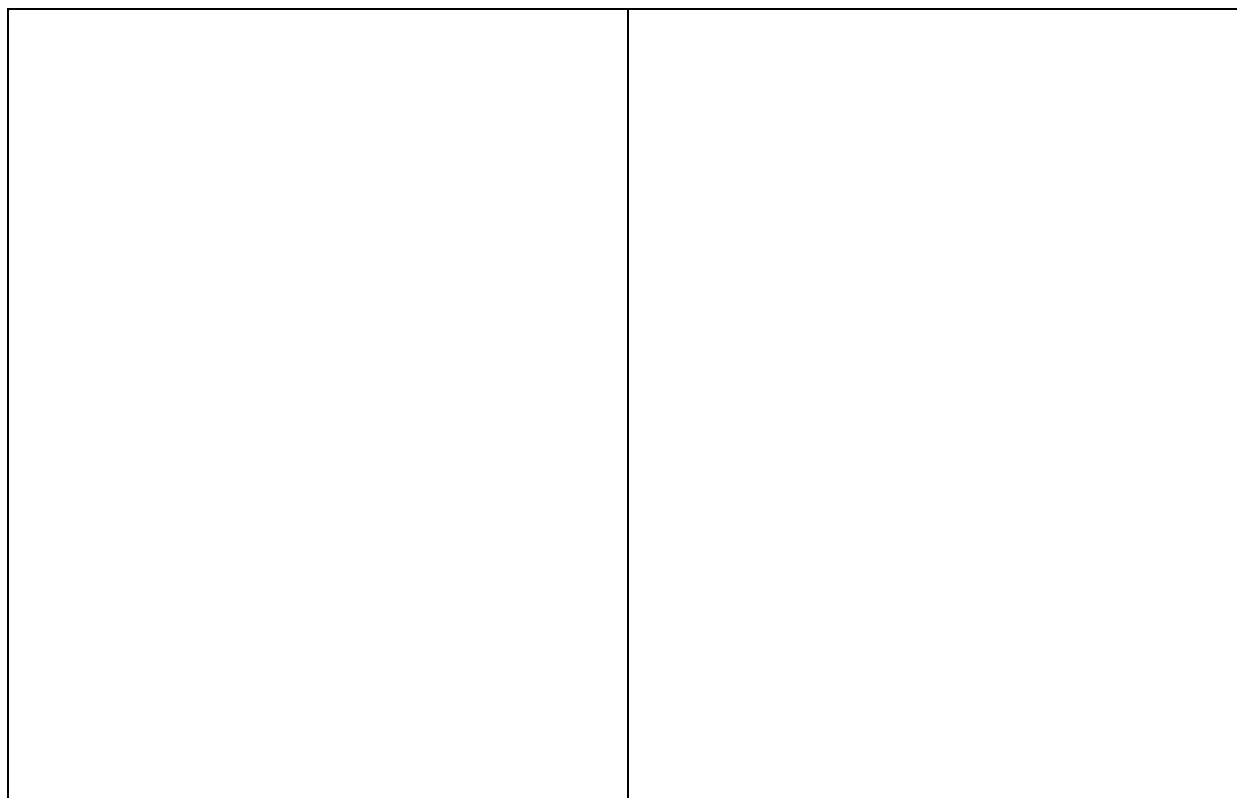
Дж.Э. ХАТЧИНСОН
(George Evelyn HUTCHINSON)
1903-1991

Рамон МАРГАЛЕФ
(Ramon MARGALEF)
Фото А.М.Гилярова



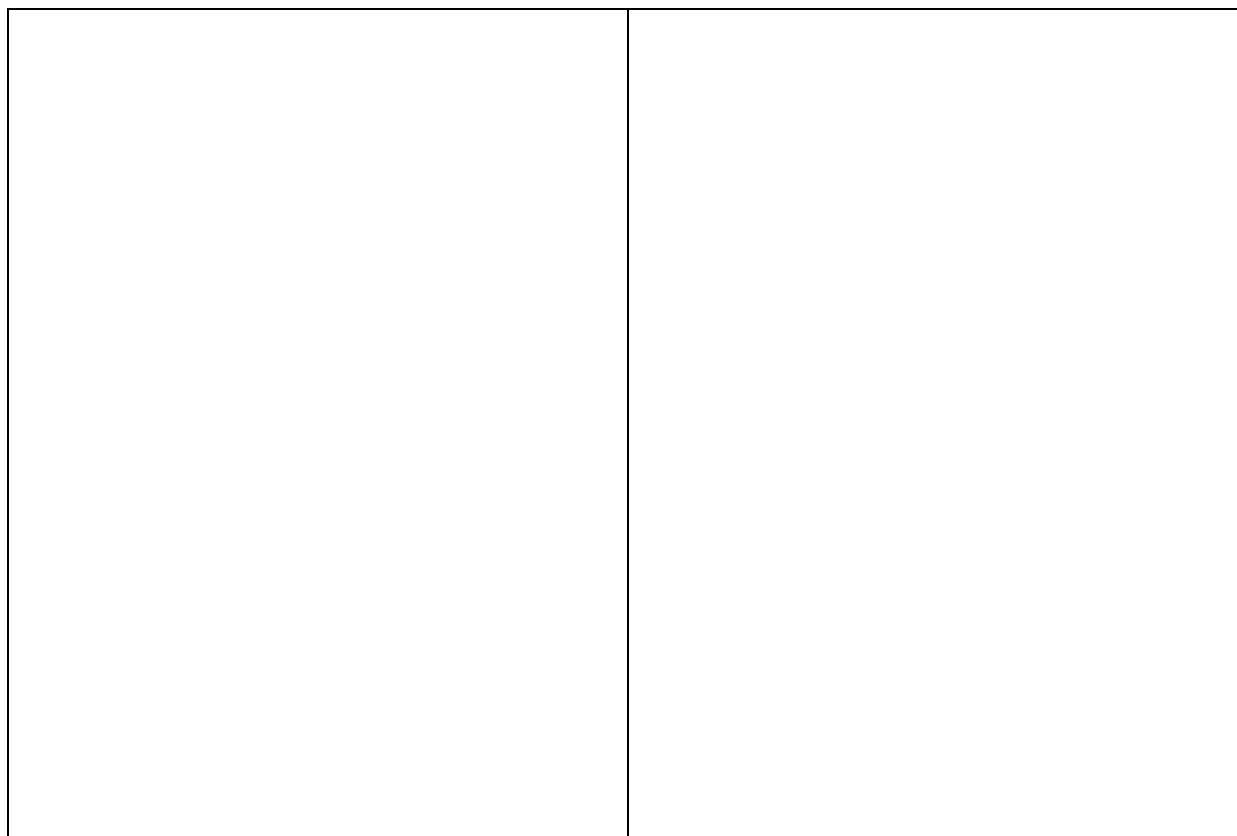
Николай Павлович
НАУМОВ
1902-1982

Станислав Семенович
ШВАРЦ
1919-1976



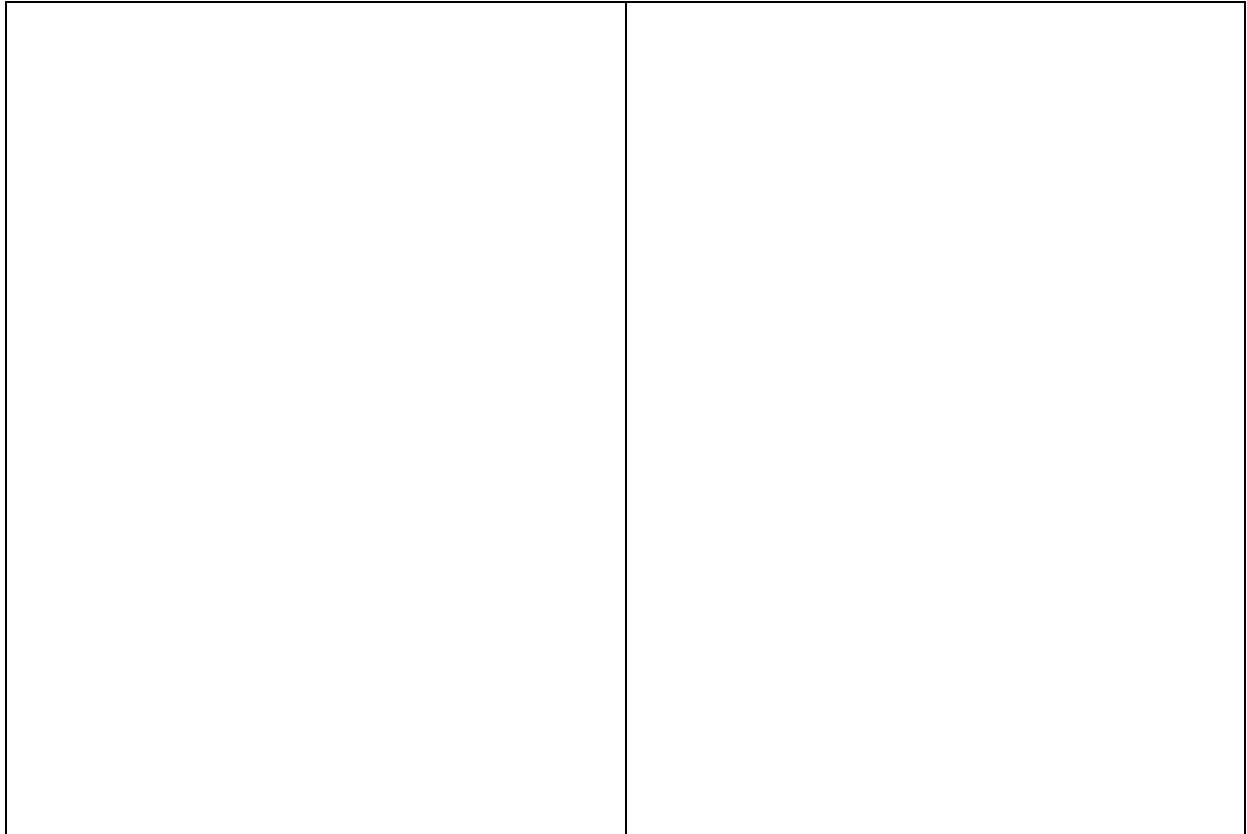
**Георгий Георгиевич
ВИНБЕРГ
1905-1987**

**Роберт П. МАКИНТОШ
(Robert P. McINTOSH)**



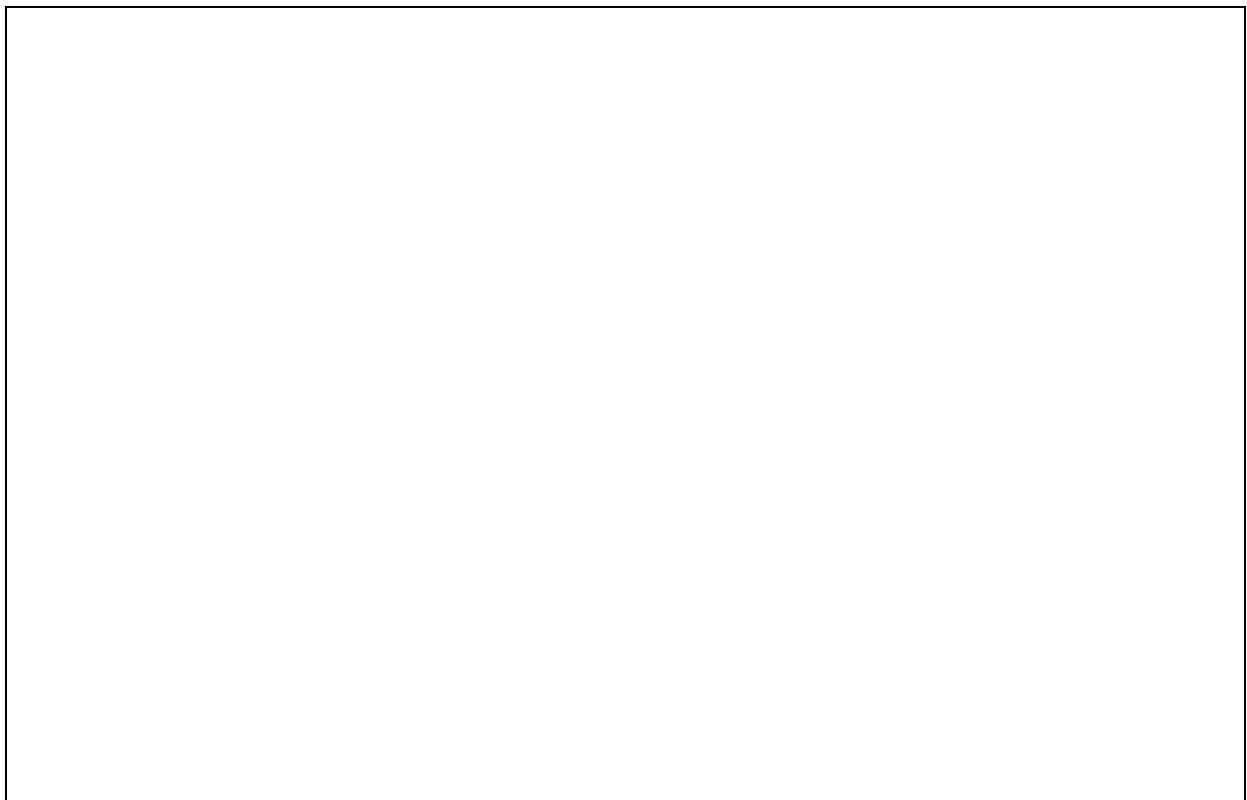
**Джеймс ЛАВЛОК
(James LOVELOCK)**

**Линн МАРГУЛИС
(Lynn MARGULIS)**

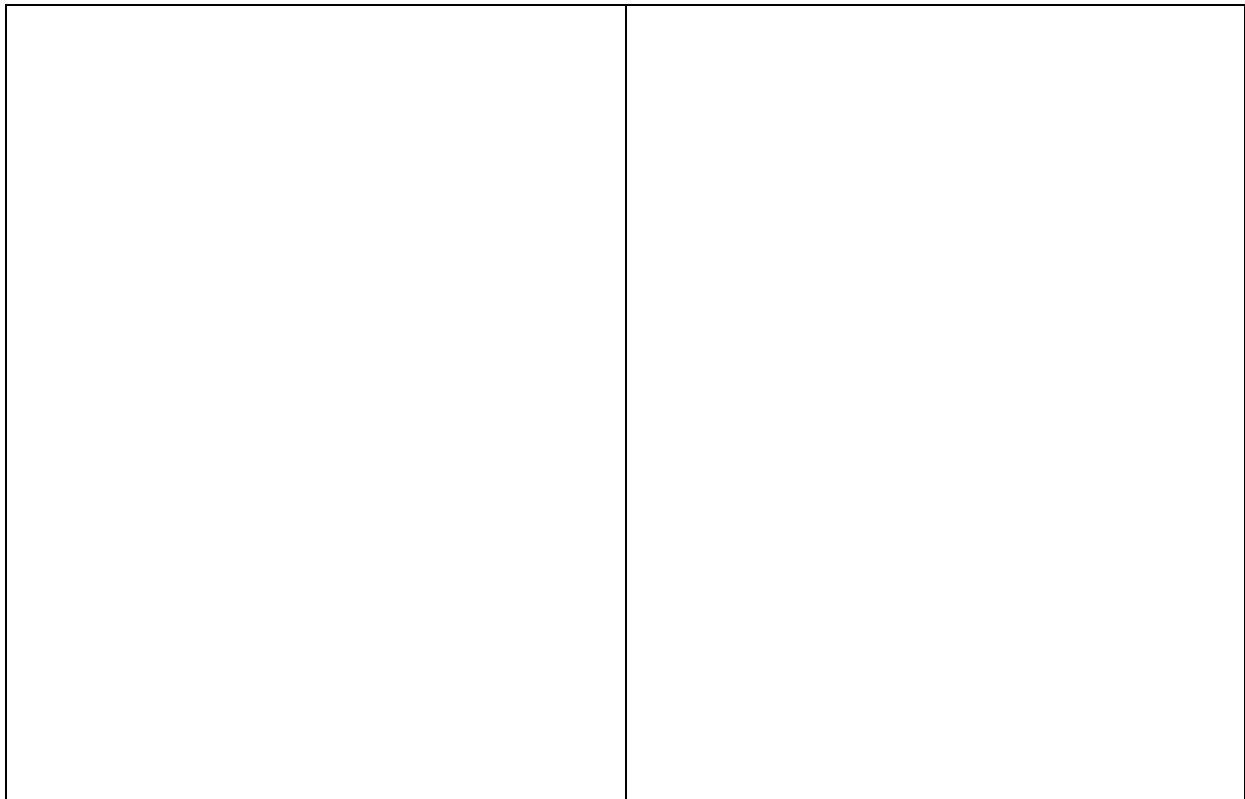


**Бенцион Семенович
ФЛЕЙШМАН**
Фото Г.С.Розенберга

**Юрий Михайлович
СВИРЕЖЕВ**

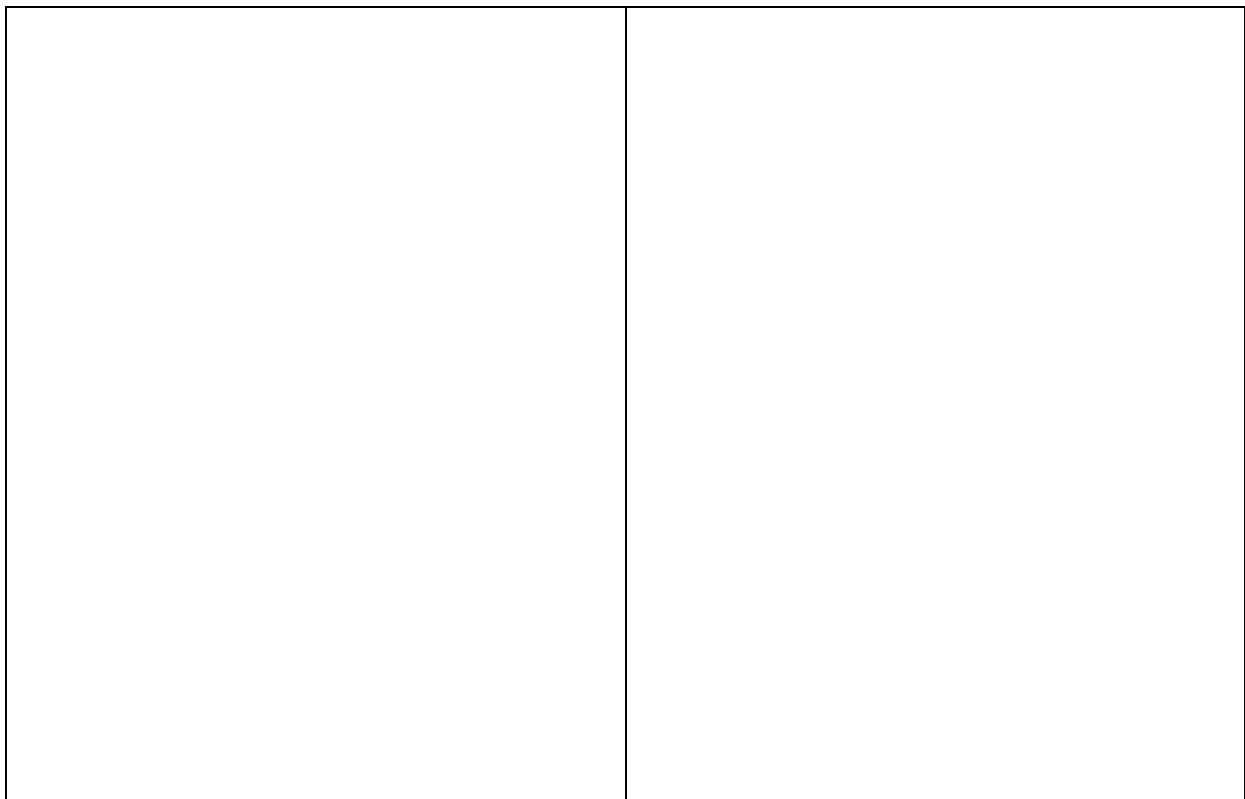


**Джей ФОРРЕСТЕР (Jay FORRESTER; слева),
Доннела и Денис МЕДОУЗЫ (Donnella and Dennis MEADOWS)**



**Виктор Георгиевич
ГОРШКОВ**

**Ион Ильич
ДЕДЮ**



**Виктор Викторович
МАЗИНГ**

Фото Г.С.Розенберга

**Борис Михайлович
МИРКИН**

Фото Г.С.Розенберга

2. СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Изданная в 1971 г. и переведенная на русский язык в 1975 г. книга Ю.Одума "Основы экологии" стала первой монографической работой, в которой системный подход был поставлен "во главу угла" экологии. После этого появился еще ряд крупных работ, в которых подробно обсуждались различные аспекты системной экологии (например, Куркин, 1976; Федоров, Гильманов, 1980; Джефферс, 1981; Флейшман, 1982). В 1983 г. вышло в свет написанное с системных позиций практически новое двухтомное издание работы Ю.Одума, которое также было переведено на русский язык (Одум, 1986). Один из лидеров отечественной фитоценологии В.И.Василевич (1983, с. 5) пишет: "Вся история геоботаники - свидетельство системного анализа растительности. «Более системной» является биогеоценология, или учение об экосистемах. В этих науках во главу угла ставится изучение взаимосвязей и взаимозависимостей между компонентами природных систем, т.е. как раз те вопросы, которые являются центральными в теории систем". Один из соавторов настоящего учебного пособия в 1984 г. опубликовал монографию по моделированию в фитоценологии, в которой целая глава была посвящена описанию методов системного анализа (Розенберг, 1984). Наконец, в первом издании пособия (Розенберг, Мозговой, 1992) изложение экологии также велось с использованием методов системологии.

Отметим при этом, что системный подход не всеми экологами признается "базовым" для экологии. Американский эколог Р.Макинтош (McIntosh, 1985) называет системную экологию "браком под ружьем" инженерии и экологии, а В.Е.Соколов в предисловии редактора перевода к двухтомнику Ю.Одума "Экология" (1986, с. 7) писал: "...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 (1996, с. 401) считают, что "...понятие «системный подход» сегодня изрядно затаскано и стало обыденным научным клише, которое уже приносит скорее вред, чем пользу". Из приводимого ими примера по использованию Б.А.Юрцевым системного подхода в сравнительной флористике становится ясно, с чем связана такая негативная реакция. Действительно, большинство исследователей просто оперирует "системной терминологией" для обоснования методологической позиции, заменяя традиционные термины и понятия на новые, более "научные". Такой путь, действительно, мало продуктивен (вспомним, что экология уже "переболела информатизацией"). Для того чтобы обосновать сведение исследования к варианту "черного ящика" (не говоря о том, что детально исследовать механизмы функционирования экосистем трудоемко, дорого, нецелесообразно, невозможно, а иногда - просто не хочется), совсем не требуется привлекать "системный подход".

Вообще говоря, системный подход не является строго методологической концепцией, что отмечал еще А.А.Ляпунов (1970): он 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 их целостного исследования. Во-вторых, понятия и принципы *конструктивного системного подхода* (некоторые из них излагаются далее, что существенным образом отличает его 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 в его трактовке вводят в определение свои критерии (см., например, обзор А.И.Уемова, 1978). 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.

В качестве "экологического примера" приведем определение В.И.Василевича (1983, с. 20): *"система - это такая совокупность элементов, которая связана внутри себя отношениями, окружающими сущностные свойства элементов, гораздо более сильными между элементами данной системы, чем отношения с элементами, не входящими в нее, или с другими системами"*. В этом определении "системы" основными критериями также выступают *набор элементов и теснота отношений (связей) между ними* внутри системы, что, по мнению В.И.Василевича, должно помочь в решении вопроса о границах экосистемы и фитоценоза. Хотя автор и не дает четких указаний на то, какие из отношений считать более сильными, можно допустить, что для дискретных систем (или систем, в которых дискретная составляющая превалирует над непрерывной) на основе этого определения можно проводить границы.

Однако это определение не является полным и в класс однотипных систем могут попасть значительно различающиеся объекты. Приведем простой пример, заимствованный из работы Ю.А.Урманцева (1974, с. 60). Пусть элементами интересующей нас системы будут атомы углерода **C** и водорода **H**, отношением, связывающим их, будет отношение химического сродства (это отношение отражает сущностные свойства химических элементов и не является надуманным). На этой основе можно построить систему углеводов, которая включит подсистемы предельных (метан, этан, пропан, бутан и т.д.) и непредельных углеводов (метил, этил, пропил, бутил и т.д.). Теснота связей между химическими элементами внутри этой системы будет отличаться от связей между, например, углеродом и кислородом (**CH₂** и **CO₂**) или серой и кислородом (**CH₂** и **SO₂**). Однако выделенная только по этим критериям группа углеводов оказывается состоящей из двух самостоятельных систем с различными свойствами. Для их идентификации совершенно необходимо задать *еще один критерий*, который Ю.А.Урманцев назвал *"законом композиции"*. Если указать один из законов (**C_nH_{2n+2}** или **C_nH_{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 (Горчаковский, Рябнина, 1984, с. 11), построенную на

доминантной основе, не трудно увидеть, что сообщества со сходным флористическим составом (*Poa stepposa*, *Helictotrichon desertorum*, *Stipa zalesskii*, *Phleum phlejides*, *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-залесскоковыльковая) по доминированию в сообществе одного или другого 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 для построения теории данного класса систем. Кстати, формализация законов композиции должна способствовать приданию строгости и корректности при определении "более сильных" отношений между элементами системы по сравнению с другими элементами или системами.

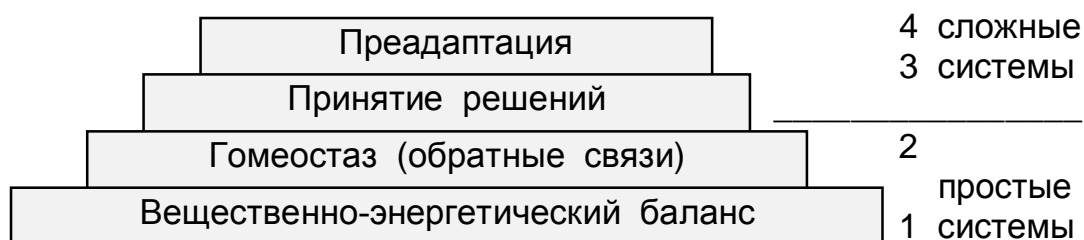
2.2. ЧТО ТАКОЕ «СЛОЖНАЯ СИСТЕМА» ?

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 эволюцию. Различают *неформальную структуру* системы (в качестве элементов которой фигурируют "первичные" элементы, вплоть до атомов) и *формальную структуру* (в качестве элементов фигурируют системы непосредственно 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 (1978, 1982) предложил пять *принципов усложняющегося поведения систем*, представленных на схеме.

?	уровни
Рефлексия	5



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 для их поведения определяющим является способность "принимать решение", т.е. способность осуществлять некоторый выбор (случайный, оптимальный или иной) из ряда вариантов поведения ("стимул - реакция"). Так, Н.П.Наумов (1973, 1977) показал, что возможен опосредованный через среду обитания обмен опытом между особями, поколениями одного вида и разными видами, т.е., по существу, обмен информацией. Такой "средовой" обмен информацией не имеет адресата, как при индивидуальном обучении при непосредственных контактах животных (например, родителей и детенышей). В большинстве случаев он действует по принципу "всем, кого это касается". Так, мочевиная точка на границе индивидуального участка адресована потенциальным нарушителям границ, или потенциальным половым партнерам в период размножения. Но следы кормежки, комфортного поведения, просто следовая дорожка животного не имеют адресата, хотя и могут нести информацию, например, о кормности участка. Следовательно, при "средовом" обмене сигналами направление информационного потока в популяции задается первичной активностью реципиента (актами принятия решений) при соответствующем внимании к следам деятельности животных, оставленным в среде. Здесь важны как степень внимания (индивидуальное качество), так и разрешающие способности сенсорных и анализаторных систем животного-реципиента (видовое свойство).

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 особей этот принцип известен как *эффект перспективной активности* (Бернштейн, 1962), для популяций - *эффект преадаптации* (Георгиевский, 1974; Кулагин, 1974). 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, основанных 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, социальных аспектах взаимодействия "Человек - Природа" (см. Введение).

Системы, включающие в себя в качестве хотя бы одной подсистемы решающую систему (поведению которой присущ акт решения), будем называть сложными (системы 3-5 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. "Результирующая сложность обязана в большей мере организмам, чем среде обитания" (Маргалев, 1992, с. 135).

Сложные системы, в отличие от простых, имеют большое число существенно взаимосвязанных качеств. Поэтому аналитические модели отдельных их качеств не адекватны 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 (1975, 1986) является главенствующей в современной экологии - именно на изучении свойств структуры и динамики экосистем должны быть сконцентрированы усилия экологов. Тот факт, что эта концепция все еще не является общепринятой, отражает следующая цитата из Р.Риклефса (1979, с. 22): "...организмы живут для самих себя, а не для того, чтобы играть ту или иную роль в экосистеме... Свойства экосистемы слагаются из деятельности входящих в нее растений и животных; лишь учитывая это, мы можем прийти к пониманию ее структуры и функции". Еще более категорично высказывается Б.Я.Виленин в интервью, опубликованном в журнале "Знание - сила": "...такого объекта, который называется экосистемой, в природе не существует... Но то, с чем мы имеем дело в природе, что реально бросается в глаза и вызывает живой интерес, - это не экосистема. Это какие-то группы сопряженных видов животных, растений со средой, где они живут" (Лексин, 1986, с. 30). Поэтому представляет инте-

рес проанализировать ряд определений природных объектов, которые, по мнению исследователей, могут претендовать на роль основных изучаемых объектов в экологии.

Приведенные в табл. 2 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.

Отсюда легко видеть различия между тремя главными понятиями: сообщество, экосистема и биогеоценоз, претендующими на роль основного объекта экологии. 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. любое сообщество является экосистемой. С другой стороны, экосистема "растительное сообщество - среда" по определению не является сообществом. Правда, уже на следующей странице (сравни с табл. 2) у Р.Риклефса (1979, с. 332) читаем: "...меры структуры и функции сообщества - число видов, число трофических уровней, скорости создания первичной продукции, потока энергии и круговорота питательных веществ (появляется характеристика R . - *Ремарка наша*) - отражают экологические взаимодействия между популяциями, а также между особями и окружающей их физической средой" (вот и экотоп E !). Таким образом, сообщество по Рифлексу становится синонимом экосистемы.

Более последователен в различии сообщества и экосистем Р.Уиттекер (1980), чья монография так и называется "Сообщества и экосистемы". Под сообществом он понимает "...живую систему взаимодействующих между собой видовых популяций" (с. 70), а "...градиент среды вкупе с соответствующим градиентом сообществ - это есть градиент экосистемы" (с. 191).

Что касается экосистемы и биогеоценоза, то лучше всего привести определение Е.М.Лавренко и Н.В.Дылиса (1968, с. 159): "Биогеоценоз - это экосистема в границах фитоценоза", что полностью соответствует структурным формулам при конкретизации пространства S площадью фитоценоза Ph . Т.А.Работнов (1979, с. 49) отмечает, что "...основное различие между экосисте-

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

Таблица 2

Системы, претендующие на роль основного объекта экологии

Термин	Определение	Структурная формула
Сообщество	Группы взаимодействующих популяций, которые встречаются в од-	

	ной и той же области. "В сущности, термин «сообщество» можно с успехом использовать для обозначения любой группы взаимодействующих популяций... нужно лишь достаточно четко обозначить границы сообщества" (Риклефс, 1979, с. 331).	$\cap P_i \in S$
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, 1986, с. 24).	$(B \cap E) \in S \rightarrow R$
Биогеоценоз	Биокосная открытая система, являющаяся частью биосферы, находящаяся под воздействием внешних по отношению к ней факторов, характеризующаяся свойственным ей взаимодействием слагающих ее <i>биотических</i> (автотрофных, в основном фототрофных, и гетеротрофных организмов) и <i>абиотических</i> 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, 1983, с. 8).	$(B \cap E) \in Ph \rightarrow R$

мой и биогеоценозом в том, что экосистема - безразмерное образование, а биогеоценоз - хронологическая единица, имеющая определенные границы". Здесь также легко привести пример экосистемы, которая не является биогеоценозом (например, кабина пилотируемого космического корабля).

Приведенное в табл. 2 определение «биогеоценоза» является уточненным по отношению к исходному понятию, предложенному В.Н.Сукачевым. Еще одно определение, "сужающее" рамки исходного понятия путем уточнения границ биогеоценоза, было предложено Н.В.Тимофеевым-Ресовским и А.Н.Тюрюкановым (1966, с. 126): 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**):

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

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

Наконец, остановимся еще на одном определении биогеоценоза (Галицкий, Тюрюканов, 1981, 1984), которое, как отмечают сами авторы, существенно отличается от определения В.Н.Сукачева (уже по этой причине за данным термином следовало бы закрепить какое-то другое название). В наших обозначениях структурная формула этого определения будет иметь следующий вид:

$$(B_i \cap E_i) \in F[\cup_{j \neq i} (B_j \cap E_j)] \rightarrow St ,$$

где i -й биогеоценоз определяется экоценотическими факторами F всех окружающих его биогеоценозов и характеризуется естественным развитием в сторону единого стационарного (или квазистационарного) состояния St , соответствующего набору растительных и животных видов в конкретном регионе. Естественно, что область пространства, заданная экоценотическими факторами F , может рассматриваться как подобласть общей области S , причем, чем больше факторов F будет учтено, тем более "сблизятся" эти два пространства. Что касается стационарного состояния St , то оно представляет собой климаксовое состояние биогеоценоза, т.е. с известными оговорками может характеризоваться достаточно совершенной структурой и оптимальным круговоротом веществ (см.: Миркин, 1985, с. 89). Отсюда следует, что определение биогеоценоза В.В.Галицкого и А.Н.Тюрюканова также является "узким" по сравнению с экосистемой Ю.Одума.

Подводя итог этому краткому сравнению, отметим, что все рассмотренные объекты являются системами взаимодействующих биоценологических и экологических составляющих и различия наблюдаются лишь в определении границ этих систем в природе. Конкретизация границ экосистемы (кстати, сам Ю.Одум решает эту проблему путем задания значений среды на входе и выходе системы в ее описании в терминах круговорота вещества и потока энергии; 1986, с. 27) 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" (Галицкий, 1981, с. 42), что отражает организменные аналогии в противовес современным континуальным представлениям об экологических объектах (Миркин, 1985).

Все это заставляет рассматривать "экосистему" 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 *аутэкологию*, *демэкологию* и *синэкологию*).

2.4. ПРОСТЫЕ И СЛОЖНЫЕ СВОЙСТВА ЭКОСИСТЕМ

Важное следствие системного подхода к изучению экологических феноменов - различие 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 не выводимы для последней из значения их для элементов (Старостин, 1974; Розенберг, 1984; Брусиловский, 1985). Это и есть *принцип эмерджентности* (см.: Реймерс, 1990, с. 608), важную роль которого в экологии особо подчеркивает Ю.Одум (1986, с. 17): "...принцип не сводимости свойств целого к сумме свойств его частей должен служить первой рабочей заповедью экологов". К сожалению, собственно сложные параметры экосистем анализируются не часто - исключение составляет анализ устойчивости (см. обзор: Свирежев, Логофет, 1978) и живучести экосистем (Крапивин, 1978; Флейшман, 1982). Анализ изменения системных параметров в разных классах сложности, устойчивости и целостности фитоценозов был проведен ранее (Миркин, Розенберг, 1978). Основное внимание экологов сконцентрировано на энергетических аспектах функционирования экосистем.

Энергетические концепции в современной экологии занимают главенствующее положение (например, в последней монографии Ю.Одума изложение экологии ведется на языке потоков энергии и круговорота веществ). 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* (совокупные свойства; Salt, 1979). Для этих целей действительно плодотворным является язык 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 (Флейшман, 1982). Так, например, биомассу некоторого растительного сообщества (совокупное свойство) можно узнать путем взвешивания и суммирования веса каждого растения. Однако, как справедливо подчеркивает К.А.Куркин (1977), 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 морфофункциональных параметров.

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 (Розенберг, 1984), 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 на содержательном уровне.

2.5. ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ СИСТЕМОЛОГИИ

Среди принципов системологии можно выделить несколько основных (Флейшман и др., 1982; Розенберг, 1984).

Принцип иерархической организации (или *принцип интегративных уровней*; Одум, 1975): позволяет соподчинить друг другу как естественные, так и искусственные системы (см. рис. 1).

Данная схема достаточно условна (например, такой объект, как почва, должен рассматриваться как объединение объектов иерархий А, Б и В, а промыслово-хозяйственные системы - как объединение объектов иерархий В, Г и Д). 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).

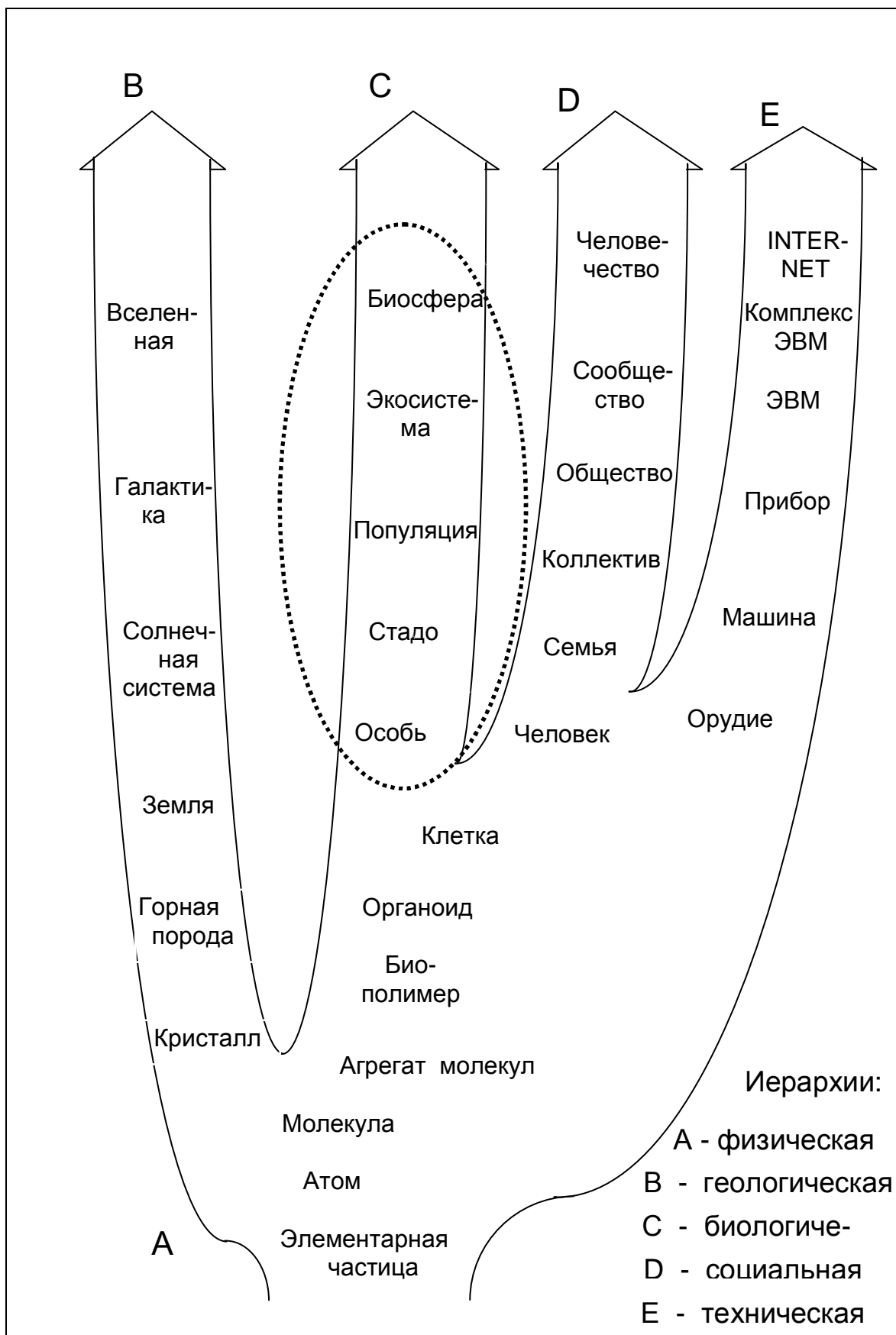


Рис. 1. Иерархическая организация систем (пунктиром отмечена часть биологической иерархии, исследуемая экологией)

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 разд. 2.7).

В пользу данного принципа можно привести и слова известного философа Г.В.Ф.Гегеля (1975, т. 2, с. 33): “Природа должна быть рассмотрена как *система ступеней*, каждая из которых необходимо вытекает из другой и является ближайшей истиной той, из которой она проистекала, причем, однако, здесь нет *естественного* (natürlich) процесса порождения, а есть лишь порождение в лоне внутренней идеи, составляющей основание природы” (курсив автора. - *Ремарка наша*).

Принцип несовместимости Л.Заде (1974): 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. Несовместимость "простоты" модели и точности предсказания поведения описываемой ею сложной системы хорошо подметил и А.А.Самарский (1979, с. 28): "...исследователь постоянно находится между Сциллой усложненности и Харибдой недоверности. 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”.

Принцип контринтуитивного поведения Дж.Форрестера (1974, 1978): дать удовлетворительный прогноз поведения сложной системы на достаточном промежутке 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 интуитивно ожидалось.

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

Принцип множественности моделей В.В.Налимова (1971): 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 специальном разд. 2.6).

Проиллюстрируем этот принцип тремя примерами. Первый из них заимствован из монографии А.М.Гилярова (1990, с. 18-19) и демонстрирует *различные механизмы явления*, которые могут быть положены в основу построения моделей. На вопрос, почему соловей (*Luscinia luscinia*), как и большинство других насекомоядных птиц, гнездящихся в умеренной зоне, осенью улетает на юг, можно дать четыре (не исключаящих 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 или 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 стимулировало 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 (1985, 1987). Динамика и прогноз среднегодовой численности водорослей *Melosira baicalensis* в оз.Байкал описываются (*различие методов моделирования*):

- разными типами имитационных моделей (Израэль и др., 1976; Домбровский и др., 1979; Меншуткин и др., 1981; Ащепкова, Кузеванова, 1983);
- самоорганизующейся моделью метода группового учета аргументов (Ивахненко и др., 1980; Брусиловский, 1987);
- с помощью эволюционного моделирования (Брусиловский, 1986);
- с помощью процедуры "модельного штурма" (Брусиловский, Розенберг, 1983).

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:

- фундаментальные исследования академического ученого, направленные на вскрытие генетико-экологических механизмов динамики популяции (полевка - традиционный объект таких работ);
- исследования специалистов сельского хозяйства, для которых популяция грызунов является вредителем зерновых культур и с помощью моделирования необходимо предсказать вспышки численности популяции и дать рекомендации по проведению защитных мероприятий;
- исследования 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); например, имитационную (Жигальский, 1984), вербальную (Груздев, 1980; Симак, 1995), статистическую методом главных компонент (Ефимов, Галактионов, 1983) и др.

Принцип осуществимости Б.С.Флейшмана (1978, 1982): 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. решение может быть найдено с заданной вероятностью p_0 за время t_0

(p_0, t_0 -осуществимость; 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. Они могут объяснить структуру и поведение первых и индуцировать построение вторых. Таким образом, законы системологии носят *дедуктивный характер* и никакие реальные явления не могут опровергнуть или подтвердить их справедливость. Последнее утверждение следует понимать так (Флейшман, 1982, 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*; разд. 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; Ханин, Дорфман, 1975, 1978). Этот принцип рассматривается как аналог *принципа "бритвы Оккама"* *.

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

2.6. ОБЪЯСНЕНИЕ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ

В ЭКОЛОГИИ

Любая естественно-научная теория выполняет несколько функций (Глинский и др., 1965), среди которых наиболее важными являются функции объяснения и предсказания наблюдаемых феноменов в исследуемом классе систем (Флейшман и др., 1982). 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 (например, Pielou, 1977; Пэнтл, 1979), а имитационным - объяснения (Arnold, Wit, 1976). В статье Ю.Лексина (1986) приведено интервью с Б.Я.Вилениным, который выступает противником системного подхода в экологии и настаивает на всемерном упрощении сложных экологических систем с целью получения прогноза их функционирования. 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 И.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 (Флейшман, 1982; Розенберг, 1984). Иллюстрацией этому положению может служить следующий пример из фитоценологии.

И.Ной-Меир (Noy-Meir, 1975) построил 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-Ментена). Таким образом, эта модель представляет собой простое балансовое соотношение и 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. Э.Пилу (Pielou, 1977, с. 107), анализируя возможности аналитических моделей в экологии, приводит список наиболее часто используемых допущений при их построении: система занимает гомогенное пространство, условия среды временно постоянны, система закрыта, взаимодействия популяций мгновенны и чаще всего линейны, игнорируются различия возрастной структуры популяций, стохастического эффекта и пр. На этом основании она делает вывод о том, что полезность этих моделей "...заключается не в ответах на вопросы, а в их постановке" (с. 109).

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, которая обладает хорошей прогностической способностью, но по которой сложно (или даже невозможно) проследить причинно-следственные связи с целью объяснения.

Имитационная модель растительности, используемой под пастбище, была предложена Д.Гудолом (Goodall, 1967). Это одна из первых имитационных сравнительно несложных моделей: растительность была "редуцирована" до пяти видов, осадки - до двух градаций (средние и слабые), рассматривался только сильный и слабый выпас, учитывались лишь три зоны удаленности от воды и три типа ее положения в рельефе (естественно, что анализируемые виды различались по степени их поедаемости, по скорости роста, по отношению к факторам среды и пр.). Это простое перечисление параметров модели указывает на ограниченные возможности объяснения, но позволяет получить удовлетворительный прогноз продуктивности растительного сообщества (из пяти видов) для различных комбинаций факторов среды и влияния выпаса.

Рассмотрим теперь логическую структуру научного объяснения и предсказания (Ракитов, 1966). 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 удастся, то необходимо либо дополнять существующую теорию новым законом или гипотезой, либо отказаться от этой теории и строить другую. Кроме дедуктивного объяснения А.И.Ракитов выделяет методы *индуктивного объяснения*, связанные с выдвижением статистических гипотез и получением статистических описаний для объясняемого явления. В этот класс (в соответствии с качественными индуктивными методами предсказания Ю.З.Кулагина, 1982, 1985) 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 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 см.: Розенберг, 1984). А.И.Ракитовым было показано сходство структур процессов объяснения и предсказания (как дедуктивных, так и индуктивных). Различия этих процессов заключаются в том, что предсказание имеет "положительную" направлен-

ность 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.

С этих позиций рассмотрим аргументы Б.Я.Виленкина по упрощению процесса экологического прогнозирования (Лексин, 1986). Им приводится пример построения прогноза качества воды и состояния рыбных популяций при переброске части стока северных рек на юг. Но вот несколько цитат (с. 30-31): "Разработаны вполне приемлемые и оправдывающие себя суждения о том, как формируется качество воды в природных водоемах" (иными словами, есть хорошая объясняющая теория), "...водоемы обладают естественной способностью к самоочищению. Известны и характеристики, которыми они должны обладать, чтобы это самоочищение проходило самым быстрым образом" (есть некоторая экологическая информация), "...мы должны знать все источники загрязнения, места их расположения, количество сбросов и их компоненты... подобных сведений у нас никогда не было, нет и, сдастся мне, не будет" (т.е., чтобы дать удовлетворительный прогноз, необходимо четко представлять структуру всей этой экосистемы и иметь хорошо налаженную службу мониторинга). Почему же далее следует вывод о том, что "...точного прогноза мы дать не можем, но не по свойственной якобы системе сложности (а почему же еще - ведь простая объяснительная теория у нас есть. - *Ремарка наша*), а потому, что не знаем простых конкретных вещей"? Думается, что никто не мешает продолжить изучение этих "простых и конкретных вещей" с тем, чтобы построить и идентифицировать сложную прогностическую модель. Напротив, аргументы Б.Я.Виленкина лишней раз подчеркивают необходимость именно системного анализа экологической ситуации, основной особенностью которого является подчиненность исследовательских работ в поле задачам математического моделирования (Van Dyne, 1978; Федоров, Гильманов, 1980). Только при таком единении количественных и качественных подходов к изучению структуры и динамики экосистем можно рассчитывать на эффективность экологического прогнозирования - "...эксперимент и моделирование должны идти рука об руку" (Seligman, 1976, с. 94).

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.Р.Эшби (1966, с. 177), "...в будущем теоретик систем должен стать экспертом по упрощению". Что касается экологического прогнозирования, то "...сложность модели для сложных объектов принципиально необходима" (Ивахненко и др., 1980, с. 6).

2.7. О РЕДУКЦИОНИЗМЕ И ХОЛИСТИЗМЕ В ЭКОЛОГИИ

Успехи современной физики повлекли не только проникновение в биологию физико-химических методов исследования объектов различных уровней биологической иерархии, но и определенное "навязывание" физического "образа мышления" при постановке и решении различных биологических задач. При этом забывалось, что физический научный метод - наблюдение, размышление и опыт - применялся 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 физику-теоретику. Высшая аккуратность, ясность и уверенность - за счет полноты" (Эйнштейн, 1965, с. 9).

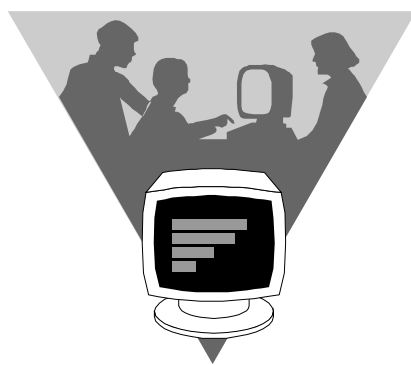
Несмотря на это, один из основных принципов физического научного метода - редукция - широко используется в биологии. А.А.Любищев (1977) различал три основных типа редукционизма в биологии:

- молекулярно-биологический (принцип исследования, состоящий в сведении 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: "...но если бы мы должны были назвать то самое главное, что ведет нас сейчас все вперед в наших попытках понять явление жизни, мы обязаны были бы сказать: «все тела состоят из атомов», все что происходит в живых существах, может быть понято на языке движений и покачивания атомов" (Фейнман и др., 1965, с. 64), "...либо будет найдено научное истолкование онтогенеза и филогенеза на основе общих свойств вещества и поля, либо мы должны вернуться к витализму, к представлениям о «жизненной силе», о «высшем разуме» непознаваемом средствами точного и единого естествознания" (Волькенштейн, 1978, с. 476), "...необходимо интерпретировать его (естественный отбор. - *Ремарка наша*) в точных молекулярных терминах, т.е. в конечном счете на языке квантовой механики" (Алексеев, 1978, с. 21-23). При этом сторонники редукционизма оказываются более воинствующими, чем системологи, и не приемлют иных точек зрения (А.А.Любищев говорит даже об "ультраредукционистском энтузиазме"; 1977, с. 252).

Спокойный и трезвый обзор соотношения редукционизма и холистизма можно найти в целом ряде работ (например, Любищев, 1977; Мейен, 1978; Борзенков, 1982). При этом авторы сходятся в 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" (Мейен, 1978, 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 (1986, 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". Аналогична и позиция А.А.Любищева (1977, с. 247): "...если редукционисты склонны утверждать, что только на пути редукционизма можно достигнуть решительных успехов в науке, то ирредукционисты вовсе не склонны претендовать на монополию".

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. Так, примером активного "противостояния" редукционизма холистическому подходу может служить продолжающаяся и сейчас дискуссия между сторонниками доминантной и флористической классификации растительности. В первом случае имеет место прямая редукция видового состава растительного сообщества до одного-двух доминантных видов и нескольких им сопутствующих, во втором - учет всех видов (причем определенную индикаторную роль играет даже факт отсутствия того или иного вида в фитоценозе). Построение флористической классификации по Браун-Бланке позволяет самым полным образом выявить флору территории, установить ведущие экологические факторы распространения растительности, проводить сравнительный анализ растительности данного района и других территорий. Но этот подход не отрицает и возможности доминантной классификации: "...система Браун-Бланке, естественно, не единственная: для мелкомасштабного деления растительности земного шара удобнее и экономичнее физиономические классификации" (Миркин, 1985, с. 116-117). Это также свидетельствует о большей "демократичности" системного подхода в экологии.



3. ВЕЩЕСТВЕННЫЕ, ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ И ИНФОРМАЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЭКОСИСТЕМАХ

Связь компонентов экосистемы (отдельных особей и популяций видов) осуществляется через три взаимосвязанных, но качественно разных, группы процессов (Свеницкий, 1976; Глушков и др., 1979) - преобразование и перемещение вещества, расходование энергии в ходе совершения работы и ее накопление в связанной форме (второе начало термодинамики и закон сохранения энергии) и, наконец, упорядочение этих процессов, которое может рассматриваться как передача, накопление и перекодирование информации (закон убывания разнообразия и принцип обратной связи; Эшби, 1959; Ляпунов, Титлянова, 1974; Арманд, Дроздов, 1976).

3.1. ЭЛЕМЕНТЫ БИОЭНЕРГЕТИКИ ЭКОСИСТЕМ

Особая роль растительности в общей структуре живой природы связана с основной функцией растительного покрова нашей планеты - аккумуляцией и превращением солнечной энергии в энергию химических связей органического вещества с последующей передачей ее тем компонентам экосистемы, которые не в состоянии самостоятельно фиксировать энергию Солнца. Предпринимались многочисленные попытки оценить соотношение биомасс растительных и животных компонентов всей биосферы в целом. Так как биосфера представляет собой уникальную экосистему, над которой невозможно проведение экспериментов в традиционном смысле этого слова (нельзя путем взвешивания всех (!) особей многочисленных видов на Земле определить биомассу биосферы планеты), то любые оценки биомассы растительных и животных компонент биосферы являются очень грубыми и часто различаются у разных авторов на несколько порядков. В частности, растительная биомасса биосферы оценивается примерно в 10^{19} - 10^{20} г, в то время как биомасса животных - на 5-6 порядков меньше (Воронов, 1973); несколько меньшую оценку величины общей биомассы нашей планеты приводят Р.Уиттекер и Г.Лайкинс (Whittaker, Likens, 1973) - более $1,8 \cdot 10^{18}$ г сухого вещества. Это растительное органическое вещество распределено крайне неравномерно (рис. 2 и 3) и в пространстве и во времени: почти вся биомасса органического вещества планеты (более 99%) сконцентрирована на суше, составляющей 29% поверхности Земли, главным образом в лесах (до 90%; Уткин, 1975). В силу того что растения на суше подняты над почвой, они имеют суммарную листовую поверхность, превышающую в 3-10 раз (в зависимости от типа растительности) площадь, на которой они обитают (Воронов, 1973; Whittaker, Likens, 1973). Это позволяет растениям более эффективно использовать поступающую солнечную энергию и подобно "солнечным комбинатам" перерабатывать ее в органическое вещество. Причем, по данным Р.Уиттекера (1980), в этой зеленой фитомассе содержится до 4 г хлорофилла на 1 м^2 , что позволяет "связывать" в год до 9000 ккал солнечной энергии, что, в свою очередь, соответствует примерно 2 кг сухого органического вещества.

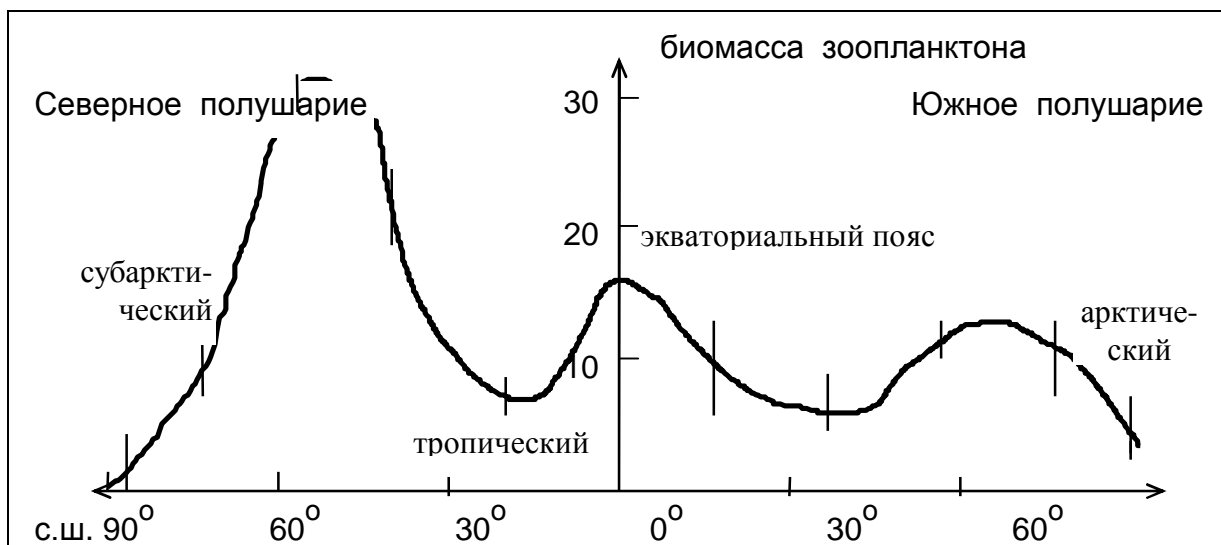


Рис. 2. Распределение биомассы зоопланктона (т/км^2) по географическим поясам в поверхностном слое (0-100 м) Мирового океана (Марков и др., 1978; Войткевич, Вронский, 1989)

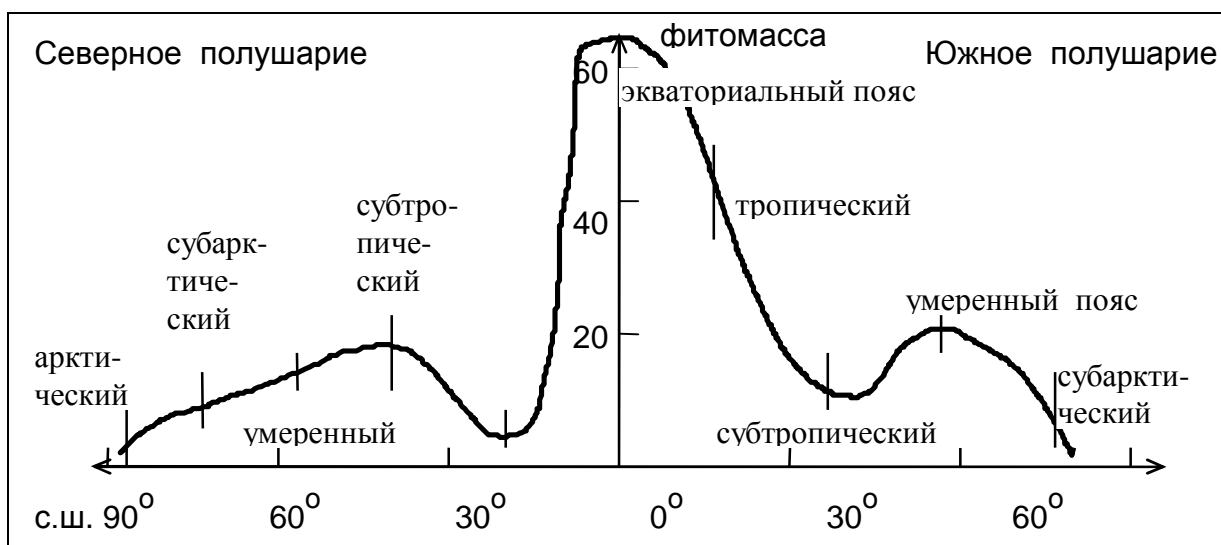


Рис. 3. Распределение фитомассы (тыс. т/км^2) по географическим поясам (Марков и др., 1978; Войткевич, Вронский, 1989)

Установлено, что к верхним слоям атмосферы Земли от Солнца приходят $1,94 \text{ кал/см}^2/\text{мин}$ (Gates, 1965; Golley, 1972; Одум, 1975), из которых биосферы достигает только около $0,9 \text{ кал/см}^2/\text{мин}$, а поверхности Земли — менее $0,3 \text{ кал/см}^2/\text{мин}$ (последняя цифра согласуется с данными П.Дювиньо, М.Танга; 1973). В средних широтах каждый гектар поверхности планеты получает около $9 \cdot 10^9 \text{ кал/год}$. Однако фитоценозами в процессе фотосинтеза рас-

тений фиксируется очень незначительная часть этой энергии. Ю.Одум (1975) указывает, что верхний предел фиксации солнечной энергии растительностью составляет всего 5% от посылаемой Солнцем энергии и может наблюдаться в некоторых наиболее продуктивных тропических лесах.

Скорость фиксации и накопления органического вещества, характеризующая продуктивность растительных сообществ, представляет собой одну из важных характеристик биоэнергетики фитоценозов. *Чистая первичная продукция* (скорость накопления органического вещества в растениях за вычетом потерь на дыхание) всей биосферы (площадь $5,1 \cdot 10^8 \text{ км}^2$) оценивается $(65 - 69) \cdot 10^{16}$ ккал/год, причем на суше - $(38 - 43) \cdot 10^{16}$ ккал/год, т.е. порядка 60% (Golley, 1972; Lieth, 1973; Работнов, 1978). Следует отметить, что первичная продукция распределена на поверхности суши крайне неравномерно: обширные пространства Земли попадают в категорию низкопродуктивных, что связано с влиянием некоторых лимитирующих факторов (например, вода в пустыни или температура в тундре). По данным Ф.Голли (Golley, 1972), чистая первичная продукция для всей суши планеты в среднем распределена по основным типам растительности следующим образом (ккал/м²/год):

- тропический лес - 9300,
- бореальный лес - 4200,
- сельскохозяйственные культуры - 3200,
- тропические саванны - 3100,
- степи - 1300,
- тундры - 900,
- пустыни - 300.

Более подробные сведения о продуктивности различных растительных сообществ можно найти в работе Л.Е.Родина и Н.И.Базилевич (1965). Приведенные выше оценки являются средними величинами и в особенно благоприятных условиях среды продукция растительных сообществ может быть в несколько раз больше.

Этот небольшой экскурс в область биоэнергетики фитоценоза позволяет увидеть и достаточно объективно оценить важность растительной составляющей в организации экосистем. Однако кроме круговорота вещества и потоков энергии, организация экосистем должна характеризоваться и информационными процессами (Александрова, 1961; Фрей, 1970, 1971; Пузаченко, 1971, 1974; Ляпунов, Титлянова, 1974; Арманд, 1975; Арманд, Дроздов, 1976; Пузаченко, Скулкин, 1981). Причем Ю.А.Шрейдер говорит об информации как "...субстанции, ответственной наряду с массой и энергией за само существование реальных систем" (1976, с. 165). Правда при описании информационных процессов в экосистемах наметился целый ряд дискуссионных положений, которые прежде всего касаются того, что можно сопоставить в них таким традиционным понятиям теории информации, как "память", "канал связи", "приемник", "блок управления", "пропускная способность" и т.д.

Само понятие "информация" несет на себе два оттенка (Эйген, Винклер, 1979). Во-первых, это *количественный аспект*, игнорирующий смысл и значение сообщения. Предполагается, что различия сообщений связаны только с расположением символов в них и это расположение должно сохраниться (в известных пределах) при передаче информации. Этим аспектом занимается теория информации, основоположниками которой являются В.А.Котельников

и К.Шеннон. Во-вторых, это смысловая оценка сообщения или, как его иногда называют, *семантический аспект* информации (развитие этого направления связано с именами Р.Карнапа и И.Бар-Хиллела). Любая семантика зависит от известных соглашений, т.е. предполагает существование дополнительной информации, которая взаимодействует с информацией, содержащейся в сообщении (например, наличие определенной окружающей среды).

Внедрение кибернетических идей (в том числе и теории информации) в экологию пошло прежде всего в направлении формального подсчета количества информации, которая содержится в той или иной компоненте (в качестве символов-сообщений рассматриваются популяции видов). Подобный путь информационного анализа мало чем отличается от обычного корреляционного анализа - исследователь не намного продвигается в направлении понимания причинно-следственных связей изучаемой экосистемы. Поэтому более содержательных результатов при использовании теории информации в экологии следует ожидать от построения дедуктивных математических моделей информационных процессов в экосистемах и новой экологической интерпретации качественных выводов теорем К.Шеннона (1963).

Если исследование вещественных и энергетических процессов в экологии является достаточно традиционным, то изучение информационной составляющей взаимодействий в природе (исключая случаи формального применения тех или иных энтропийных показателей) пока не получило должного развития. Роль информационных процессов в организации растительных сообществ явно ниже, чем роль тех же процессов в организации сообществ животных, однако ее не следует недооценивать.

3.2. ИНФОРМАЦИЯ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Определение количества информации, которое передается и воспринимается объектами растительного сообщества (допустим, что мы некоторым образом смогли определить процессы "передачи" и "приема" информации в растительном сообществе), еще не дает полного представления о характере взаимодействия этих объектов. Действительно, два воздействия **АВ** и **ВА** несут одинаковое количество информации (при условии независимости этих воздействий), оцениваемое некоторым энтропийным индексом, но могут быть причиной различного поведения системы, находящейся под воздействием. Таким образом, важное значение имеет не только количественная оценка информации, но и ее качественная составляющая (в данном случае - порядок воздействия). А.Д.Арманд (1975) построил интересный гипотетический пример физико-географической системы (снежный покров, залегающий на склоне), который позволил ему продемонстрировать качественное различие информационных воздействий на нее. Построим аналогичный пример для гипотетической экосистемы с учетом только факторов среды и автотрофного блока.

Пусть имеется растительное сообщество из четырех видов, связанных друг с другом конкурентными взаимоотношениями. Вид **А1** - сильный конкурент, развивающийся в теплых и влажных условиях среды (иными словами, если условия среды благоприятны, то вид **А1** подавляет все другие виды со-

общества). Вид **A4** - наиболее слабый в конкурентном отношении вид, способный развиваться только в сухих и холодных условиях среды. Виды **A2** и **A3** по своей конкурентной способности примерно равны и занимают промежуточное положение между видами **A1** и **A4**. Кроме того, вид **A2** предпочитает холодные и влажные условия среды, а вид **A3** - теплые и сухие. Будем считать, что структура фитоценоза находится под воздействием двух независимых факторов-входов, воспринимающих температуру воздуха (без ограничения общности можно представить ее только двумя значениями: **T** - тепло и **X** - холодно) и атмосферные осадки (также две градации: **C** - сухо, **B** - влажно). Предположим, что влияние других факторов (условия минерального питания, освещенность и т.д.) не существенны для организации этого гипотетического сообщества. Выходом системы является доминирование того или иного вида в сообществе. Будем считать, что входы системы остаются неизменными на протяжении некоторого отрезка времени (например, два месяца), по истечению которого они либо изменяются, либо остаются прежними. Также будем считать, что выход системы зависит не только от состояния входов в данный момент времени, но и от состояния входов в предыдущий момент времени (иными словами, доминирование того или иного вида условно в июне-июле определяется погодными условиями как за эти два месяца, так и за два предшествующих - апрель-май). Характер зависимости видов от погодных условий в данном примере нас не интересует, кроме тех указаний о предпочтении некоторых условий, которые были сделаны выше. Так как принято предположение о независимости переходов состояний входов по истечению интервалов времени, то полный перебор всех возможных воздействий даст шестнадцать вариантов. Отберем для дальнейшего рассмотрения только те четыре варианта, в которых нет одинаковых состояний входов:

- ТС-ХВ** - тепло-сухо (весной) - холодно-влажно (летом),
- ХС-ТВ** - холодно-сухо (весной) - тепло-влажно (летом),
- ТВ-ХС** - тепло-влажно (весной) - холодно-сухо (летом),
- ХВ-ТС** - холодно-влажно (весной) - тепло-сухо (летом).

Нетрудно убедиться, что количество информации, поступающей в растительное сообщество по этим последовательностям состояний входов, будет одинаковым при ее измерении некоторым энтропийным индексом (при условии неизменности вероятностей входных воздействий). Однако состояние выхода для этих последовательностей будет различным. Первая и последняя ситуации позволяют весной развиваться соответственно виду **A3** или **A2**, а летом - наоборот. Так как эти виды, предположительно, равны по своей конкурентной способности, то следует ожидать, что в этих ситуациях будет наблюдаться содоминирование видов **A2** и **A3**. Во втором случае успешно разовьется вид **A4**, но летом, когда условия среды станут более благоприятными для более сильного конкурента **A1**, произойдет его подавление и в сообществе будет доминировать вид **A1**. В третьей ситуации вид **A1** сразу "захватывает лидерство" и, по-видимому, не упустит его до конца срока, так как хотя летом условия среды и более благоприятны виду **A4**, но он является слабым конкурентом и не в состоянии вытеснить вид, который уже занял все сообщество (иными словами, имеет место флористическая неполноценность растительного сообщества).

На данном примере можно видеть, что состояние выхода системы (доминирование того или иного вида) в большей степени зависит не от количественных значений состояний входов, а от их последовательности, т.е. организация растительного сообщества в данном случае определяется не только потоком вещества (осадки) и энергии (температура), но и информационным процессом, заключенным в последовательности воздействия этих факторов. Таким образом, количественные и качественные характеристики экосистем (в том числе и растительных сообществ) нельзя описать и прогнозировать, основываясь только на энергетическом и вещественном взаимодействии объектов (Левич, 1977, 1978, 1980). Еще раз подчеркнем, что формальное определение количества информации, содержащейся в том или ином сообществе, без качественного анализа или построения дедуктивных моделей информационных процессов вряд ли может рассматриваться как полноценное приложение теории информации к экологическим и фитоценологическим исследованиям.

Заканчивая краткое рассмотрение основных процессов, протекающих в фитоценозах, интересно сделать ряд предположений о возможных носителях информации в растительных сообществах. В качестве информационных сигналов могут выступать различные лимитирующие факторы, а также факторы, зависящие от плотности особей и т.д. Кроме того, ряд авторов называет аллелохимические (например, Уиттекер, 1980; подробнее см. разд. 3.4) и их частный случай - аллелопатические взаимодействия (Гродзинский, 1967; Работнов, 1978; Райс, 1978). Отмечается и определенная роль в организации растительных сообществ электромагнитных полей биологического происхождения (Журбицкий, 1969; Гуляев и др., 1975; Макеев и др., 1975). А.П.Левичем (1977) даже сделано предположение о существовании "экологического кода", с помощью которого осуществляется организация структуры и регулирование в экосистемах. Все эти предполагаемые носители информации, а также различные характеристики круговорота веществ и потоков энергии в растительных сообществах требуют не только детального экспериментального изучения, но должны исследоваться и на математических моделях, описывающих те или иные процессы, протекающие в фитоценозах. Математическое моделирование в этом случае выступает в качестве расширения традиционного естественно-научного понятия «лабораторный эксперимент» (Флейшман, 1982).

3.3 ИНФОРМАЦИОННЫЕ ПОЛЯ ЖИВОТНЫХ

Как уже отмечалось, предмет экологии составляют три системных уровня живого: особь, популяция и биоценоз. Информационные взаимодействия в животном мире, как и вещественно-энергетические, наиболее отчетливо проявляются на уровне популяции. На более высоком уровне информационные взаимосвязи представляют, по-видимому, интегрированную совокупность внутри- и межпопуляционных информационных потоков. На популяционном же уровне процессы информации тесно связаны с динамикой плотности населения.

Представление о наличии в любой популяции своей оптимальной плотности говорит о том, что и высокая и низкая плотность должны вызывать к действию регуляторные механизмы. Любые внешние по отношению к популяции факторы влияют на ее численность не прямо, а через специализирован-

ные отношения, действующие уже внутри популяции и ведущие либо к ее разреживанию, либо к уплотнению через интенсификацию размножения. Эти механизмы работают по принципу обратной связи и представлены процессами непрерывной информации. Материальными носителями такой биологической информации являются многообразные акты и следы деятельности животных. Уровень запахового фона, частота меток, частота непосредственных встреч животных, вообще степень любых изменений среды животными - все это служит информацией для популяции. "Свойство насыщать среду информацией, сохраняющей свое биологическое влияние в течение некоторого времени после того, как она была продуцирована, послужило Н.П.Наумову основанием для формирования теории биологических (или сигнальных) полей... Сущность ее сводится к тому, что в биогеоценотических отношениях имеет значение не только прямое воздействие животных на неорганическую и биологическую среду, но и информационный «фон», создаваемый ими и играющий специфическую роль в числе других свойств биогеоценоза" (Шиллов, 1977, с. 140).

Количественная сторона информации сообщает животным о плотности населения. Каждая особь, таким образом, является приемником информации и ее продуцентом. Эта информация и вызывает ответную реакцию, направленную на восстановление оптимального уровня интенсивности сигнального биологического поля, а следовательно, и оптимального уровня численности.

В современной экологии, вышедшей за рамки изучения вещественно-энергетических процессов в живых системах, важным является вопрос: каким образом интегрированные память и опыт накапливаются и обобщаются, например, в популяции? По Н.П.Наумову (1973), существуют три пути интеграции индивидуального опыта в надиндивидуальных системах:

- сигнальная наследственность, осуществляемая при непосредственных контактах особей друг с другом (например, детей и родителей, молодых и взрослых, половых партнеров и др.);
- морфологически обусловленная наследственность, закрепляемая отбором;
- интеграция индивидуального опыта путем адаптивного изменения организмами среды их обитания.

Для экологов предмет науки составляют первый и третий пути. Первый путь (сигнальная наследственность) в настоящее время наиболее интенсивно изучается методом прямых наблюдений и экспериментов в условиях вольерного содержания животных, реже - в полевых условиях. Третий путь до последнего времени исследуется слабо, так как не было разработано соответствующей теории и концептуальной основы сбора материала и его анализа. И только в 1973 г. Н.П.Наумов опубликовал общие идеи, а в 1977 г. - цельную концепцию значения адаптивного изменения среды обитания животными для трансформации, передачи и хранения информации об индивидуальном опыте.

Н.П.Наумов показал, что возможен опосредованный через среду обитания обмен опытом между особями, поколениями одного вида и разными видами, т.е., по существу, обмен информацией. Такой "средовой" обмен информацией не имеет адресата, как при индивидуальном обучении при непосредственных контактах животных (например, родителей и детенышей). В большинстве случаев он действует по принципу: "всем, кого это касается". Так, мочевая точка на границе индивидуального участка адресована потенциальным нарушителям границ или потенциальным половым партнерам в период размножения. Но следы кормежки, комфортного поведения, просто следовая до-

рожка животного не имеют адресата, хотя и могут нести информацию, например о кормности участка. Следовательно, при "средовом" обмене сигналами направление информационного потока в популяции задается первичной активностью реципиента при соответствующем внимании к следам деятельности животных, оставленным в среде. Здесь важны как степень внимания (индивидуальное качество), так и разрешающие способности сенсорных и аналитических систем животного-реципиента (видовое свойство).

В теории биологического сигнального поля понятия «среды», как суммы факторов и условий существования в их взаимосвязи, нет. *Средой для животных здесь является биологическое сигнальное поле.* Именно оно определяет поведение, жизнеспособность особей и в то же время формируется ими. Такая трактовка понятия «среды» в теории сигнального поля привела и к другому взгляду на особь: важна не сама особь в ее морфологическом, "вещественном" воплощении, а ее сигнальные связи, опосредованные объектами биологического поля, ее участие в формировании каналов. Именно эти связи порождают сигналы и информацию - "память" экосистемы следующего иерархического уровня, представленную биологическим сигнальным полем. Следовательно, жизнеспособность например популяции определяется не столько числом входящих в нее особей (здесь всегда есть предел - видотипичная плотность популяции), сколько их двигательной активностью, порождающей сигнальные связи во всем их разнообразии. В связи с этим Ю.Г.Пузаченко (1987, с. 1623) в конкретной и достаточно емкой форме определил задачу, стоящую перед современной экологией: "Эколог неизбежно исследует объект с очень высокой размерностью, он неизбежно должен совершенствовать свое мышление, оперируя не состояниями множества объектов, а их отношениями (*разрядка наша*), существенно понижая тем самым размерность, обеспечивая мыслимую обзорность объекта исследования". Представление о биологических сигнальных полях млекопитающих и является одной из тех концептуальных баз, которые ориентируют конкретные экологические исследования именно на анализ отношений между объектами в наиндивидуальных системах одного и разных уровней иерархии.

По Н.П.Наумову (1973, 1977), *сигнальное биологическое поле можно понимать как упорядоченную совокупность изменения организмами исходных физических и химических характеристик мест их обитания, выступающих как совокупность сигналов или система связей, спланивающих животных в более или менее тесные группы с согласованным поведением.* Биологическое сигнальное поле можно рассматривать как групповой механизм управления живой системой, локализованный вне организма, в окружающей среде, и поэтому обладающий известной самостоятельностью.

Биологическое сигнальное поле само по себе, вне связи с конкретной изучаемой наиндивидуальной системой, не существует. Сигнальное поле - это один из аспектов ее существования, так же, как, например, вещественно-энергетический аспект этой системы. В то же время это один из методов изучения экологических систем наиндивидуального уровня (особи семейной группы, популяции и т.п.), причем метод изучения конкретного аспекта их жизнедеятельности - информационного. Средством описания и изучения биологических полей служит системный анализ, в настоящее время широко разрабатываемый применительно к общим экологическим проблемам (см. выше гл. 2).

При конкретных экологических исследованиях сигнальное биологическое поле удобно рассматривать как информационную систему, имеющую три параметра: *величину, напряженность и анизотропность* биологического поля.

Рассмотрим параметр **"величина биологического поля"**. Здесь системной целостностью выступает что-то, организованное из элементов-объектов и событий среды, вовлеченных животным в процессе двигательной активности в сферу своей деятельности. Это пространственный параметр биологического сигнального поля. Он видится как одна из subsystemов целой системы "биологическое сигнальное поле".

Элементами **"напряженности биологического поля"** выступают уже не физические объекты и события среды, имеющие сигнальное значение для реагирующих на них особей, а реакции особи на них. Здесь в системное интегрированное единство объединены функциональные элементы. Напряженность поля определяется через двигательные реакции на объекты и события среды, т.е. через поведение, разложенное на отдельные функциональные "кирпичики" - элементарные двигательные реакции на объекты и события среды. Их можно объединить в структурные блоки, отражающие какую-то поведенческую реакцию.

Параметр **"анизотропность биологического поля"** подразумевает subsystemу, организованную одновременно из элементов физико-химической природы (объектов и событий среды) и функциональных элементов (повторных реакций на объекты и события среды сходной сигнальной природы, т.е. несущих одинаковый для воспринимающей его особи сигнал).

Таким образом, информационная система "биологическое поле" состоит из трех subsystemов, интегрированными компонентами которых в одном случае являются структурные элементы, во втором - функциональные, а в третьем - и то и другое.

Использование сигнального биологического поля, как предмета и как метода конкретных экологических исследований, позволяет решать широкий круг экологических задач. Например, была дана количественная оценка степени восприимчивости нового (адаптивной гибкости) у разных особей, внутрипопуляционных групп и видов млекопитающих; показана разная длительность характерного времени у особей одного вида и у разных видов; выявлена и количественно определена потенциальная возможность особей, их групп и видов к освоению среды с разной степенью антропогенных изменений (Мозговой, 1972, 1986, 1987, 1989). Появилась возможность подойти к анализу механизма связи между биологическими сигнальными полями разного иерархического уровня.

Сигнальные биологические поля имеют иерархическую организацию, соответствующую системной организации живого надорганизменных уровней:

- индивидуальное (или элементарное) биологическое поле;
- групповое биологическое поле;
- общее сигнальное поле популяции;
- сигнальное поле коадаптивного комплекса экологически близких видов;
- биоценотическое сигнальное поле.

Индивидуальное биологическое сигнальное поле - поле особи, представленное ее сигнальными связями с окружающей живой и неживой природой. У видов, ведущих индивидуально-семейный образ жизни, каждая особь имеет свой индивидуальный участок. Механизмом, обеспечивающим пространственное распределение особей в пределах популяционного ареала, являются коммуникативные связи, чаще опосредованные через сигналы, оставленные особями в среде в процессе их активности. Эти сигналы, в форме изменения физико-химических параметров среды (следовые дорожки животного, норы, убежища, мочевые точки, следы охоты и др.), а также следы реакции на сигналы, оставленные другими особями этого же или иных видов, и составляют элементарное биологическое поле особи.

Следы жизнедеятельности животных является лишь потенциальным механизмом регуляции территориальной структуры популяции или внутривидовой группы. В качестве реальных механизмов они выступают только будучи актуализированными животным, сигнальное поле которого изучается. Следовательно, теоретически допуская наличие системы сигналов и информации как аппарата памяти и управления на индивидуальными системами, в конкретных полевых исследованиях можно описать их как биологическое сигнальное поле каждой конкретной особи исключительно по реакциям животного на эти сигналы и информацию. Описание на любой иной основе отразит не реальное биологическое поле особи, а субъективную ориентацию исследователя.

Следующий уровень - *групповое биологическое поле* как интегрированная совокупность индивидуальных (элементарных) полей. Под группой в данном случае понимаются семьи, стаи, колонии, т.е. территориальные группы, объединенные в системное единство четкими функциональными связями. Вероятно, к этому уровню следует отнести и биологические поля внутривидовых функциональных групп, таких, как половые и возрастные.

Третий иерархический уровень биологических сигнальных полей - *общее сигнальное поле популяции* как интегрированная совокупность групповых сигнальных полей.

По-видимому, высшему уровню в иерархии биологических сигнальных полей, предложенной Н.П.Наумовым, биоценологическому сигнальному полю, должен предшествовать еще один уровень - *сигнальное поле коадаптивного комплекса экологически близких видов* (можно предложить термин «консортивное сигнальное поле»). Характер функционирования биоценоза определяется именно такого рода комплексами-консорциями, как его структурными элементами.

Биоценологическое сигнальное поле формируется как интегрированный комплекс видовых полей. Его функции - обслуживание межвидового общения (Наумов, 1977). По-видимому, это справедливо для фоновых видов биоценоза. Остальные виды млекопитающих выступают структурными элементами биоценоза только в форме коадаптивных комплексов, подобных рассмотренному выше, и функциональными элементами - в форме сигнальных полей этих комплексов.

Сигнальные биологические поля перечисленных уровней организуют поток информации как в пределах каждого уровня, так и между ними.

Как в физике свойства частицы "здесь" и "теперь" имеют смысл только в соприкосновении частицы с системой отсчета, так и в биологии сигнальное

биологическое поле особи, групповое биологическое поле или общее биологическое сигнальное поле популяции имеют смысл и могут изучаться только в их связи с более общим целым. Так, индивидуальное сигнальное поле может быть выявлено и описано только через контакты особи с биологически сигнальным полем более высокого порядка - групповым, популяционным или биоценотическим. Биологический объект мыслим только во взаимодействии с системой, элементом которой он является. Результатом такого взаимодействия будет изменение и положения объекта, и скорости его движения, т.е. изменение его пространственно-временных координат. При большом числе степной свободы, свойственном системам надиндивидуального уровня, определить эти координаты нелегко. Поэтому Н.П.Наумов говорит о статистико-вероятностном характере механизмов взаимодействия особей и видов, создающих биологическое сигнальное поле (типичный пример методологии четвертого периода развития экологии; см. гл. 1).

Биологическое сигнальное, или информационное поле - это, по определению, информационная система, т.е. такая система, в которой системообразующим фактором (фактором отбора элементов и характера взаимодействий между ними) выступает информация. Эта мера упорядоченности движения, имеющая место в процессах активного отражения при сигнальном, а не силовом (энергия) воздействии. Информацию можно рассматривать и как сообщения, снимающие существующую до их получения неопределенность, или как энергетически слабое воздействие, воспринимаемое организмом как закодированное сообщение о возможности многократно более мощных влияний на него со стороны других организмов или факторов среды и вызывающее его ответную реакцию. Из приведенных определений видно, что понятие «информация» само по себе достаточно абстрактно. При выявлении сигнала и информации опосредованно, через движение особей в среде, уровень абстрагирования снижается: движение животного в течение его суточной активности - реальный процесс, ориентируемый комплексным воздействием на животное внешних и внутренних факторов. Такими факторами со стороны среды выступают сигналы, несущие определенную информацию о среде, ее свойствах, состоянии и изменениях. Характер движения животного может отражать сигнальные и информационные свойства среды, в данном случае - сигнального биологического поля. Следовательно, используя реальный процесс - двигательную активность животного, - можно насытить конкретным содержанием достаточно абстрактные понятия сигнала и информации и, более того, дать им количественную оценку.

Биологическое сигнальное поле можно рассматривать как систему сигналов, воздействующих на животных. Параметры сигнального поля выявляются опосредованно, через реакции животных на сигналы среды. Значит, в процессе изучения биологического сигнального поля любой надиндивидуальной системы, выявляются не только факторы среды сигнальной природы, но и их взаимоотношения с живой системой. Отсюда уникальность биологического поля любого животного. Зафиксированное в цифрах или графически сигнальное поле экологической системы - это мгновенный пространственно-временной срез чрезвычайно подвижной информационной составляющей этой системы. Любые попытки изучать сигнальное поле как стабильную структуру, вне непрерывного пространственно-временного изменения, неправомерны. С другой стороны, состояние биологического сигнального поля не может быть

выявлено и изучено вне связи с определенной экологической системой. Такому анализу может быть подвергнут только отдельный сигнал, подобно любому отдельно взятому фактору среды. Но такой анализ не отразит реальной ситуации, поскольку, как и другие факторы среды, сигналы действуют комплексно (имеет место своеобразная констелляция воздействия сигналов на животных; Мозговой, Розенберг, 1992).

Возвращаясь к поставленному в начале раздела вопросу о популяционном гомеостазе, можно сформулировать основную проблему популяционной экологии: *какие механизмы принимают участие в регуляции плотности популяции?*

Можно представить три основных уровня популяционной регуляции:

- фактор-информатор сам же выступает регулятором плотности популяции;
- фактор-информатор влияет на поведение животных и регуляция плотности популяции осуществляется через поведение;
- фактор-информатор вызывает адекватные формы поведения, поведение изменяет физиологические функции в организме, регулирующие уровень рождаемости и смертности (Шилов, 1977).

Рассмотрим первый уровень популяционной регуляции: *фактор-информатор есть регулятор плотности популяции.*

В 20-х годах Р.Чепмен (R.Chapman) ставил опыты с мучными хрущачами и показал, что уровень их численности зависит от объема сосуда с отрубями. По мере подхода к максимальной для данной емкости плотности увеличивается каннибализм и снижается вероятность развития личинок. Фактором-информатором в данном случае выступает газообразный секрет, выделяемый личинками мучных хрущей: по мере его накопления, на определенном уровне (пороговая концентрация газа в сыпучей среде), он снижает вероятность развития личинок и интенсивность размножения имаго. Таким образом, происходит поддержание оптимальной плотности населения самой популяцией через продукты метаболизма, а не кормом. И это очень важно, так как ограничение плотности популяции непосредственно ресурсом поставило бы под угрозу самое ее существование. Ограничивающим фактором выступает сигнал о плотности: продукты жизнедеятельности блокируют размножение.

В опытах с головастиками был показан характер действия метаболитов. Оказалось, что при критической плотности большинство головастиков замедляет развитие, а какое-то меньшинство резко вырывается вперед. И это меньшинство генетически отличается от остальных головастиков (Шварц, Пястолова, 1970). На этом примере прослеживается совмещение двух биологически важных процессов: регуляции численности и поддержании разнокачественности популяции.

Вторая форма регуляции плотности популяции наиболее полно выражена у высших животных - *регуляция через поведение*. Какие-то формы информации в биологическом сигнальном поле стимулируют определенные формы поведения, а последние регулируют уровень смертности и интенсивность размножения (информация → поведение = регуляция плотности). Наиболее простой пример такой регуляции дают черепахи. Если на кладку яиц идут большие количества черепаш, то новые особи перекапывают уже отложенные кладки, чем и осуществляется механическая регуляция плотности через продуктивное поведение.

Третья форма регуляции плотности связана с *изменением физиологических функций в организме в ответ на адекватные полученной информации формы поведения*: информация → поведение → изменение физиологических функций = регуляция рождаемости. Такая форма регуляции наблюдается у млекопитающих (Кристиан, 1956) и осуществляется через реакцию стресса. При росте плотности популяции растет интенсивность сигнального поля, усиливается борьба за ранг, растут антагонистические формы поведения, и в результате растет уровень стресса, оказывающий влияние на плодовитость и смертность в популяции.

Еще Г.Селье (1960) показал, что стресс влияет на репродукционные способности животных, вплоть до их блокировки: прекращается овуляция, не происходит имплантация оплодотворенного яйца, начинается рассасывание эмбрионов, прекращается лактация. Кортикостероидные гормоны ингибируют репродуктивные функции, но полностью способность к размножению не уничтожают. Поэтому выселившиеся животные, выйдя из-под давления стресса, восстанавливают в крови уровень половых стероидов и могут снова благополучно размножаться. То есть, срабатывает та же схема: информация → поведение → физиология = регуляция. Причем эта схема постоянно проверяется обратной связью и популяция быстро улавливает возможность нового размножения.

Отсюда прямой выход в практику: человечество много сил тратит, например, на борьбу с грызунами, но результат всегда один и тот же - 100%-й гибели грызунов никогда не бывает, даже при использовании очень сильных ядов. В результате, остаточная популяция, получив информацию о низкой плотности, включает реакцию поиска. Быстро формируются новые внутривидовые группы, и в них снова начинается интенсивное размножение. Дератизацию, например, вынуждены теперь проводить до 12 раз в год (!). Человек сам включает регуляторные механизмы, ведущие к резкой вспышке численности грызунов. Отсюда важнейшая проблема современной прикладной экологии - поиск новой стратегии борьбы с грызунами, вредителями сельскохозяйственных культур и переносчиками инфекций.

Во всех рассмотренных случаях "...исходным раздражителем, включающим функцию регуляторных механизмов и определяющим уровень и направленность их функционирования, являются информационные процессы, отражающие динамику плотности и ее соотношение с конкретной экологической ситуацией" (Шилов, 1977, с. 192). Прямые контакты животных в пределах популяции зачастую ведут к усилению конкуренции, поэтому преимущество получает опосредованный через сигналы среды информационный обмен. Н.П.Наумов (1977) отмечал, что любые изменения, внесенные животными в окружающую среду, - от долговременных нор и логовищ до элементарной следовой дорожки, - могут иметь информационное значение, восприниматься как информация, интенсивность которой пропорциональна плотности заселения территории особями данной популяции.

Сигналы и информация, оставляемые животными в процессе жизнедеятельности, выполняют не только регуляторную, но и очень разнообразную биологическую функцию - от "пассивной" информации до активных форм информационного обмена. Г.Темброк (1977, с. 255) в связи с этим выделяет два типа информации - *коммуникативную* и *некоммуникативную*: "...при некоммуникативных процессах информации происходит семантическая нагрузка, осуще-

ствляемая перцепиентом, в то время как при коммуникативных процессах, имея в виду передачу информации, семантическую нагрузку осуществляет передатчик, и процесс передачи информации происходит лишь в том случае, если значение узноано перцепиентом”.

Поскольку между животным и средой постоянно осуществляется сигнальный или информационный обмен, Г.Темброк выделяет три среды, характер сигнально-информационных связей с которыми различен:

- среда "внешнего самоконтроля";
- среда, представленная любыми процессами и событиями внешнего мира, активно воспринимаемыми животным;
- социальная среда, образуемая особями своего вида.

Во всех трех случаях имеют место информационные процессы, но в разных аспектах: *синтаксическом* (код информации), *семантическом* (значение информации) и *прагматическом* (ценность информации),.

Информация структурно неоднородна и включает в себя синтаксическую (форма), семантическую (значение) и прагматическую (ценность) составляющие, описываемые тремя соответствующими разделами *семиотики* - общей теории знаковых систем. Выше было показано, что биологическое поле - это информационная система. Отождествление сигнальных биологических полей с информационными системами позволяет рассматривать параметры полей (величина, анизотропность и напряженность) как аналоги трех составляющих информации:

Составляющая информации	Параметры биологического сигнального поля
синтаксическая (форма)	величина
семантическая (значимость)	анизатропность
прагматическая (ценность)	напряженность

Так, *синтаксическая составляющая* информации в сигнальных биологических полях представлена объектами и событиями среды - потенциальными физико-химическими носителями какого-либо сигнала. Физические свойства носителя сигнала (объекта среды) могут иметь значение *величины* (кода) информации.

Если сигнал значим для животного в данном поведенческом контексте, он будет воспринят животным и выступит показателем семантической составляющей информации - значения. Но сигнал еще не свободен от субстратных свойств своего носителя, он включает в себя физико-химические характеристики объекта среды. Прагматическая же (ценностная) составляющая информации, будучи связанной с сигналом, свободна от физических характеристик субстрата и связана лишь с готовностью особи воспринять эту информацию. Так, объект среды, например колышущийся и трущийся о снег сухой стебель травы, выступает физическим носителем сигнала о каком-то движении, сопровождаемом шуршанием. В этом его значение для животного: что-то движущееся и шуршащее. Ценность же данного сигнала в том, что он несет информацию о потенциальной пище и вызывает соответствующее поведение -

поиск пищи, если преобладающая мотивация у животного в данный момент была кормопоисковая. При кормопоисковой мотивации объекты среды, подобные шуршащему стеблю, или шуму грызуна из-под снега, как сигналы будут наиболее значимы для животного. Животное будет искать соответствующие сигналы и повторно на них реагировать. Следовательно, *показателем семантической (значимой) составляющей информации* может выступать второй параметр биологического сигнального поля - его *анизотропность*.

“Дистантное восприятие обычно дает животному лишь поверхностную, сигнальную информацию. Отражение же собственных действий, собственного поведения, направленного на объекты окружающего мира, дает животному наиболее полную информацию об этом мире” (Фабри, 1976, с. 11). Более того, чем ценнее информация (*прагматическая составляющая*), которую животное извлекает из данного сигнала, например сигнала о возможной пище при чувстве голода, тем активнее будет поиск пищи в ответ на данный сигнал и тем многообразнее двигательные реакции животного. Количество же элементарных двигательных реакций на объекты и события среды - это *показатель напряженности*, третьего параметра биологического сигнального поля.

Таким образом, связь между параметрами биологического сигнального поля и тремя составляющими информации вполне органична и закономерна. Кроме того, можно видеть, что синтаксическая составляющая информации связана преимущественно с внешней, по отношению к особи, средой - с объектами среды, потенциальными носителями сигналов. Семантическая составляющая информации (ее значение) связана в большей степени с особью, воспринимающей сигнал, а прагматическая (ценностная) - отражает только внутреннее состояние животного. Иначе говоря, три параметра биологического сигнального поля (величина, анизотропность, напряженность) и, соответственно, три составляющих информации (код, значение, ценность) могут характеризовать три стадии совмещения внешней реальности с внутренними процессами особи: побуждением, мотивацией. Если количественно выразить все три рассмотренных параметра, можно проследить три стадии процесса интериоризации - превращения внешней реальности во внутренний образ. И полученные данные можно использовать при сравнительном анализе информационных систем и поведения особей разных видов (Мозговой, Розенберг, 1992).

Расчленив процесс интериоризации (превращение внешней реальности - объектов среды - во внутренний образ, с параллельным процессом его внутренней оценки) очень сложно, так как это непрерывный, континуальный акт. Любое его дробление будет достаточно условным. И граница между тремя предлагаемыми стадиями интериоризации тоже в значительной степени условна. Более того, три раздела семиотики (или три составляющих информации), как и процессы интерио- и экстериоризации, описываются в литературе, главным образом, применительно к человеку. В данном случае они используются применительно к коммуникативным системам животных в связи с отсутствием соответствующих терминов для описания аналогичных процессов в животном мире.

3.4. ХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

*Один из способов быть несъеденным -
это стать несъедобным.*

К.Шмидт-Ниельсен
("Физиология животных, приспособление
и среда", 1982, т. 1, с. 225).

3.4.1. ПРЕДМЕТНАЯ ОБЛАСТЬ

Афористичность высказывания известного физиолога не отражает того длительного эволюционного пути, который прошли живые организмы, прежде чем обрели эффективные средства химической защиты и нападения. Стратегия использования химических веществ, включая токсины, в живой природе имеет два основных направления - это выработка собственных биологически активных веществ (БАВ) из неактивных предшественников, либо накопление в организме экзогенных БАВ. В соответствии с этими типами стратегий можно разделить организмы, использующие БАВ в наиболее категоричной форме - в виде токсинов - на две группы: первично- и вторичноядовитых.*

В сравнительном аспекте вторичная ядовитость выглядит менее "выгодной", по крайней мере по следующим причинам. Во-первых, такой тип химической защиты требует зависимости от определенного источника питания, т.е. специализации. Во-вторых, он потенциально более опасен для организма, аккумулирующего токсины, так как биологические механизмы резистентности к ядовитым веществам, поступающим с пищей, могут не сработать в экстремальных ситуациях, связанных с передозировкой, непредсказуемыми флуктуациями в химизме пищи и т.д. В-третьих, вторичная ядовитость не обеспечивает, как правило, индивидуальной защиты, а лишь ценой гибели отдельной особи повышает шансы выживания популяции в целом.

Взаимодействия между различными организмами, опосредуемые с помощью химических веществ, сбалансированы удивительным образом, и кажущиеся отклонения от естественной гармонии являются, скорее всего, результатом нашего незнания конкретных механизмов химических взаимодействий у разных видов.

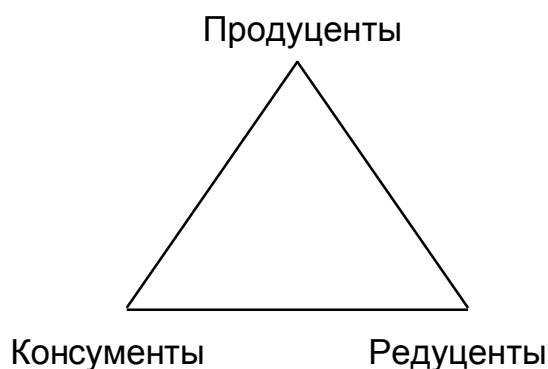
В настоящее время спектр вопросов, касающихся химических аспектов экологических взаимодействий между организмами, изучает *химическая (био-химическая) экология*. Дж.А.Розенталь (1986, с. 56) указывает, что "...исследование... химических взаимодействий между организмами составляет основу новой быстро развивающейся области биологии - химической экологии. Химическая экология изучает роль природных химических веществ «во взаимоотношениях между организмами»".

* Подробнее в отношении ядовитых животных см. 3.4.6.2.

М.Барбье (1978, с. 16) несколько расширил сферу внимания химической экологии: “Химическая экология - это наука о химических взаимоотношениях между живыми организмами или между живой и неживой природой”.

М.М.Телитченко и С.А.Остроумов (1990, с. 10), анализируя определение, данное Барбье, справедливо указывают, что в “...рамки химической (биохимической. - *Ремарка наша*) экологии нет необходимости включать многочисленные вопросы «воздействия неживой природы на животных и растения», которые связаны с поступлением в организмы, например, элементов минерального питания”. Конкретизируя область химических взаимодействий с участием только тех молекул, которые служат передатчиками информации или хеморегуляторами переноса энергии и вещества в биоценозах, эти авторы предлагают вместо «химической экологии» использовать термин «биохимическая экология». **Предметом биохимической экологии** (Телитченко, Остроумов, 1990, с. 11) “...являются, главным образом, экологические взаимодействия между организмами и их системами (популяциями и сообществами), опосредуемые химическими веществами, в основном теми, которые служат исключительно или, прежде всего, посредниками, передающими какую-то информацию, или регуляторами экологических процессов”. Тогда **основными объектами** биохимической экологии “...являются, главным образом, биохимически взаимодействующие организмы, популяции и сообщества организмов и конкретные вещества, которые опосредуют и регулируют широкий класс экологических взаимодействий (включая трофические и нетрофические взаимосвязи), а также биохимические реакции, в которых участвуют эти вещества. Важно подчеркнуть, что в биохимической экологии вещества и биохимические реакции рассматриваются, прежде всего, как основные компоненты экологических систем и участники протекающих в биосфере экологических процессов. В этом принципиальное отличие подхода биохимической экологии от биохимии, где те же вещества могут изучаться как продукты внутриклеточного метаболизма без рассмотрения экологической перспективы или экологического контекста” (Там же, с. 11-12).

Легко увидеть концептуальное единство вышеприведенных дефиниций, что, впрочем, не закрывает возможность дискуссий в этой области. Независимо от предпочтения, отданного тому или иному определению, предметная область химических биокommunikаций в первом приближении может быть ограничена "трофическим треугольником".



При этом число взаимодействующих "трофических пар" равно шести, а именно:

1. продуцент - консумент,
2. продуцент - редуцент,
3. продуцент - продуцент,
4. консумент - редуцент,
5. консумент - консумент,
6. редуцент - редуцент.

Полный анализ химических механизмов этих взаимодействий далеко выходит за рамки этой главы, поэтому ограничимся рассмотрением примеров химических соединений, участвующих в хеморегуляции пастбищной и детритной пищевых цепей, аллелопатических взаимодействий, особенностей химической регуляции внутри- и межвидовых взаимодействий у животных, а также элементами этнотоксикологии.

3.4.2. ТЕРМИНОЛОГИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ

Важной проблемой для любой науки является вопрос терминологии. Термины - это язык науки, и она не может развиваться без своего языка и четкого словаря. Как правило, чем моложе та или иная отрасль знаний, тем меньше в ее арсенале собственных устоявшихся и общепринятых определений и тем больше она ассимилирует терминологию родственных наук. Покажем это на примере такой научной дисциплины, как **токсикология** (от "токсин" - из интернациональной научной лексики, восходящей к "токсикон" (греч.) - яд и "логия" (греч.) - учение), изучающей яды природного происхождения - животного, растительного и микробного. Исторически природные яды были вначале предметом изучения **токсикологии** - науки об органических и неорганических ядах и механизмах их поражающего действия. Однако по мере накопления (за последние 100 лет) фактических данных о природных ядах возникла необходимость в качественном переосмыслении этого материала. Стало очевидным, что раскрытие механизмов действия природных ядов должно базироваться на понимании биологических и экологических особенностей ядопродуцирующих организмов. В результате, токсикология не только обогатилась терминологией смежных дисциплин (таких, как зоология, ботаника, микробиология, биоорганическая химия, патофизиология), но и внесла коррективы в существующую терминологическую базу.

Каждый конкретно-исторический период развития науки ставил перед биологами свои проблемы, возникающие из суммы накопленных знаний как в самой биологии, так и в смежных науках. С этой точки зрения ядовитость, как фундаментальное свойство живой материи, с древнейших времен находится в сфере внимания ученых. Яды как оружие, яды как целебные вещества, поиск новых ядов и эффективных противоядий - вот далеко не полный перечень вопросов, интересующих исследователей. При описании ядовитых организмов и продуцируемых ими биологически активных веществ наиболее часто приходится оперировать терминами «яд» и «токсины». Являются ли они синонимами или же несут разную смысловую нагрузку?

Токсикологи относят к ядам химические соединения, отличающиеся высокой токсичностью, т.е. способные в минимальных количествах вызывать на-

рушение жизнедеятельности (отравление) или гибель организма. Уместно в этой связи напомнить высказывание М.Барбье (1978, стр. 38): "...отравление агрессора выглядит тогда как несчастный случай, вызванный столкновением двух несовместимых типов метаболизма". В медицинской литературе токсинами традиционно называют белковые вещества, образуемые преимущественно микроорганизмами и некоторыми животными и обладающими ядовитыми свойствами. При этом одной из характерных черт токсинов считается наличие антигенных свойств. Значительное расширение числа токсинов, выделенных из природных объектов, среди которых оказалось и много небелковых, заставляет пересмотреть критерий термина «токсин». В настоящее время термин «токсин» следует относить к индивидуальному химическому веществу независимо от источника его происхождения. Тем самым разграничивается действующее начало какого-либо яда (т.е. сам токсин) и целый яд, являющийся, как правило, многокомпонентной смесью различных биологически активных веществ. Обычно термин «яд» применяют к секретам специализированных ядовитых желез животных (насекомых, амфибий, змей и пр.). В свою очередь, слово «токсин» широко используется при образовании новых терминов, подчеркивающих источник происхождения данного токсина (зоотоксины, фитотоксины, батрахотоксины) либо особенности его фармакологического эффекта (нейротоксины, цитотоксины, кардиотоксины и т.д.).

Сложность взаимодействия между организмами привела к необходимости разработки соответствующей терминологической базы. Достаточно подробное изложение этого вопроса приведено в обобщающих работах М.Барбье (1978), Б.Н.Орлова и Д.Б.Гелашвили (1986), М.М.Телитченко и С.Н.Остроумова (1990) и др. Резюмируя в рамках данного раздела неизбежно возникающие дискуссии и противоречия, следует отметить, что большинство авторов в вопросах классификации химических взаимодействий между организмами опираются на работу Р.Уиттекера и П.Фини (Whittaker, Feeny, 1971). Предложенная этими авторами классификационная схема выглядит следующим образом (см. табл. 3).

Алгоритм, положенный в основу этой классификации достаточно прост. Он учитывает характер взаимодействия между особями: внутривидовой (аутэкологический уровень) или межвидовой (синэкологический уровень), а также результат этого взаимодействия. При этом вещества, участвующие в межвидовых или аллелохимических взаимодействиях, по конечному эффекту взаимодействия делятся на *алломоны* (приносящие пользу организму-продукенту) и *кайромоны* (приносящие пользу организму-реципиенту), а также *депрессоры* (см. табл. 3).

Упрек в "...антропоморфном понятии «пользы» или «выгоды», получаемой организмами, вырабатывающими или получающими то или иное вещество" (Телитченко, Остроумов, 1990, с. 16), адресованный этой классификации, справедлив лишь отчасти. Оппонирующим аргументом может служить удачная "экологизация" Е.А.Воробейчиком с соавторами (1994, с. 28) теоремы Геделя "о неполноте": "...чтобы сформулировать непротиворечивое утверждение о системе, необходимо быть вне этой системы". Эту же мысль находим у Р.Маргалефа (1992, с. 178): "...невозможно составить полное описание одного вида, одной экосистемы, рассматривая только один этот вид или эту экосистему". Следовательно, если признать человечество неотъемлемой составной частью такой сложной системы как биосфера, то любые наши сведения о законах построения и функциониро-

вания этой системы будут страдать антропоцентризмом (или антропоморфностью).

Таблица 3

Классификация различных типов химических воздействий организма на среду (по: Whittaker, Feeny, 1971)

<p>I. Вещества, участвующие в межвидовых (аллелохимических) взаимодействиях</p> <p>А. Алломоны (приносят пользу организму-производителю)</p> <ol style="list-style-type: none">1. Отпугивающие вещества2. Вещества, прикрывающие бегство (чернильная жидкость у головоногих)3. Супрессоры (антибиотики)4. Яды5. Индукторы (вызывают образование галлусов, узелков и т.п.)6. Противоядия7. Приманки (привлекают добычу к организму-хищнику) <p>Б. Кайромоны (приносят пользу организму-реципиенту)</p> <ol style="list-style-type: none">1. Вещества, привлекающие к пище2. Индукторы, стимулирующие адаптацию (например, фактор, вызывающий образование шипов у коловраток)3. Сигналы, предупреждающие реципиента об опасности или о токсичности4. Стимуляторы (факторы роста) <p>В. Депрессоры: отбросы и подобные им продукты, отравляющие реципиента, не увеличивая приспособляемости производящего их организма к окружающей среде</p>
<p>II. Вещества, участвующие во внутривидовых взаимодействиях</p> <p>А. Аутоксины (отбросы, токсичные для организма-производителя и не приносящие пользы другим видам)</p> <p>Б. Аутоингибиторы адаптации: сдерживают численность популяции в таких пределах, чтобы она находилась в равновесии с окружающей средой</p> <p>В. Феромоны</p> <ol style="list-style-type: none">1. Половые феромоны2. Общественные феромоны3. Феромоны тревоги и обороны4. Феромоны-метчики (отмечают территорию обитания и т.п.)

По существу, Р.Уиттекер и П.Фини конкретизировали концепцию, высказанную в 40-х годах Г.С.Френкелем, согласно которой (цит. по: Розенталь, 1986) "...для травоядных животных пригодность растения в пищу определяется не его первичными метаболитами, а вторичными. Напомним, что среди веществ, синтезируемых растениями, первичными метаболитами называют вещества, абсолютно необходимые для его роста и размножения, вторичные метаболиты - это продукты обмена, которые не участвуют в основных процессах жизнедеятельности, но, будучи различными у разных растений, определяют уникальность данного вида, разновидность или расы растений". *

Сформулированное Р.Уиттекером и П.Фини понятие об аллелохимических взаимодействиях позволило ввести новые термины: *allelochemic* и *allelochemical*, являющиеся равнозначными и употребляемыми разными авторами в силу вкуса или привычки. Так, уже упоминавшийся Дж.А.Розенталь, предпочитающий второй из них, указывает, что к *аллелохимикатам* относят различные по своей природе и характеру действия соединения, в том числе аттрактанты, репелленты, аллергенные вещества, яды (токсины) и др. Кроме того, в литературе можно встретить целый ряд других терминов в той или иной мере синонимичных ранее обсуждавшимся. В их числе следует упомянуть такие термины, как «экзометаболит» и «семиохимикат». Подробнее остановимся на последнем. По авторскому определению (Law, Regnier, 1971), *семиохимикат (Semiochemical)* - это химическое соединение, с помощью которого происходит передача информации от организма организму (независимо от принадлежности их к одному или разным видам). Наконец, М.Флоркин (цит. по: Барбье, 1978, с. 24) предложил термин «*коактон*» для всех биологически активных веществ, способных к любому из видов взаимодействий, указанных в табл. 3. К сожалению, незаслуженно забытой стала классификация Я.Д.Киршенблата, который в 1957 г. ввел для всех биологически активных веществ, выделяемых животными в окружающую среду и служащих для воздействия на другие организмы, термин «*телергон*».

Однако наиболее устоявшимся к настоящему времени следует признать термин «*аллелохимические взаимодействия*» как характеризующий межвидовые взаимоотношения с участием химических веществ. Этой проблеме, в основном, и будет посвящено дальнейшее изложение материала.

* См., например, М.Лукнер "Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных" (1979).

3.4.3. ХЕМОРЕГУЛЯТОРЫ ПАСТБИЩНОЙ ТРОФИЧЕСКОЙ ЦЕПИ

Пищевые, или трофические связи относятся к наиболее фундаментальным типам взаимодействия в природе. У всех фитофагов, питающихся первичными продуцентами, в основном, одинаковые потребности в пище, и большинство растений может более или менее полно их удовлетворять. В таком случае, что же определяет пищевую специализацию фитофагов? Каким образом растения сдерживают пищевую агрессию фитофагов? Каковы механизмы детерминации трофических цепей?

Как показали многочисленные исследования, основной вклад в формирование специфичности пищевых цепей и модуляцию потоков вещества и энергии в них несут вторичные метаболиты растений, оказывающие широкий спектр эколого-биохимического действия на фитофагов.

В настоящее время среди хеморегуляторов взаимодействий между растениями и фитофагами выделяют следующие основные группы (Телитченко, Остроумов, 1990):

- фитотоксины,
- фагодетерренты,
- пищевые аттрактанты и стимулятор,
- хеморегуляторы онтогенеза и плодовитости фитофагов.

3.4.3.1. Фитотоксины

Токсины оказывают запрещающее действие на использование в пищевых цепях ядопродуцирующего растения в наиболее категоричной форме. Однако колебания индивидуальной чувствительности фитофагов к тому или иному токсину, равно как и флуктуации в содержании токсинов в продуцентах, в итоге приводят к тому, что взаимоотношения «ядовитый продуцент - фитофаг» носят дозо-зависимый характер, описываемый S-образной кривой. Существенный вклад в это взаимодействие вносят и другие экологические факторы, в том числе и абиотические.

В качестве иллюстрации рассмотрим изящный пример, приведенный в обзоре Дж.А.Розенталя (1986). Известно, что в листьях лядвенца рогатого (*Lotus corniculatus*) и клевера ползучего (*Trifolium repens*) запасаются цианогенные гликозиды. При наличии в растении специального ферментного комплекса происходит энзиматическое расщепление цианогенных гликозидов с образованием свободной цианистой кислоты (цианида). Последний, как известно, эффективно блокирует цитохромоксидазу дыхательной цепи митохондрий, что в итоге вызывает кислородное голодание и смерть. Однако по способности к образованию цианида у лядвенца и клевера наблюдается полиморфизм: не все растения синтезируют и цианогенные гликозиды, и соответствующие ферменты, необходимые для образования свободного цианида. Именно он защищает растения от слизней и улиток - основных потребителей лядвенца и клевера. Когда была проанализирована связь между географическим распространением растений, способных образовывать свободный циан-

нид, и среднеянварской температурой, то было установлено, что в более теплых областях (например, в зоне Средиземноморья) от 70 до 90% собранных растений могли образовывать цианид, а в сравнительно холодных районах (например, в некоторых областях России), практически все проанализированные растения не обладали этой способностью.

Следовательно, в теплых районах, где активность фитофагов высока и в зимний период, для растений "полезней" способность вырабатывать свободный цианид и тем самым сдерживать экспансию фитофагов. В холодных областях, где численность популяции фитофагов эффективно контролируется температурой, выработка цианида имеет меньшее адаптивное значение.

Фитофаги, со своей стороны, также имеют ряд адаптивных механизмов, позволяющих преодолеть барьеры химической защиты продуцентов. Так, некоторые жвачные животные (крупный рогатый скот, овцы) способны детоксифицировать цианид, переводя его в результате ферментативного превращения с участием фермента роданезы в относительно безвредный тиоцианат.

Следует отметить, что выработка свободного цианида, как защитного агента, довольно широко практикуется в живой природе. Так, диплоподы *Apheloria corrugata* используют в качестве цианогенной молекулы манделонитрил, который в случае опасности ферментативно распадается с образованием свободного цианида и бензальдегида. Синильная кислота в связи с высоким давлением паров окутывает облачком свернувшуюся спиралью многоножку. При этом общего количества цианида, выбрасываемого диплоподой (~ 500 мкг), и длительности химической защиты (~ 20 мин) вполне достаточно, чтобы уползти от источника опасности.

Рассмотренные примеры химической защиты позволяют классифицировать используемые различными организмами химические соединения как алломоны (приносящие пользу организму-продуценту). Однако некоторые насекомые достигли такого совершенства, что алломоны растений стали для них кайромонами. Примером тому могут служить бабочки подсемейства *Danaidae*, к ним относятся *Danaus plexippus*, *D. chrisippus* и др., обладающие яркой апосематической окраской. Эта окраска извещает потенциальных агрессоров о возможной ядовитости бабочек. Действительно, бабочек-данаид избегают многие насекомоядные птицы. Специальные исследования подтвердили, что голубые сойки (*Cyanocitta cristata*), которых кормили данаидами, сильно заболели. Химический анализ личинок имаго данаид показал, что они содержат около десяти так называемых карденолидов, относящихся к группе сердечных гликозидов. Аналогичные соединения были обнаружены в млечном соке ваточника (*Asclepias curassavica*) и колотрописа (*Calotropis procera*). Взрослая бабочка способна накопить в своем туловище такое количество токсинов, которое в несколько раз превышает смертельную дозу для собаки. Насекомые редко запасают все карденолиды растения-"хозяина", однако все те карденолиды, которые накапливаются в организме насекомого, непременно содержатся в соответствующем растении. Бабочки, которые вывелись из личинок, выращенных на пище без карденолидов, не вредны для голубых соек. Это доказывает, что в организме данаид синтез карденолидов не происходит. Таким образом, карденолиды растений - это алломоны, которые в результате функциональной инверсии стали кайромонами для бабочек-данаид.

То, что химическая защита не может обеспечить абсолютной безопасности наглядно иллюстрирует следующий пример. В Центральной Мексике, где

зимует большое количество *Danais plexippus*, до 60% этих бабочек истребляется двумя видами насекомоядных птиц - черноспинным трупалом (сем. *Icteridae*) и черноголовым толстоносом (сем. *Fringillidae*). Детальное исследование показало, что трупал, чувствительный к карденолидам, весьма разборчив в пище и выедает у данаид только грудные мышцы и содержимое брюшка, не затрагивая кутикулу и крылья, в которых накапливаются карденолиды. Толстонос, напротив, обладает повышенной резистентностью, что позволяет ему поглощать насекомое почти целиком.

Этот пример характеризует достаточно типичную ситуацию, когда алломон продуцента становится кайромоном фитофага, но на уровне вторичных консументов его биологическая активность "нейтрализуется" либо поведенческими реакциями, обеспечивающими пищевую селективность и компенсирующими стенофагию, либо наличием биохимических механизмов резистентности.

Ярким примером биохимической адаптации насекомого, когда алломон растения играет роль кайромона, служит жук-зерновка (*Caryedes brasiliensis* - сем. *Bruchidae*). Этот жук является монофагом и питается семенами бобового растения *Dioclea megacarpa*, распространенного в лиственных лесах Коста-Рики. Около 13% сухого вещества семян *D. megacarpa* составляет аминокислота L-анаванин, обладающая сильным инсектицидным действием. Тем не менее жук-зерновка в течение всей личиночной стадии развития способен существовать в семенах, ядовитых для других насекомых. Исследования Д.Дженсена и Дж.А.Розенталя показали, что в ходе эволюции у этого насекомого возникли ферменты, превращающие L-канаванин в мочевины и затем в аммиак, азот которого необходим в белковом синтезе. Таким образом, высокотоксичный алломон становится кайромоном: высокотоксичный L-канаванин удовлетворяет потребность развивающихся личинок *C. brasiliensis* в азоте.

Рассматриваемые до сих пор алломоны растений являются *конститутивными*, т.е. их синтез происходит независимо от агрессии фитофага. Однако у растений существует и *индуцибельные* алломоны, которые образуются только в ответ на нападение. Например, когда на томаты нападают насекомые с грызущим ротовым аппаратом, то в поврежденном участке начинается синтез ингибиторов протеиназ, которые распространяются по всем тканям растения. Попав в пищеварительную систему насекомого, ингибиторы подавляют переваривание растительных белков, которые хуже усваиваются и тем самым их питательная ценность для фитофагов существенно снижается.

Приведенные примеры отнюдь не исчерпывают все колоссальное многообразие аллелохимических взаимодействий растений и фитофагов. Кроме токсинов, на образование трофических цепей в экосистемах большое влияние оказывают и другие хеморегуляторы.

3.4.3.2. Фагодетерренты

Фагодетерренты, или *пищевые детерренты* (лат. de - от, terrere - пугать) - полифункциональный термин, применяемый к широкому кругу веществ, как правило, не являющихся истинными токсинами, но способными снижать питательную ценность корма, либо отпугивать насекомых и вызывать

прекращение их питания, в последнем случае используют также название *пищевые репелленты*.

По химической природе фагодетерренты относятся к различным группам соединений: таннинам, алкалоидам, три- и сесквитерпеноидам и др. Так, таннины, содержащиеся в дубовых листьях, являются сдерживающим фактором питания личинок пядениц. Дикорастущий картофель (*Solanum demissum*), произрастающий в горных лесах Мексики и Гватемалы содержит алкалоид демиссеин, определяющий его устойчивость к колорадскому жуку (*Leptinotarsa decemlineata*). Сесквитерпеновый лактон глауколид А, содержащийся в растениях рода *Veronia* (сем. *Compositae* - Сложноцветные), действует как детеррент на несколько видов насекомых, а также млекопитающих - флоридского кролика (*Sylvilagus floridanus*) и виргинского оленя (*Odocoileus virginianus*; Телитченко, Остроумов, 1990).

3.4.3.3. Пищевые аттрактанты

В химическом взаимодействии растения и фитофага важное значение имеют вещества, привлекающие животных к тому или иному растительному объекту. Вторичные метаболиты растений, выступающие по отношению к одному виду фитофагов как аттрактант, могут явиться фагодетеррентами или даже токсинами для других видов. Так, например, бабочки-поликсены (*Zerynthia polyxena*) избегают растений сем. *Cruciferae* (Крестоцветные), например горчицу, содержащую в качестве аллелохимического агента синигрин. Последний энзиматически с участием мирозиназы гидролизуется с образованием токсина аллилизотиоцианата. Достаточно добавить синигрин в листья сельдерея, являющегося обычной пищей для поликсены, в таком же количестве, что и у крестоцветных, чтобы вызвать гибель всех личинок поликсены. Напротив, для бабочки белянки капустной (*Pieris brassicae*) синигрин является аттрактантом. Добавление синигрина в корм сразу же увеличивает его поедание на 20%. Более того, если гусениц вначале кормить кормом, содержащим синигрин, а затем перевести на диету без него, то гусеницы начинают отказываться от пищи. Наконец, синигрин служит стимулятором овипозиции (т.е. откладки яиц) для самок бабочки белянки капустной.

Более сложный механизм опосредует взаимодействие шелковичного червя (*Bombyx mori*) и шелковиц черной (*Moris nigra*) и белой (*M. alba*). На первом этапе личинок шелковичного червя привлекают так называемые *ольфакторные факторы*, которые действуют дистанционно. Достаточно удалить у личинок оральные рецепторы, чтобы они потеряли способность селективно находить листья шелковицы и начинали есть листья других растений. На втором этапе включаются так называемые *байтинг-факторы*, обеспечивающие пищевую избирательность. В их состав входят облигатные соединения - такие, как сахароза, инозитол, ситостерол, являющиеся пищевыми стимуляторами для многих насекомых, а также факультативные соединения - морин и изокверцитрин. Наконец, на третьем этапе специальные вещества стимулируют акт глотания.

Подробное изложение вопроса можно найти в монографии Д.Харборна (1985), в которой приведен обширный фактический материал. В завершении следует подчеркнуть, что для пищевых аттрактантов и стимуляторов, как и

других ранее рассмотренных хеморегуляторов, характерна полифункциональность.

3.4.3.4. Хеморегуляторы онтогенеза и плодовитости фитофагов

Одним из наиболее впечатляющих эволюционных приобретений растений является выработка ими химических механизмов, модифицирующих гормональную регуляцию онтогенеза и плодовитости у животных. Таким образом, растения контролируют численность популяций фитофагов, сдерживая их агрессию.

Наиболее ярко проявляется это во взаимоотношениях растений и насекомых. Многие насекомые в своем онтогенезе проходят три морфологически различающиеся стадии развития - личинки, куколки и имаго, или взрослого насекомого. Кроме того, у некоторых насекомых может быть более чем одна личиночная стадия. С другой стороны, имеются насекомые, не претерпевающие полного метаморфоза: только что появившиеся на свет особи похожи на имаго и в процессе развития лишь многократно линяют, увеличиваясь при этом в размерах. Гормональный контроль в онтогенезе насекомых обеспечивают гормоны двух типов. Во-первых, это *ювенильные гормоны* (ЮГ), образующиеся у личинок и способствующие дифференциации их органов в ущерб развитию имагинальных признаков. Во-вторых, *гормоны линьки* (ГЛ), или *экдистероиды*, которые инициируют линьки в процессе развития насекомого. Впервые А.Бутенандт и П.Карлсон в 1954 г. (см.: Розенталь, 1986) из более чем 500 кг коконов тутового шелкопряда получили 25 мг экдистерона, названного экдизоном, и 0,3 мг 20-гидроксиэкдизона. Впоследствии К.Наканиши и Т.Такемото обнаружили, что источником экдизоноподобных веществ, или фитоэкдизонов, могут быть многие растения. Так, из 2,5 г высушенных корневищ многоножка обыкновенного (*Polypodium vulgare*) удалось выделить 25 мг 20-гидроксиэкдизона.

Фитоэкдизоны играют защитную роль во взаимоотношениях растений и фитофагов. После опустошающих набегов саранчи в Кенийской саванне выживал единственный вид - дубровка (*Ajuga remota*). Исследования И.Кубо и соавторов из Калифорнийского университета с личинками травяной совки (*Spodoptera frugiperda*), показали, что фитоэкдизоны *A. remota* нарушают процесс превращения личинки в куколку. При метаморфозе личинки в куколку образовалась не одна, а последовательно несколько головных капсул в результате того, что прежний личиночный экзоскелет не сбрасывался. Лишние головные капсулы закрывали ротовой аппарат, что приводило к гибели личинок от голода.

Имитация свойственных вредителю гормонов - одна из наиболее сложных форм химической защиты растений. Если одни из них, например *Ajuga remota*, используют аналоги ГЛ, то другие используют аналоги ЮГ. До тех пор пока в организме растущей личинки образуется ЮГ, экдистероиды вызывают переход от одной личиночной стадии к другой, однако окукливания не происходит - для этого необходим распад ЮГ. Аналоги ЮГ, содержащиеся в растениях называют *ювеноиды*. Если ювеноиды вызывают гибель насекомых, то они выполняют защитную функцию. Если же они лишь продляют личиночную

стадию, то следует иметь в виду, что именно личинки насекомых наносят наиболее ощутимый ущерб растениям.

История открытия первых ювеноидов весьма поучительна и уже стала хрестоматийным примером. В 1964 г. чешский ученый К.Слама совместно с К.Вильямсом исследовали в Гарвардском университете особенности биологии, встречающегося в Европе клопа (*Pyrrhocoris apterus*). В норме развитие этого насекомого протекает в 5 стадий. Однако К.Слама и К.Вильямс обнаружили, что в их опытах после пятой стадии не формируется имаго, появляются дополнительные стадии развития - шестая, а иногда и седьмая. В Чехословакии К.Слама подобного никогда не наблюдал. Анализ показал, что насекомые подвергаются действию ювенильного гормона, который препятствовал окончательному метаморфозу. Источником ЮГ оказалась фильтровальная бумага в чашках Петри, в которых выращивались клопы. Анализ бумажной массы, используемой в Северной Америке, показал, что основным сырьем для ее приготовления служит бальзамическая пихта (*Abies balsamea*) не применяемая в Европе. Позже У.Бауэрс выделил и охарактеризовал активный фактор бальзамической пихты, названный *ювабионом*.

Кроме аналогов ЮГ, растения способны синтезировать его антагонисты. Из представителя сем. *Asteraceae* (Астроцветные) *Ageratum houstonianum* выделены подобные соединения прекоцен I и прекоцен II (от англ. precocious - преждевременно созревший), вызывающие преждевременный метаморфоз, за счет прекращения секреции ЮГ. Интересно, что действие прекоцена II является обратимым - оно снимается добавлением в пищу ЮГ.

Рассмотренными примерами не исчерпываются механизмы псевдогормонального контроля растениями численности насекомых-фитофагов. Некоторые вторичные метаболиты растений действуют как хемотриллланты, в определенных концентрациях снижая их плодовитость. Таково действие паров масла аира (*Acorus calamus*) на самцов домашней мухи (*Musca domestica*), самок долгоносика (*Gallosobruchus chinensis*); также хемотрилллантами является аристолохиевая кислота из *Aristolochia bracteata* для комара (*Aedes aegypti*), мучного хрущака (*Tribolium castaneum*) и др.

Близкой по эффекту является группа химических соединений, ингибирующих откладывание насекомыми яиц - *антиовипозитанты*. По механизму действия они делятся на две группы - контактные и летучие дистантные. Последние действуют на расстоянии в виде паров. Среди них в порядке убывания активности по отношению к цикадке (*Amrasca devastans*) можно указать вещества, выделяемые следующими растениями: эвкалипт > кориандр = клецшевина.

Долгое время информация о наличии в растениях гормоноподобных соединений, присущих позвоночным животным, воспринималась с недоверием. Однако в настоящее время установлено наличие женских (эстрон, эстридиол) и мужских (тестостерон, андростенодион) гормонов у различных растений в семенах, цветках, пыльце. В качестве примера можно привести клевер подземный (*Trifolium subterraneum*), который приводит к снижению плодовитости у австралийских овец. Причина - два вещества из группы изофлавонов, которые схожи с половыми гормонами самок млекопитающих фолликулином (эстроном) и диэтилстильбэстролом.

3.4.3.5. Козволюция растений и фитофагов

В ходе эволюционного взаимодействия растения и фитофаги решали разные задачи, направленные на достижение единого результата - выживания. Растения служили пищей фитофагам, одновременно совершенствуя свои защитные механизмы как морфофизиологические, так и биохимические. Фитофаги, в свою очередь, эволюционировали, преодолевая защитные рубежи растений. В некоторых случаях и растения, и фитофаги достигли удивительной специализации в своих взаимодействиях, например, в процессе опыления.*

Вышерассмотренные примеры химического взаимодействия растений и фитофагов иллюстрируют их как коэволюционный процесс. Дж.А.Розенталь (1986, с. 61) по этому поводу пишет: "Козволюция - это реципрокный процесс, при котором специфические черты одного организма влияют на развитие свойств и характерных особенностей другого организма. Каждый из взаимодействующих видов оказывается в роли фактора, создающего давление отбора, который влияет на эволюцию другого вида, в результате чего изменяются их геномы... Что касается защитных химических веществ, то, вероятно, их появление было одним из этапов развития защиты высших растений от травоядных животных. У травоядных же выработались способности либо просто избегать такие растения, либо обезвреживать защитные химические вещества. В ответ на изменения вредителя растения приспособлялись, повышая эффективность действия аллелохимических веществ. А некоторые насекомые достигли такого совершенства, что алломоны растений стали для них кайромонами".

В табл. 4 обобщены жизненные стратегии растений и фитофагов в коэволюционном аспекте. Огромный фактический материал, посвященный проблеме взаимодействий растений и травоядных животных требует своего дальнейшего осмысления. Однако уже сейчас становится ясно, что использование химических механизмов взаимодействий между продуцентами и первичными консументами является мощным регулятором информационного типа потоков вещества и энергии в пастбищной трофической цепи.

3.4.4. ХЕМОРЕГУЛЯТОРЫ ДЕТРИТНОЙ ТРОФИЧЕСКОЙ ЦЕПИ

Перераспределение потоков вещества и энергии между пастбищной и детритной трофическими цепями, регулируемое скоординированным взаимодействием продуцентов, консументов и редуцентов, определяет соотношение био- и некромассы в экосистеме, степень замкнутости круговорота химических элементов, и тем самым, направленность сукцессионного процесса.

Аллелохимическим взаимодействиям с участием прокариот, грибов и водорослей посвящено огромное количество работ, отражающих ту роль, которую играют эти организмы в экосистемах. Способность к самоочищению наземных и водных экосистем во многом определяет именно эколого-биохимической активностью прокариот и низших растений, к которым для удобства изложения материала условно отнесены грибы и водоросли.

* Подробно см. К.Фегри, Л.Ван дер Пэйл "Основы экологии опыления" (1982).

Таблица 4

**Жизненные стратегии растений и фитофагов в коэволюционном аспекте
(по Телитченко, Остроумову, 1990; с изменениями)**

Растения	Фитофаги
1. Выработка морфо-анатомических защитных приспособлений - шипы, колючки, опушение, феллема (пробка), склеренхима, смоляные каналы.	1. Выработка анатомических и физиологических приспособлений для поедания, переваривания и ассимиляции новой растительной пищи.
2. Избегание (в пространстве и времени) мест с высокой плотностью фитофагов. Цикличность доминирования некоторых видов в фитоценозах.	2. Поведенческие реакции, обеспечивающие поиск новых мест кормления и передвижения на них.
3. Выработка химических оборонительных средств, в том числе: фагодетеррентов, хеморегуляторов онтогенеза и плодовитости фитофагов.	3. Развитие механизмов детоксикации, в том числе: биотрансформации и деградации токсинов; превращение токсина в нетоксичный конъюгат; выведение или накопление его в специальные ткани для безопасного хранения внутри организма.
4. Способность растений к быстрой регенерации вегетативных органов после поедания или повреждения фитофагами.	4. Способность использовать вторичные метаболиты растений (в том числе и токсичные) как аттрактанты, кайромоны, как сигналы, повышающие репродуктивный потенциал и жизнеспособность данного вида фитофагов.
5. Периодичность и флуктуации плодородия видов, семена которых поедаются животными. Способность семян многих видов сохранять (или даже увеличивать) способность к прорастанию после прохождения через пищеварительный канал животных.	5. Выработка морфофизиологических адаптаций к оптимальному использованию ресурсов опыляемого растения.
6. Выработка биохимических и морфологических адаптаций, способствующих более эффективному использованию животных-опылителей в качестве опылителей.	

С.А.Остроумов (1986) указывает, что колоссальное разнообразие и важная экологическая роль вторичных метаболитов в жизни микроорганизмов и низших растений в немалой степени определяется следующими их особенностями:

- практически все прокариоты и многие низшие растения обитают в водной среде;
- половое размножение с помощью гамет предполагает их активный взаимный поиск;
- для многих прокариот и грибов характерно отношение с эукариотами типа "паразит - хозяин", что определяет выработку соответствующих биохимических механизмов агрессии и защиты у партнеров.

В данном подразделе будут кратко рассмотрены аллелохимические взаимодействия низших растений, в основном грибов, с высшими растениями и животными.

3.4.4.1. Хеморегуляторы взаимодействия грибов и растений

При рассмотрении этого типа взаимодействий обычно выделяют как биохимические средства нападения грибов на растения, так и биохимические средства защиты растений от грибов (см.: Телитченко, Остроумов, 1990).

Биохимические средства агрессии грибов можно разделить на четыре группы:

- фитопатогены, или фитотоксины, *
- гормоны роста,
- ферменты,
- вещества закупоривающие сосуды.

Пагубные последствия интродукции азиатского штамма гриба цератостис вязовый (*Ceratocystis ulmi*) в лесные экосистемы Северной Америки является типичным примером несдерживаемой атаки грибов на высшие растения. Гриб переносится насекомыми, в том числе короедом струйчатым заболонником (*Scolitus multistriatus*). Жертвой интродукции стали вязы, которые в период с 1934 по 1940 г. погибли почти полностью на территории около 100 тыс.км². Гриб выделяет несколько фитопатогенов (смесь гликопротеинов и низкомолекулярных производных фенола), губительных для вязов, которые не обладали эволюционно выработанными биохимическими механизмами защиты.

Гормоны роста, вырабатываемые некоторыми грибами, способны модифицировать метаболизм и стимулировать ускоренный рост растений. Удлиненные стебли (особенно у травянистых растений) не выдерживают собственного веса и полегают. Такие ослабленные растения становятся более доступными для сапрофитов. Пример - патоген риса гриб *Gibberella*. Продукцируемые этим и некоторыми другими грибами (например, *Fusarium moniliforme*) гибберелины могут накапливаться в почве и оказывать на растения пролонгированный эффект.

* При употреблении термина «фитотоксин» следует иметь в виду, что он может вызывать разночтения: во-первых, это токсин растительного происхождения (см. подразд. 3.4.3.1.); во-вторых, это вещества, токсичные для растений, как в данном случае. Для ядов грибов, токсичных для человека и животных, используют термин «микотоксины».

Расы *F. moniliforme* чаще всего выделяются из растений риса, у которых они вызывают гипертрофированный рост (болезнь "баканэ"). Поскольку гриб не имеет собственных амилаз, то гиперпродукция гибберелинов, являющихся индуктором биосинтеза α -амилазы в тканях хозяина, можно рассматривать как адаптивный признак, способствующий гидролизу растительного крахмала до усвояемых грибом низкомолекулярных сахаров. В этом случае гибберелиновая кислота может рассматриваться как алломон, смещающий метаболизм растения-хозяина в сторону, благоприятную для гриба-паразита.

Ферментативные механизмы атаки грибов на растения весьма эффективны и не менее разнообразны. Сюда относятся ферменты, разрушающие клеточные оболочки растений (целлюлозу, полисахариды, лигнин); ферменты, модифицирующие и разрушающие химические средства защиты высших растений от агрессии грибов; наконец, именно благодаря мощному ферментативному аппарату грибов обеспечивается их биосферная роль как редуцентов.

Одна из точек приложения при атаке гриба на высшее растение - это сосудистая система последнего. Вырабатываемые грибами полисахаридные клеи и некоторые вещества эффективно закупоривают сосуды растений, проводящие воду. Например, гриб фузариум (*Fusarium oxysporum*) синтезирует сосудозакупоривающее вещество вазинфускарин. Как отмечают М.М.Телитченко и С.А.Остроумов (1990, с. 37) "...исход поединка между грибами и постоянно доступными для них растениями решает соотношение между эффективностью биохимических средств нападения грибов и эффективностью биохимических средств защиты растения. В свою очередь исход этой борьбы определяет принципиально важный параметр экосистемы: какая доля первичной продукции поступит в детритный канал потребления (в трофическую цепь: растения - сапрофиты и т.д.), а какая доля в пастбищную цепь".

В свою очередь растения не остаются пассивной стороной в эволюционной "гонке вооружений". В ответ на потенциальную и реализованную атаку патогенных грибов растения вырабатывали две линии защиты. Одна из них - это преинфекционные соединения, постоянно присутствующие в здоровом растении. Другая группа веществ - постинфекционные соединения - появляется в растении после инвазии гриба. *Преинфекционные соединения* делят на две группы. Первая - это *прогибитины*, метаболиты растений, способные в уже имеющихся концентрациях снижать или устранять действие патогенного гриба. Вторая группа - *ингибитины*, метаболиты, концентрация которых резко возрастает в тканях растения после его инфицирования грибами.

Примером прогибитинов могут служить катехол и протокатеховая кислота в луке (*Allium cepa*), лутенон в люпине, гордатин А в проростках ячменя. По химической природе известные к настоящему времени прогибитины относятся к терпеноидам, флавонам и изофлавонам, производным фенола. Ингибитины "охраняют" ворота инфекции, их концентрация резко возрастает в месте инфицирования. Так, в месте инфицирования клубней картофеля грибом фитопфторой (*Phytophthora infestans*) возрастает концентрация таких ингибитинов, как кумариноподобного вещества скополетина (10-20 раз) и хлорогеновой кислоты (в 2-3 раза).

Постингибитины являются результатом модификации ранее накопленных нетоксичных предшественников. Примером такой защиты является образование высокотоксичных О-хинонов из 3,4-оксифенолов под действием

фермента фенолазы, таков путь образования постингибитина яблони - производного 3-оксифлоретина. Активация же фермента происходит при разрушении патогеном клеточной мембраны.

Фитоаллексины (или стрессовые метаболиты) образуются в растении после его инфицирования (*постинфекционные соединения*). Первый выделенный и охарактеризованный фитоаллексин - это пизатин, вещество из группы итерокарпанов, обнаруженное в горохе (*Pisum sativum*). Пизатин синтезируется в горохе после заражения его грибом *Monilinia fructicola*. Синтез фитоаллексинов в растениях находится под контролем так называемых элиситоров, относящихся по химической природе к углеводам, жирным кислотам и пр. Однако следует отметить, что элиситорное действие могут оказывать и абиотические факторы, такие, как пестициды, соли тяжелых металлов, УФ-облучение и др.

Антибиотическое действие фитоаллексинов обусловлено их ингибирующим действием на биосинтез нуклеиновых кислот и белков, окислительное фосфорилирование и другие клеточные процессы. По сути, фитоаллексины - это продукты некробиоза клетки хозяина. Их образование ограничивается только пораженной областью и окружающими тканями, чтобы за счет отторжения пораженного участка спасти весь организм.

Подводя итог взаимодействию грибов и высших растений М.М.Телитченко и С.А.Остроумов (1990, с. 43) отмечают, что "...по-видимому, экологические отношения растений и грибов подверглись весьма сложной эволюции на молекулярном уровне: растения эволюционно вырабатывали более активные фитоаллексины и способность диагностировать факт начала инфекции, а грибы - защиты от фитоаллексинов (то же самое можно обобщить на всю группу химических защитных средств у растений)".

3.4.4.2. Хеморегуляторы взаимодействий низших растений и животных

Обсуждая вопрос о месте химических веществ, продуцируемых высшими растениями и плесневыми грибами в классификации Р.Уиттекера и П.Фини, М.Барбье (1978, с. 48) пишет: "...пока наука не выяснит биологического значения микотоксинов и фитотоксинов, мы должны, согласно классификации Уиттекера и Фини, рассматривать их как отбросы, отравляющие реципиента (т.е. депрессоры. - *Ремарка наша*). За исключением некоторых высших грибов, для которых ядовитость служит защитой от человека, остальные грибы и микроорганизмы не имеют от своей токсичности никаких видимых преимуществ с точки зрения приспособленности к среде". Эта цитата наглядно показывает, что выдающийся химик-биоорганик не избежал распространенного заблуждения оценивать выраженность адаптивных признаков только с антропоцентрических позиций. Между тем грибы, в том числе и высшие, служат пищей отнюдь не только человека. Поэтому токсины высших грибов могут обеспечивать защиту плодовых тел от консументов. Что касается плесневых и некоторых других грибов (аспергилл, пеницилиум, спорынья и др.), не образующих крупных плодовых тел, то по мнению М.М.Телитченко и С.А.Остроумова (1990), их токсины несут более тонкую экологическую функцию. Поскольку сами эти грибы не представляют большой

ценности в качестве пищевого ресурса, можно предположить, что они своими токсинами защищают не только и не столько себя, сколько ту кормовую базу, на которой они сами питаются и которая может быть привлекательной для других консументов. С этой точки зрения токсины грибов можно рассматривать как алломоны, а также экологические хеморегуляторы той доли энергии автотрофов, которая будет направлена в детритную трофическую цепь. Сведения о химизме токсических веществ грибов можно почерпнуть в целом ряде обобщающих работ (Барбье, 1978; Тутельян, Кравченко, 1985; Орлов и др., 1991).

Другой аспект экологических взаимодействий низших растений и животных касается токсических веществ, продуцируемых одноклеточными морскими и пресноводными водорослями во время так называемого "цветения воды" в пресных водоемах или "красных приливах" на океанических побережьях.

"Красными приливами" называют бурное размножение динофлагеллят (*Dinoflagellata*, подкл. *Phytomastigina*), окрашивающих воду на огромных акваториях в ржаво-красный цвет. Это экологическое явление известно со времен Гомера и Тацита, однако в 30-е годы нашего столетия стало ясно, что токсичность "красных приливов" для многих гидробионтов и наземных консументов высших порядков (например, птиц) связана с динофлагеллятами, относящимися к родам *Gymnodinium*, *Gonyaulax*, *Peridinium* и др. Действующее токсическое начало, выделенное из этих динофлагеллят получило название *сакситоксин*, поскольку впервые этот токсин был получен из моллюска *Saxidomus gigantea*, который аккумулировал яд динофлагеллят. Молекула сакситоксина состоит из тетрагидро-пуринового кольца, соединенного с двумя остатками гуанидина, играющими ключевую роль в токсическом действии. По своим молекулярным размерам гуанидиновая группировка соответствует диаметру гидратированного иона натрия. Именно это обстоятельство позволяет молекуле сакситоксина блокировать натриевые каналы электровозбудимых нервных мембран, препятствуя распространению нервного импульса. Таким образом, если сакситоксин рассматривать как алломон динофлагеллят, то для моллюсков он является кайромоном.

Цветение пресноводных водоемов, вызываемое синезелеными водорослями (цианобактериями), также является серьезной экологической проблемой. Первопричиной "красных приливов" и "цветения" синезеленых водорослей, по видимому, является "синхронное по времени" поступление в водоемы избыточного количества биогенных элементов, загрязнение водоемов, приводящее к гибели зоопланктонные организмы, в сочетании с благоприятными климатическими факторами (Крестин, Розенберг, 1997).

Обширную информацию о токсинах планктонных организмов можно также почерпнуть в целом ряде обобщающих работ (Орлов, Гелашвили, 1986; Сиренко, Козицкая, 1988; Горюнова, Демина, 1974; Гурин, Ажгихин 1981 и др.).

3.4.5. ХЕМОРЕГУЛЯТОРЫ АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

Предложенный в 1937 г. Г.Молишем термин «аллелопатия» (от греч. аллело - взаимно и патос - страдания, болезнь) в настоящее время относят к химическим взаимодействиям между высшими растениями (в узком смысле). При расширенном толковании под это определение попадают также взаимодействия между водорослями и взаимодействия между растениями, бактериями и грибами. Многие авторы отмечают размытость границ применения термина «аллелопатия» (см. Работнов, 1983,1987; Телитченко, Остроумов, 1990; Миркин, Усманов, 1991). В контексте данного раздела мы ограничимся в основном рассмотрением аллелопатических взаимодействий между высшими растениями.

Примеры аллелопатии восходят к античному времени. Плиний Старший указывал, что тень дерева грецкого ореха отравляет те растения, на которые она падает. В настоящее время известно, что аллелопатическим агентом ореха является юглон (5-окси-1,4-нафто-хинон). Попадая из листьев, вместе с дождевыми осадками, в почву, юглон оказывает угнетающее действие на многие растения (злаковые, томаты, яблони и др.). Для томатов юглон токсичен уже в разведении 10^{-6} . Кроме листьев юглон содержится в корнях и скорлупе ореха. Следует иметь в виду, что в орехе юглон содержится в виде неактивного предшественника 5-(0)-глюкозил-1,4,5-триоксинафталина, который неустойчив и через 1,4,5-триоксинафталин превращается в сам юглон.

Аллелопатические взаимодействия наблюдаются как в наземных, так и в водных сообществах. Так, показано, что разлагающиеся надземные части рогоза, манника, камыша озерного способны подавлять проростки тростника обыкновенного (*Phragmites australis*) в озерном иле. Наиболее активны аллелопатические агенты манника (*Glyceria aquatica*). Не исключено, что аллелопатическое ингибирование обуславливает формирование водных фитоценозов с одним - двумя эдификаторами (Телитченко, Остроумов, 1990).

Промежуточным звеном во взаимодействии между растениями может служить и животное. Показано, что аллелопатические взаимодействия эвкалипта (*Eucalyptus globulus*) с растениями травянистого яруса (*Trifolium repens* и др.) опосредуется с участием насекомого - жука *Paropsis atomaria*, питающегося листьями эвкалипта. Именно с экскрементами жука аллелопатические агенты эвкалипта (фенолы, терпены и др.) вносятся в почву. Роль насекомых-фитофагов в подобном взаимодействии весьма значительна. Достаточно сказать, что из 40-50% ежегодной продукции фитомассы, поедаемой фитофагами, 40-70% проходит через кишечник насекомых и выводится во внешнюю среду в виде экскрементов (Телитченко, Остроумов, 1990).

Аллелопатические взаимодействия играют большую роль в детерминации смены растительных сообществ в сукцессионном процессе. В сводке Э.Райса (1978) приводится обширный фактологический материал по аллелопатическим взаимодействиям растений, входящих в состав различных стадий залежной сукцессии, а также кустарниковые фитоценозы Калифорнии (так называемый чапарраль). Это густая кустарниковая жестколистная растительность, в которой доминируют шалфей белолистный (*Salvia leucophylla*), аденостома (*Adenostoma fasciculatum*), толокнянка (*Arctostaphylos sp.*), эффективно угнетает находящиеся поблизости злаковые растения, выделяя в боль-

шом количестве летучие терпены (еще об этом феномене см. разд. 5.1). Во время сухого сезона эти терпены попадают в почву прямо из воздуха. [М.Барбье (1978, с. 28) подчеркивает, что это "...интересный пример связывания паров эфирных масел силикатным адсорбентом"]. В результате, вокруг зарослей чапарраля возникают зоны лишенные растительности, иногда простирающиеся на несколько метров. После периодических пожаров, характерных для чапарраля, вначале возобновляются травянистые растения и полукустарники, поскольку концентрация аллелопатических хеморегуляторов резко снижается. Однако по мере развития кустарников опять постепенно угнетаются травы и полукустарники, вплоть до следующего пожара, который происходит через 10-15 лет.

В заключение отметим, что существуют разночтения в трактовке некоторых примеров аллелопатических взаимодействий, даже ставших хрестоматийными. Т.А.Работнов (1981) подчеркивает, что взаимодействия эволюционно несопряженных видов в экологических системах с нарушенным или несформировавшимся гомеостазом могут рассматриваться как *псевдоаллелопатические*. В частности, это относится к воздействию интродуцированных видов на аборигенную растительность. Так же Т.А.Работнов (1995, с. 101-102) подвергает сомнению "чистоту наблюдений" за аллелопатическими воздействиями в растительности чапарраля. Он подчеркивает, что "...по наблюдениям зоологов, «голое» окаймление куртин шалфея в значительной степени связано также с деятельностью грызунов, населяющих заросли шалфея. Кроме того, на северных склонах, а также во влажные годы «голые» окаймления менее выражены. Необходимо также принять во внимание, что в условиях открытой местности с большой подвижностью воздуха маловероятен его застой вокруг куртин шалфея. Более вероятно воздействие корней шалфея, поглощающих воду, т.е. корневая конкуренция за воду. Это было легко проверить, проведя траншейную обрубку корней шалфея по периферии его куртин. Воздействие летучих терпенов на однолетники отрицать нельзя, но при этом необходимо учитывать, что местное растение шалфей и завезенные из Европы однолетники эволюционно не сопряжены. На примере этого исследования видно, что изучение аллелопатии было проведено без учета возможности конкуренции и воздействия консортов, что свойственно многим исследованиям аллелопатических явлений".

3.4.6. ХЕМОРЕГУЛЯТОРЫ ВНУТРИ- И МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ У ЖИВОТНЫХ

3.4.6.1. Феромоны

В 1959 г. П.Карлсон и М.Люшер дали следующее определение предложенному ими термину «*феромон*»: "Феромоны - это вещества, вырабатываемые и выделяемые в окружающую среду живыми организмами (часто с помощью специализированных желез) и вызывающие специфическую ответную реакцию (характерное поведение или характерный процесс развития) у воспринимающих их особей того же биологического вида" (цит. по: Барбье, 1978, с. 110).

В настоящее время выделяют следующие основные группы феромонов*:

- половые,

* Эта классификация применяется, как правило, для феромонов насекомых.

- полифункциональные,
- тревоги,
- феромоны,
- агрегационные.

Выдающийся французский энтомолог Ж.-А.Фабр одним из первых доказал, что самки бабочки *Saturnia pyri* (ночной павлиний глаз) способны привлекать самца своим запахом, а самец способен воспринимать этот запах усиками антенн. В настоящее время описаны многочисленные *половые феромоны* насекомых, но исторически первым выделенным в чистом виде феромоном был *бомбикол* - половой феромон самки тутового шелкопряда (*Bombyx mori*). Для получения бомбикола в чистом виде пришлось выделить секретирующую железу у 500 тыс. самок, из которых было получено 12 мг производного бомбикола. По химической природе бомбикол является транс-10,цис-12 гексадиен-1-ол. Предельная действующая концентрация бомбикола достигает рекордных показателей - 10^{-13} мкг/мл.

Большинство изученных в настоящее время половых феромонов бабочек представляют собой первичные спирты или карбоновые кислоты с неразветвленной углеводной цепью, содержащие от 12 до 16 атомов.

В 1967 г. К.Батлер (цит. по: Барбье, 1978) предложил называть *афродизиакми* любые вещества, выделяемые самцом или самкой и приводящие партнера в состояние готовности к спариванию после того как они под действием феромонов или каких-либо иных веществ встретились и образовали пару.

Кроме бабочек половые феромоны известны у многих насекомых, например, у одиночных пчел (*Xylopa hirtissima*). В брачный период самцы привлекают к себе самок с помощью секрета мандибулярных желез, являющегося лактоном 5-окси-2-метилгексановой кислоты.

В отличие от одиночных пчел мандибулярные железы пчелиной матки выделяют так называемое "*царское вещество*", являющееся *полифункциональным феромоном*. Во-первых, он привлекает рабочих пчел к матке. Во-вторых, привлеченные им рабочие пчелы облизывают тело матки и при этом поглощают активное вещество - 9-кето-транс-2-деценивую кислоту, в результате чего у них подавляется развитие яичников, так что только матка во всем улье способна откладывать яйца. В-третьих, "царское вещество" регулирует строительную активность пчел и, наконец, в-четвертых, в сочетании с продуктом его восстановления 9-окси-транс-2-деценивой кислотой привлекает трутней к матке во время брачных полетов. Таким образом, "царское вещество" является одновременно и общественным, и половым феромоном, а, кроме того, обладает антигормональным действием.

В случае опасности у общественных насекомых наблюдается выделение так называемых *феромонов тревоги*, которые передаются с быстротой цепной реакции. Так, например, у муравьев (*Acanthomyops claviger*) феромоны тревоги выделяются двумя железами - Дюфура, расположенной на брюшке и выделяющей углеводороды и метилкетоны, а также мандибулярными, секретирующими ряд терпенов. Под действием этих феромонов муравейник очень быстро приходит в боевую готовность. Медоносная пчела (*Apis mellifera*), вводя в тело агрессора пчелиный яд, одновременно впрыскивает смесь изоамилацетата, изоамилпропионата и изобутирата. Запах этой смеси

заставляет других пчел также атаковать помеченную "запахом" цель. По этой же причине пчелы "не любят" присутствия на пасеке людей, от которых пахнут духами или алкоголем.

Для насекомых важное значение в механизмах биокommunikаций играют *феромоны следа* (следовые феромоны), которыми они метят пищу или дорожку, ведущую к источнику этой пищи. Так, муравей-листорез (*Atta texana*) метит свой путь запахом метилового эфира 4-метилпиррол-2-карбоновой кислоты. Пчелы-мелипоны (*Trigona subterranea*) с помощью выделений мандибулярных желез, содержащих два изомера цитраля, привлекают других рабочих пчел. К сожалению, феромоны следа могут использоваться хищными насекомыми для обнаружения жертвы. Так поступают жуки-муравьеды, клещи, многоножки и даже змеи. Разновидностью феромонов следа являются детергенты овипозиции. Так называют пахучие вещества, которыми насекомые метят откладываемые яйца либо сам субстрат. Подобная метка позволяет избежать повторного откладывания яиц на это место и, следовательно, снижает плотность личиночной стадии и повышает эффективность использования кормовой базы.

Наконец, завершим рассмотрение феромонов насекомых группой *агрегационных феромонов*. Чаще всего это бывает не индивидуальное вещество, а смесь веществ, обладающих синергетичным эффектом. У жука-короеда (*Ips confusus*) обнаружены три терпеновых спирта, которые накапливаются в "буровой муке", состоящей из мельчайших опилок и экскрементов - продуктов труда и жизнедеятельности жука. Именно эти три вещества привлекают и самцов, и самок. Иногда половые и агрегационные феромоны жесткокрылых не легко различить. Так, у жуков сем. *Scolytidae* агрегация имеет прежде всего общественный характер. Сначала самцы и самки собираются в две отдельные группы, и только потом происходит спаривание. Однако необходимым фактором является наличие растения-хозяина, ибо некоторые приступают к спариванию, если имеется удовлетворяющий их источник питания.

Феромоны играют огромную роль и в биокommunikациях позвоночных, особенно подробно изучены их функции у млекопитающих. М.М.Телитченко и С.А.Остроумов (1990) предлагают следующую функциональную градацию феромонов млекопитающих.

Детеныши:

- поиск сосков матери, сосание, привлечение к матери;
- индуцированное предпочтение определенных запахов в дальнейшей жизни особей.

Взрослые:

- индивидуальное узнавание и предпочтение;
- идентификация пола;
- выявление эструса;
- копуляторное поведение;
- узнавание особей своего вида;
- коммуникация стресса и тревоги;
- выбор и маркировка места кормежки и корма;
- мечение территории и маршрута;
- выявление ранга особей в группе;
- узнавание особей своей группы.

Феромоны как хеморегуляторы и хемозффекторы внутривидовых взаимодействий у позвоночных животных в некоторых случаях выступают как алломоны. Так, многие представители семейства куниц *Mustelidae* имеют анальную железу, зловонный секрет которой содержит меркаптаны и дисульфиды. Таковы филиппинский мидаус (*Midaus marcher*), южноамериканская вонючка (*Conepatus suffocans*), скунс (*Mephitis mephitis*). Последний в условиях стресса выбрасывает в сторону нападающего трехметровую струю дурно пахнущей жидкости, запах от которой воспринимается на расстоянии нескольких сотен метров. Защитная функция в данном случае очевидна.

У млекопитающих железы, вырабатывающие феромоны, часто расположены рядом с половыми органами и их секреторная деятельность зависит от половой активности животного. В целом роль феромонных желез у млекопитающих выражена не столь отчетливо, как у насекомых.

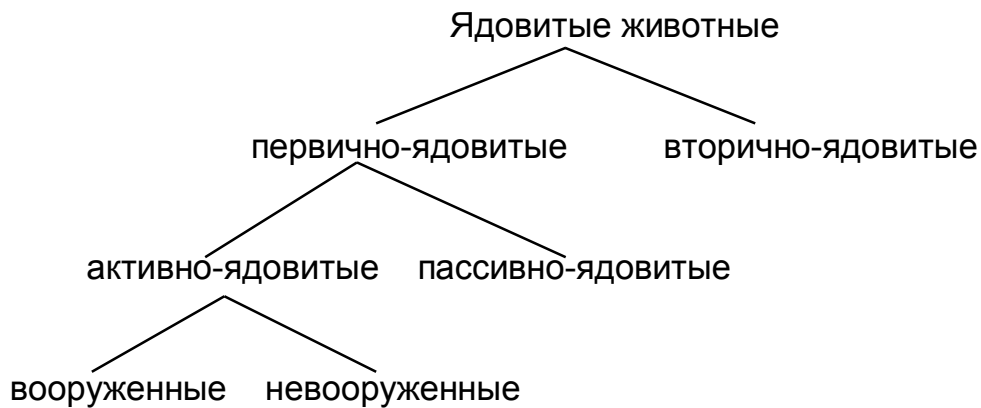
3.4.6.2. Зоотоксины как алломоны

В соответствии с классификацией Р.Уиттекера и П.Фини природные яды, в том числе животного происхождения, или *зоотоксины*, относятся к алломонам. Природа дает нам огромное разнообразие примеров химической природы ядов, их биологической активности, способов и мест образования в теле организма-продуцента. Наряду с различиями существуют и черты общности, позволяющие сгруппировать ядовитых животных по определенным признакам. Ниже приводится токсикологическая характеристика ядовитых животных по Е.Н.Павловскому (1950) в модификации Б.Н.Орлова и Д.Б.Гелашвили (1986). Всех ядовитых животных можно разделить на две большие группы: первично-ядовитые и вторично-ядовитые. К *первично-ядовитым* относятся животные, вырабатывающие ядовитый секрет в специальных железах или накапливающие ядовитые метаболиты в своих тканях и органах. Как правило, ядовитость первично-ядовитых животных присуща всем особям данного вида. К *вторично-ядовитым* относятся животные, аккумулирующие экзогенные яды и проявляющие токсичность только при приеме в пищу. Примером тому могут служить пластинчато-жаберные моллюски, накапливающие яд динофлагеллят; насекомые-фитофаги, питающиеся на ядовитых растениях; рыбы, вызывающие отравление типа сигуатера и др.

Первично-ядовитые животные различаются по способам выработки яда и его применения и делятся на активно- и пассивно-ядовитых. *Активно-ядовитые* животные, имеющие специализированный ядовитый аппарат, снабженный ранящим устройством, называются *вооруженными*. В типичном случае ядовитый аппарат таких животных имеет ядовитую железу с выводным протоком и ранящее приспособление: зубы - у рептилий, жало - у насекомых, колючки и шипы - у рыб. В деталях строение ядовитого аппарата может варьировать. Однако для всех вооруженных животных характерно наличие ранящего приспособления, позволяющего вводить ядовитый секрет в тело жертвы парентерально, т.е. минуя пищеварительный тракт. Такой способ введения яда следует признать наиболее эффективным для ядообразующего организма. Другую группу активно-ядовитых животных составляют организмы, ядовитые аппараты которых лишены ранящего приспособления - *невоору-*

женные ядовитые животные. Примерами могут служить кожные железы амфибий, анальные железы некоторых насекомых, Кювьеровы органы голотурий. Ядовитые секреты таких желез вызывают токсический эффект при контакте с покровами тела жертвы. Чем энергичнее идет всасывание ядов с таких покровов (особенно слизистых), тем эффективнее его действие.

У *пассивно-ядовитых* животных ядовитые метаболиты вырабатываются в организме и накапливаются в различных органах и тканях (пищеварительных, половых), например, у рыб, хвостатых амфибий, моллюсков, насекомых. Таким образом, токсинологическая классификация ядовитых животных может быть представлена следующей схемой.



Пассивно-ядовитые и вторично-ядовитые животные представляют опасность только при попадании в пищеварительный тракт, однако существенным различием между ними является постоянство ядовитости (видовой признак) для первых и ее спорадический характер для вторых.

Яды как химические факторы межвидовых взаимодействий занимают особое место среди других алломонов, поскольку в конечном итоге служат для убийства хищника или жертвы. Но даже в случае агрессии яды применяются только для добычи пищи, бесцельное убийство не свойственно животным.

Каковы основные пути возникновения и развития ядовитости среди животных? Ответить на этот вопрос можно, лишь подробно изучив химическую природу токсинов и их биологическую роль. К сожалению, для многих групп животных такие сведения еще страдают фрагментарностью, ибо современный этап зоотоксикологии - это, по существу, этап активного накопления фактических данных о химической природе зоотоксинов и механизмах их действия.

Если обратиться к табл. 5, то нетрудно заметить, что в качестве средств нападения и защиты животные используют широкий круг химических соединений. Среди них имеются сравнительно простые органические соединения (спирты, кислоты, альдегиды, эфиры), более сложные изо- и гетероциклические соединения с изолированными и конденсированными ядрами и, наконец, токсины белковой природы (олиго- и полипептиды, ферменты). В их число входят и чрезвычайно токсичные соединения, относящиеся к категории *ультраядов* (DL_{50} менее 1 мг/кг). К ним относятся нейротоксические полипептиды змей, паукообразных, гетероциклические токсины динофлагеллят и рыб, токсические алкалоиды амфибий и др.

Таблица 5

Химическая природа зоотоксинов

Таксон	Небелковые		Белковые	
	изо- и гетероциклические	алифатические	олиго- и полипептиды	ферменты
Тип Саркомастигофоры (<i>Sarcomastigophora</i>) Подтип Жгутиконосцы (<i>Mastigophora</i>)	+			
Тип Губки (<i>Spongia</i>)	+	+	+	
Тип Кишечнополостные (<i>Coelenterata</i>) Класс Гидрозои (<i>Hydrozoa</i>) Класс Сцифоидные медузы (<i>Scyphozoa</i>) Класс Коралловые полипы (<i>Anthozoa</i>)				
		+	+	+
		+	+	+
	+	+	+	+
Тип Немертини (<i>Nemertini</i>) Подкласс Невооруженные (<i>Anopla</i>) Подкласс Вооруженные (<i>Enoppla</i>)				
	+		+	
Тип Кольчатые черви (<i>Annelida</i>) Класс Многощетинковые (<i>Polychaeta</i>)				
	+	+	+	+
Тип Членистоногие (<i>Arthropoda</i>) Класс Ракообразные (<i>Crustacea</i>) Класс Паукообразные (<i>Arachnida</i>) Класс Многоножки (<i>Myriapoda</i>) Класс Насекомые (<i>Insecta</i>)				
	+			
		+	+	+
	+	+	+	+
	+	+	+	+
Тип Моллюски (<i>Mollusca</i>) Класс Брюхоногие (<i>Gastropoda</i>) Класс Двустворчатые (<i>Bivalvia</i>) Класс Головоногие (<i>Cephalopoda</i>)				
	+	+	+	+
	+			
	+		+	+
Тип Иглокожие (<i>Echinodermata</i>) Класс Морские звезды (<i>Asteroidea</i>) Класс Морские ежи (<i>Echinoidea</i>) Класс Голотурии (<i>Holothuroidea</i>)				
	+			
			+	
	+			
Тип Хордовые (<i>Chordata</i>) Класс Круглоротые (<i>Cyclostomata</i>) Класс Хрящевые рыбы (<i>Chondrichthyes</i>) Класс Костные рыбы (<i>Osteichthyes</i>) Класс Амфибии (<i>Amphibia</i>) Класс Рептилии (<i>Reptilia</i>) Класс Млекопитающие (<i>Mammalia</i>)				
			+	
			+	
	+	+	+	
	+	+	+	+
			+	+
			+	

Высокая биологическая активность этих соединений объясняется их избирательным действием на определенные биосистемы (холинорецепторы, ионные каналы и др.), нарушающим нормальное функционирование этих систем. Для организма-реципиента эти вещества являются ксенобиотиками, так как не встречаются в нем в естественных условиях. Другая группа химических соединений, присущих ядам, находится и в организме реципиента (ацетилхолин, биогенные амины, различные ферменты). Токсическое действие этих соединений связано с их передозировкой. Очень часто биогенные амины вызывают аллогенный (болевого) эффект, имеющий значение биологического сигнала о вредности данного ядовитого животного. Важную роль в патогенезе отравления зоотоксинами играют аутофармакологические реакции, обусловленные массивным высвобождением в пораженном организме физиологически активных веществ (кининов, медиаторов, циклических нуклеотидов, эндогенных опиатов, гормонов) под влиянием компонентов ядов.

В настоящее время представляется возможным лишь в самых общих чертах наметить основные пути эволюции ядовитости у животных. Можно представить, что на ранних этапах эволюции в качестве ядов выступали только метаболиты, либо выделявшиеся в окружающую среду, либо накапливающиеся в организме. Эта примитивная форма ядовитости неизбежно должна была смениться возникновением и развитием специализированных структур или органов, продуцирующих яд. Вначале - в основном за счет усиления защитной функции эктодермы (немертины, полихеты, иглокожие, кишечнополостные), затем возникновение таких ядовитых органов происходит на базе экзокринных или эндокринных желез. Так, у перепончатокрылых ядовитый аппарат филогенетически тесно связан с половой системой, у головоногих моллюсков и змей - с пищеварительной. Вместе с тем у очень большого числа видов сохраняются черты примитивной ядовитости, т.е. аккумуляция ядовитых метаболитов в различных тканях и органах (рыбы, амфибии, насекомые).

Ядовитые аппараты различных животных отличаются большим морфологическим разнообразием. Достаточно сравнить нематоцисты кишечнополостных, педицилляррии иглокожих, хелицеры паукообразных, жало перепончатокрылых, ядовитые зубы рептилий, кожные железы амфибий. Вместе с тем имеется и определенное соответствие между химическим составом яда, морфологическими особенностями ядовитого аппарата и биологической спецификой действия того или иного яда. Так, ядовитые секреты подавляющего большинства изученных к настоящему времени вооруженных активно-ядовитых животных представляют собой сложные смеси токсических полипептидов и ферментативных белков (яды змей, перепончатокрылых, пауков, скорпионов, кишечнополостных и некоторых других). Характерно, что эти яды активны в основном при парентеральном введении, а при введении внутрь расщепляются пищеварительными ферментами. Отсюда становится понятной и морфологическая специализация ядовитого аппарата, снабженного ранящим устройством. С другой стороны, животные, обладающие невооруженным ядовитым аппаратом, во многих случаях имеют яды небелковой природы (амфибии, муравьи, жуки, многоножки и др.). Некоторые из них эффективно используют принцип ферментативного катализа для выработки защитных соединений из неактивных предшественников. Яд пассивно-ядовитых животных в естественных условиях эффективен при попадании с пищей. Примером тому может слу-

жить тетродотоксин, суругатоксин, токсины динофлагеллят и некоторые другие, которые также являются небелковыми ядами.

Интересно проследить взаимосвязь между биологией того или иного вида ядовитых животных и особенностями продуцируемых ими ядов. Как правило, хищнический образ жизни сопровождается развитием вооруженной формы ядовитого аппарата (змеи, скорпионы, пауки, актинии, осы), причем во многих случаях яды имеют выраженную нейротропную активность, поскольку предназначены для обездвиживания жертвы. Нередко нейротропное действие характеризуется высокой избирательностью, обуславливающей пищевую специализацию. Например, яд наездников-браконид активен в основном по отношению к аминергическим синапсам чешуекрылых, в яде скорпионов имеются видоспецифические нейротоксины, избирательно действующие на насекомых и ракообразных.

У животных с невооруженным ядовитым аппаратом продуцируемые ими яды выполняют в подавляющем большинстве случаев защитные функции, т.е. являются отпугивающими веществами - репеллентами (стероиды, органические кислоты, эфиры и др.). Такие яды можно наблюдать у амфибий, многоножек, жуков, муравьев и др.

И наконец, пассивно-ядовитые животные, по существу, представляющие собой "биохимическую загадку". Действительно, в настоящее время мы мало знаем о конкретных метаболических путях, которые приводят к появлению в организме ядовитых соединений, в целом ряде случаев чрезвычайно токсичных для других животных, но безвредных для организма-продуцента.

Проблема устойчивости ядообразующих животных к собственным ядам весьма интересна. Можно выделить несколько основных механизмов, обеспечивающих резистентность организмов-продуцентов к ядам. Наиболее эффективный из них - это локализация яда в специфических органах (железах), стенки которых препятствуют распространению яда по организму. Железистые клетки, как правило, не являются мишенью для нейротоксических компонентов ядов и, следовательно, устойчивы к ним. Цитолитические компоненты ядов (в основном ферменты) обычно находятся в железе в неактивном состоянии за счет повышенной концентрации ингибирующих неорганических ионов либо присутствия специфических ингибиторов. При попадании яда в организм жертвы он разбавляется жидкими средами, концентрация ингибиторов падает и ферменты активируются. Как правило, в железах, вырабатывающих белковые токсины, содержатся ингибиторы протеиназ, одна из функций которых может заключаться в защите белковых токсинов от эндогенного протеолиза. Такие ингибиторы обнаружены в ядах змей, скорпионов, перепончатокрылых, кишечнополостных.

Следующая линия защиты организма от собственного яда - гуморальная. В крови некоторых ядообразующих животных обнаружены белковые факторы, инактивирующие токсические компоненты яда. Например, в сыворотке крови палестинской гадюки (*Vipera palaestinae*) имеются антинекротоксический и антигеморрагический факторы. Здесь же отметим, что биологическая резистентность некоторых неядовитых животных к зоотоксинам, например змеиным ядам, также обусловлена циркулирующими в крови неиммунными белками, инактивирующими токсические компоненты ядов (например, у грызунов, некоторых неядовитых змей).

Третья линия защиты - клеточная, обусловлена специфической архитектурой плазматических мембран, в которых либо отсутствуют рецепторы к собственным токсинам, либо они труднодоступны. Подобный тип устойчивости известен для нервных волокон фуру и тритона (*Taricha torosa*) к тетродотоксину или у нервов лягушки-листолаза (*Phyllobates* sp.) к батрахотоксину.

Другой аспект изучения ядовитых животных и их ядов, на котором следует заострить внимание, касается проблемы параллелизма и конвергенции в их эволюции. С общебиологической точки зрения было бы чрезвычайно интересным понять, каким образом близкие по химической природе и механизмам действия токсины (а в некоторых случаях и идентичные) могут вырабатываться у животных различных таксонов. Наиболее известным примером подобной конвергенции является тетродотоксин, выделенный из половых продуктов и печени рыбы фуру и обнаруженный в яйцах калифорнийского тритона (*Taricha torosa*). Весьма близкие по химической структуре и механизму действия соединения найдены в слюнных железах осьминога (*Hapalochlaena maculosa*), кожных железах лягушек (р. *Atelopus*), а также в моллюсках *Babylonia*. Другой пример касается токсинов полипептидной природы, которые встречаются у рептилий, некоторых амфибий, немертин, паукообразных, кишечнорастворимых, перепончатокрылых. Следует обратить внимание на то, что однотипные по химической природе токсины (например, полипептиды) у животных различных таксонов продуцируются железами различного происхождения: гомологами пищеварительных (змеи, головоногие), половых (перепончатокрылые), эктодермальных (амфибии, немертины, кишечнорастворимые).

Как свидетельствуют данные табл. 5, белковые токсины широко представлены у животных различных систематических групп. Белки - богатый материал для реализации действия механизмов естественного отбора. В свою очередь изучение аминокислотных последовательностей белков дает богатые фактические данные для установления их филогенетического родства. Так, установление первичной структуры полипептидных нейротоксинов яда элапид позволило поставить вопрос о филогенетическом родстве между различными токсинами: кардиотоксинами, "короткими" и "длинными" постсинаптическими нейротоксинами, из которых наиболее древними считаются кардиотоксины. Кроме того, намечены две филогенетические линии пресинаптических токсинов: от панкреатических фосфолипаз (β -бунгаротоксин, нотексин и др.) и полипептидных панкреатических ингибиторов протеиназ (дендротоксин).

Рассмотренные выше примеры отнюдь не исчерпывают всего разнообразия форм ядовитых аппаратов у различных животных и химической природы вырабатываемых ими ядов. Напротив, природа дает нам множество доказательств наличия переходных и смешанных типов как самих ядовитых желез, так и их ядовитых секретов.

Подводя итог рассмотрению современных проблем зоотоксинологии и стоящих перед ней задач, нельзя не упомянуть о практическом использовании зоотоксинов в биологии, химии и медицине. Наиболее впечатляющим достижением современной зоотоксинологии явилось выяснение химической структуры и молекулярных механизмов действия природных нейротоксинов, избирательно воздействующих на различные структуры ионных каналов нервной мембраны. Природа, этот искуснейший экспериментатор, дала в руки исследователей уникальные инструменты для изучения фундаментальных вопросов строения и функционирования живой клетки. Зоотоксины - это прекрасные

модели для молекулярной биологии, позволяющие решать вопросы взаимосвязи структуры и функции в биомолекулах. С помощью зоотоксинов ведется наступление на целый ряд нервных, иммунных, гематологических заболеваний. Зоотоксинология внесла существенный вклад в разгадку такой экологической катастрофы, как "красные приливы", и установление причин отравления типа сигуатеры, имеющей в тропических районах эпидемиологическое значение. Большие перспективы сулит использование зоотоксинов как таксономических маркеров для решения спорных вопросов систематики.

Попытка систематизировать и классифицировать фактические сведения из какой-либо области знания - задача всегда неблагодарная и вместе с тем периодически необходимая. Накопленный в настоящее время фактический материал в области зоотоксинологии давно перерос рамки опубликованных обобщающих работ. Это касается как описания новых видов ядообразующих животных и их ядов, так и, главным образом, значительного углубления существующих представлений о химическом строении и механизмах действия давно известных ядов, например, змей, скорпионов, пауков, ос, пчел, актиний и др. Последнее представляется даже более важным, так как именно здесь удалось ярко продемонстрировать, чего можно добиться в биологии, применив наиболее мощные и современные методы исследований. С другой стороны, именно целенаправленное и массированное наступление на изучение клеточных и молекулярных механизмов действия зоотоксинов позволило в полной мере использовать феномен "отдачи" и успешно внедрить животные яды как в научные исследования, так и в медицинскую практику.

3.4.7. ЭЛЕМЕНТЫ ЭНТОТОКСИНОЛОГИИ

Рассматриваемые до сих пор примеры внутри- и межвидовых взаимодействий между организмами различных трофических уровней с помощью химических веществ практически не касались одного вида - *Homo sapiens*. Между тем, *Homo sapiens* в процессе исторического формирования антропогенного канала потребления перманентно взаимодействовал с другими организмами, и одной из форм этих взаимодействий были аллелохимические.

В этом подразделе предпринята попытка рассмотреть с общепаразитологических и экологических позиций роль токсинов природного происхождения, являющихся, как уже указывалось (см. подразд. 3.4.2.), предметом изучения токсинологии, в аллелохимических взаимоотношениях *Homo sapiens* с другими организмами. В рассматриваемом контексте термин «этнотоксикология» представляется вполне уместным, поскольку, с одной стороны, отражает определенную преемственность в дефинициях (например, существует термин «этнофармакология» и издается международный журнал *J. of Ethnopharmacology*), а с другой - конкретизирует предметную область. *

* Подробнее см.: Гелашвили Д.Б. Заметки об этнотоксикологии // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. - Тольятти, 1996, с. 30-47.

Известно, что расы *Homo sapiens* являются результатом расселения на новые территории небольших групп людей, приносивших сюда только часть генофонда человечества, причем ее случайную часть. Генотипический состав этих групп и определял новую генетическую структуру всей популяции (расы) в период последующего расцвета ее численности. При этом некоторые ранее присутствующие в малых концентрациях мутации могли совершенно исчезнуть из популяции, а концентрации других мутаций могли случайно резко повыситься. Подхваченные "волнами жизни" (по С.С.Четверикову) редкие мутации, попадая под действие естественного отбора, могли быть вынесены в увеличенной концентрации в популяционный генофонд. Однако популяционные волны и мутации могут обеспечить протекание эволюционного процесса только при наличии дополнительных долгосрочно действующих факторов, одним из которых является изоляция. Как известно, значение изоляции в процессе эволюции сводится к ограничению панмиксии, что в свою очередь ведет к увеличению и закреплению различий между популяциями и способствует формообразованию. В известной мере расы человека представляют собой экотипы, т.е. популяции вида (видов) с широким географическим распространением, адаптированные к местным условиям. С позиций формальной генетики подавляющая часть видовой изменчивости человека выходит за рамки экотипической дифференциации, что вынуждает использовать взамен экотипа термин «раса». Тем не менее, не вызывает сомнений, что проникновение на новые территории приводило к расширению спектра адаптаций *Homo sapiens* к условиям среды. Собираательство и охота ставили перед *Homo sapiens* перманентную задачу дифференцировать источники питания на съедобные и несъедобные. В числе последних были растительные и животные объекты, обладающие высокой биологической активностью, в том числе и в ее крайней форме - ядовитостью (токсичностью).

Использование ядов животного и растительного происхождения - характерная черта эволюции *Homo sapiens* в аллелохимических взаимодействиях с другими организмами. С позиций токсинологической классификации ***Homo sapiens* является вторично-ядовитым организмом, использующим экзогенные яды с пользой для себя.** Другими словами, алломоны других организмов в результате специфических технологических приемов, характерных исключительно для *Homo sapiens*, становились кайромонами.

Применение животных и растительных ядов для охоты не исключало, по-видимому, и их использования в военных целях, сыграв, таким образом, определенную роль в эволюционном соперничестве с другими видами первобытных людей. Хорошо документировано применение природных ядов в военных целях и при решении внутривидовых конфликтов *Homo sapiens*. Последнее обстоятельство также говорит не в пользу человека, так как применение ядов на внутривидовом уровне в природе является скорее нонсенсом, чем правилом.

В наше время уникальные свойства природных токсинов продолжают привлекать внимание, особенно в фундаментальных исследованиях в биологии и химии (см.: Ю.А.Овчинников, 1987), однако печальный опыт человечества в применении результатов научных открытий заставляет со сдержанным оптимизмом относиться к успехам современной токсинологии.

Предметом нашего рассмотрения будут особенности использования зоо- и фитотоксинов экотипами *Homo sapiens* как примеры экологических адаптаций к условиям существования. Сам факт широкого географического распространения *Homo sapiens* позволяет характеризовать его как вид убиквист, или эврибионт. В то же время существенное отличие параметров среды обитания в различных ландшафтных зонах и наличие географической изоляции накладывают с точки зрения этнотоксикологии и ограничения, влекущие за собой специализацию как в источниках токсинов, так и в способах их применения. Как известно, переход от палеолита к мезолиту совпал со сменой плейстоцена голоценом, характеризующегося современным климатом, растительным и животным миром. В мезолите *Homo sapiens* употреблял орудия из камня, а также кости и рога, последние - в качестве наконечников стрел, копий, гарпунов, которые, в свою очередь, часто обрабатывались ядовитыми экстрактами из животных и растений. Изобретение лука как метательного орудия - важный этап в эволюции *Homo sapiens*. В этом же ряду стоит и духовое ружье, независимо появившееся у некоторых племен Индонезии и Южной Америки. Химическую природу ядов, их источники и способы применения *Homo sapiens* целесообразно провести в географическом аспекте.

Азия. Древняя санскритская и буддийская литература указывает, что мезолитические охотники как на охоте, так и в межплеменных войнах, использовали отравленные стрелы, применяя для этих целей растительные экстракты из видов рода *Aconitum* (сем. *Ranunculaceae* - Лютиковые). У аконита ядовито все растение, но наиболее - подземная часть. Среди его многочисленных дитерпеновых алкалоидов наиболее токсичны аконитин и зонгорин. Аконитин вызывает стойкое повышение натриевой проницаемости возбудимых (нервных и мышечных) мембран с их последующей деполяризацией. Среднесмертельная доза для собак при внутривенном введении составляет всего 0,035 мг/кг. У человека картина отравления характеризуется ощущениями жара и холода, расширением зрачков, нарушением цветовосприятия, судорогами; смерть наступает от остановки дыхания.

Кроме *Aconita*, в качестве источника судорожного яда пикротоксина в Древней Индии использовали семена и экстракт *Anamirta cocculus* - единственного вида монотипного рода Анамирта.

Наиболее полно изучены в настоящее время токсические свойства представителей рода *Strychnos* (сем. *Loganiaceae* - Логаниевые). Это семейство включает немногим более 20 родов и около 600 видов, распространенных, главным образом в тропиках и субтропиках. Наиболее типичным источником для получения стрельного яда является чилибуха, или рвотный орех (*Strychnos nuxvomica*) - вечнозеленое тропическое растение (9-15 м высотой), произрастающее в Восточной Индии, на Цейлоне, Андомантских островах, Филиппинах, в Индонезии, Северной Австралии. В листьях, цветах и, особенно, в семенах чилибухи содержится ряд алкалоидов, в том числе стрихнин и бруцин. Отравление стрихнином характеризуется затруднением дыхания, а в тяжелых случаях - тетаническими судорогами, охватывающими дыхательную мускулатуру и вызывающими смерть от остановки дыхания. По современным представлениям стрихнин блокирует действие в центральной нервной системе медиаторов процессов торможения. Блокируя торможение, стрихнин тем самым оказывает чрезмерное "возбуждающее действие".

Острова Океании. Аборигены о.Таити и Гавайских островов издавна использовали для приготовления отравленного оружия коралловых полипов *Zoantharia*. Зоантарии - своеобразная группа кораллов, напоминающих своим внешним видом актиний. В кишечнике зоантарий *Polythoa tuberculosa* обнаружен один из самых сильных токсинов - палитоксин, его токсичность (DL_{50}) для мышей при внутривенном введении составила всего 0,53 мкг/кг. Носителями токсичности являются богатые зрелыми яйцами женские особи. Не исключено, что палитоксин может продуцироваться вирусом, находящимся в симбиотических отношениях с зоантариями. Таким образом, токсичность зоантарий - типичный пример химической защиты на популяционном уровне. Палитоксин представляет собой модифицированную жирную кислоту с концевой аминогруппой, его молекулярная масса - 2700. Механизм токсического действия палитоксина связан модификацией проводимости кальциевых каналов возбудимых мембран.

Африка. В тропических районах Восточной Африки (Кения, Танзания) традиционным было применение в качестве стрельных ядов сердечных гликозидов, содержащихся в растениях сем. *Aposynaseae* - Кутровых. В Восточной Африке основным источником ядов являются кустарники рода *Acokanthera* (в Танзании - *A. longiflora*, в Кении - *A. schimperi*). Именно из последней готовят стрельные яды народность массаи. Сердечные гликозиды *Acokanthera* относятся к группе карденолидов,* имеющих ненасыщенное пятичленное γ -лактонное кольцо, и сходны по строению с агликонами сердечных гликозидов наперстянки. В малых концентрациях сердечные гликозиды нормализуют деятельность сердца, но в высоких - останавливают в систоле.

На юге Африки, в пустыне Калахари и прилегающих районах саванны северо-западной Ботсваны, бушмены издавна используют отравленные стрелы для охоты на крупных млекопитающих. Источником являются куколки жуков-монофагов *Diamphidia nigrooranta* - сем. *Chrysomelidae*. В результате тщательного анализа растительные объекты были исключены как источники токсинов. Из гемолимфы куколок был выделен токсин - диамфотоксин, представляющий собой одиночную полипептидную цепь с молекулярной массой 60.000. Минимальная летальная доза для мышей при внутривенном введении составляет всего 1,15 мкг/кг. В концентрации $5 \cdot 10^{-12}$ моль диамфотоксин вызывает гемолиз эритроцитов, при этом на один эритроцит приходится около 60 молекул токсина.

Любопытно, что относящийся к этому же семейству (*Chrysomelidae*) колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata*) также имеет токсичную гемолимфу. По нашим данным (Гелашвили и др., 1990), DL_{50} лиофилизированной гемолимфы колорадского жука для мышей при внутрибрюшинном введении составила 6,9 мг/кг, что сопоставимо с токсичностью яда гюрзы. Действующим началом гемолимфы колорадского жука является белок (лептинотарзин) с молекулярной массой 50.000. *Diamphidia nigrooranta* и *Leptinotarsa decemlineata* можно считать экологическими эквивалентами. Важно подчеркнуть, что в обоих случаях не выявлена связь токсичности гемолимфы с источником пищи. Отсутствие подобной корреляции может быть связано с химической природой

* Сравните с карденолидами, которые накапливают в своем теле бабочки данаиды (подразд. 3.4.3.1.)

токсинов - белковой, поскольку до сих пор примеров миграции белковых токсинов по пищевым цепям не обнаружено.

Южная Америка. Особенности стрельных ядов южно-американских индейцев хорошо иллюстрируют значение географической изоляции, определяющей доступность источника токсинов. Индейцы Западной Колумбии используют для изготовления отравленных стрел амфибий сем. *Dendrobatidae* - Древолазы. Ареал 5 видов дендробатид рода *Phyllobates* имеет дизъюнктивный характер. В Западной Колумбии амфибии обитают в бассейне рек Сайха, Сан-Хуан и Атарато. В 60-е годы из кожных желез дендробатид были выделены токсические алкалоиды (свыше 200). Основным компонентом кожного яда является батрахотоксин - эфир батрахотоксинина А (деривата стероида прегнина) с 2,4-диметилпиролл-3-карбоновой кислотой. Мишенью действия батрахотоксина являются натриевые каналы мембран клеток и мышечных мембран, которые в результате действия токсина переходят в стойкое деполяризованное состояние, что в случае, например, сердечной мышцы, приводит к аритмии, фибрилляции и остановке сердца.

Если яд амфибий сем. *Dendrobatidae* популярен у индейцев Западных Анд, то к востоку от Анд, в бассейнах рек Ориноко и Амазонки, аборигены применяют растительные яды, используя в качестве источников представителей семейств *Menispermaceae* - Лунносемянниковые, *Euphorbiaceae* - Молочайные. В состав знаменитого яда кураре, приготовляемого южно-американскими индейцами, входит как основной компонент экстракт коры хондродендрона войлочного (*Chondrodendron tomentosum*) и других видов этого рода. Кураре является четвертичным бис-изохинолиновым алкалоидом, он избирательно блокирует передачу возбуждения в нервно-мышечном синапсе. Некоторые племена индейцев из Южной Венесуэлы и Северной Бразилии используют в качестве компонента стрельного яда смолу коры деревьев *Virola theiodora* и *V. elongata* (сем. *Myristicaceae* - Мускатниковые).

Приведенные примеры показывают, что принципиальных отличий в использовании феномена функциональной инверсии алломонов в кайромоны между *Homo sapiens* и другими биологическими видами нет. Различия касаются технологических аспектов развитых у *Homo sapiens*, но компенсированных у других биологических видов особенностями их морфофункциональной организации. Все же в "этике" внутри- и межвидовых взаимоотношений *Homo sapiens* заметно уступает своим "меньшим братьям". При этом надо отдать должное, человек не щадит ни других, ни себя! Сын библейского царя Соломона Ровоам, угрожая непокорным израильским племенам, говорил: "Отец мой наложил на вас тяжкое иго, я увеличу его, отец мой наказывал вас бичами, а я буду наказывать вас скорпионами" (Косидовский, 1969).

Чем больше мы узнаем о химических веществах, с помощью которых организмы общаются друг с другом, тем шире возможности нашего активного вмешательства в эти взаимоотношения и тем большая ответственность ложится на нас за его результаты - во зло или во благо?

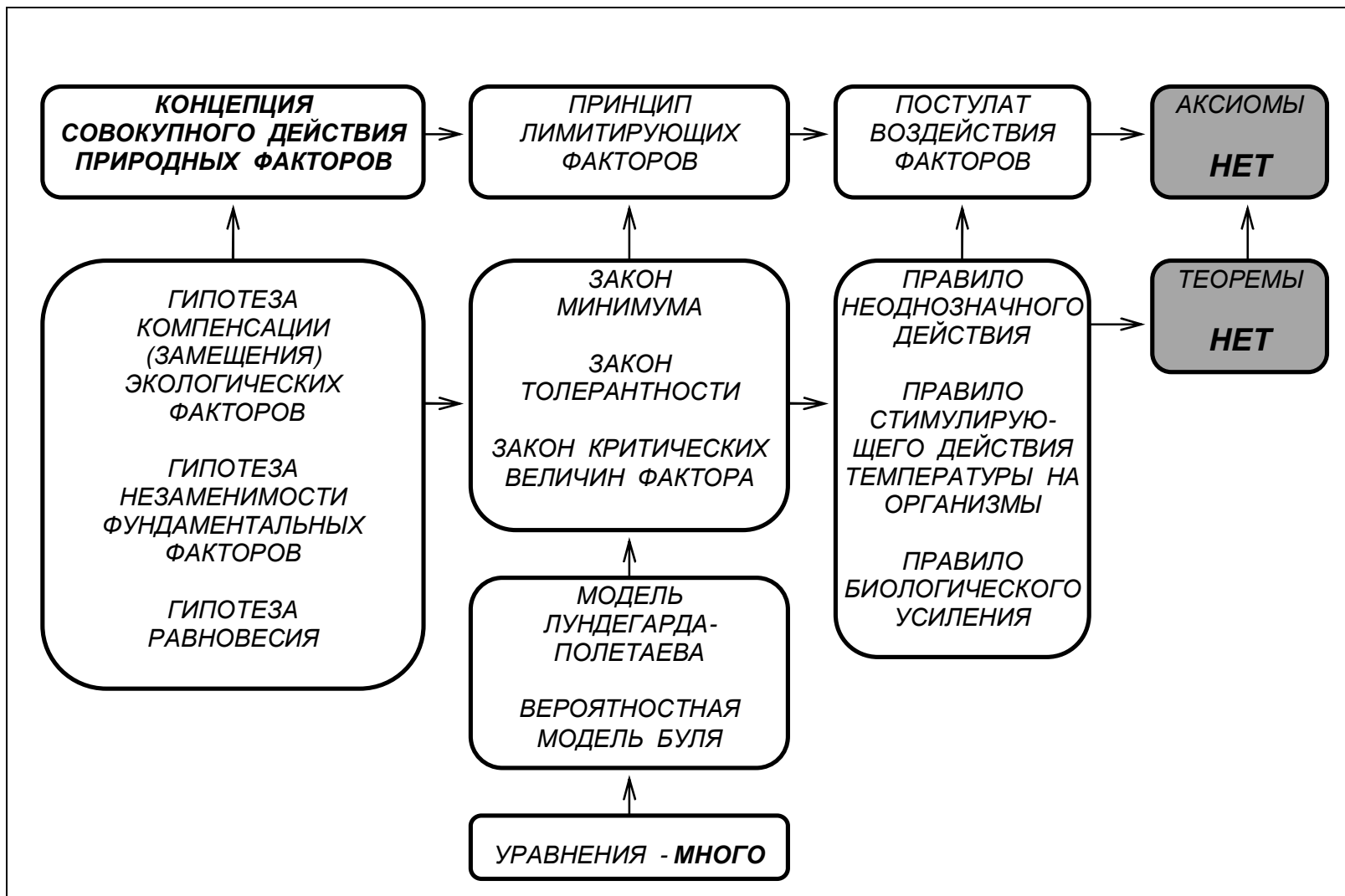


Рис. 5. Факториальная экология

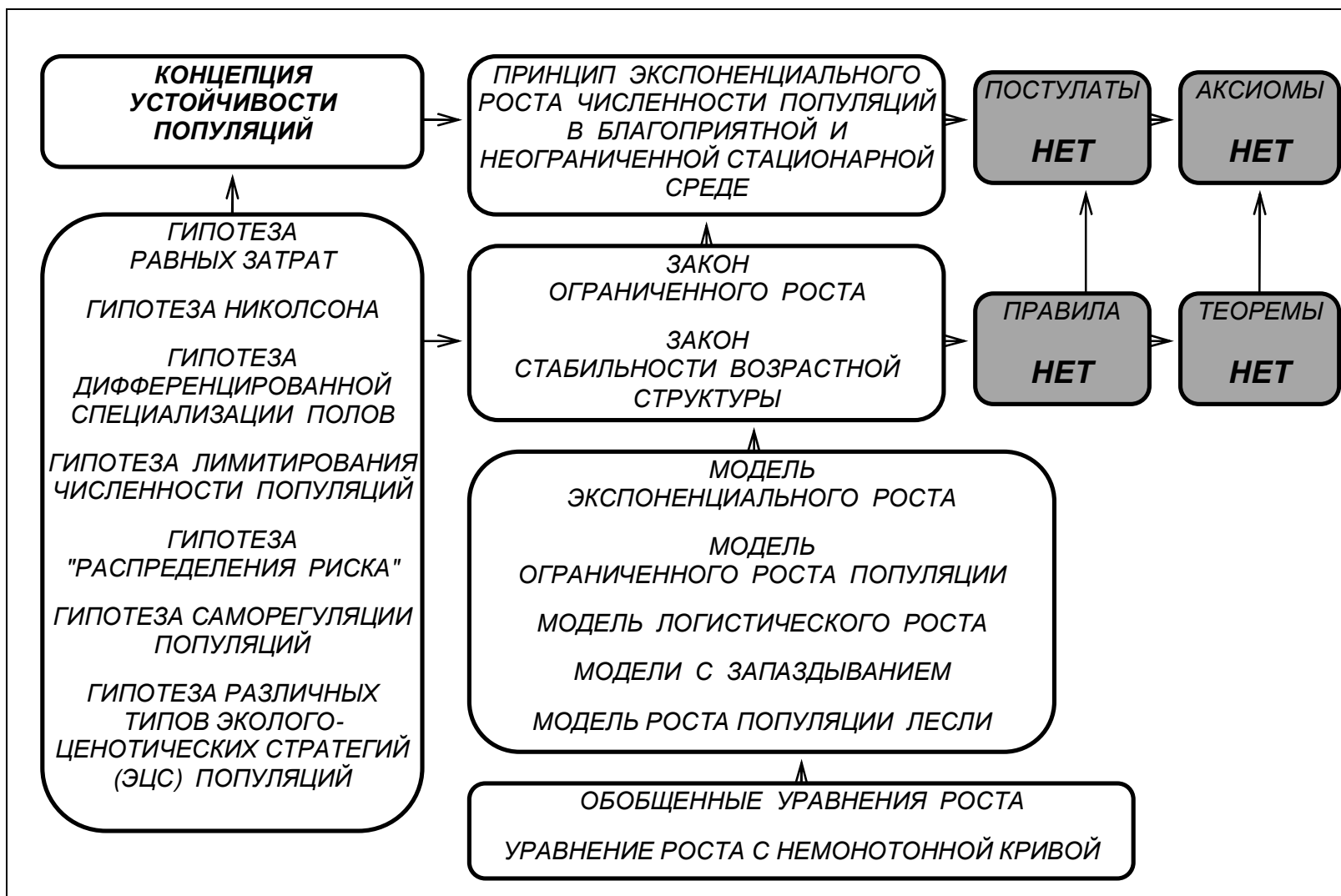


Рис. 6. Демэкология (динамика)

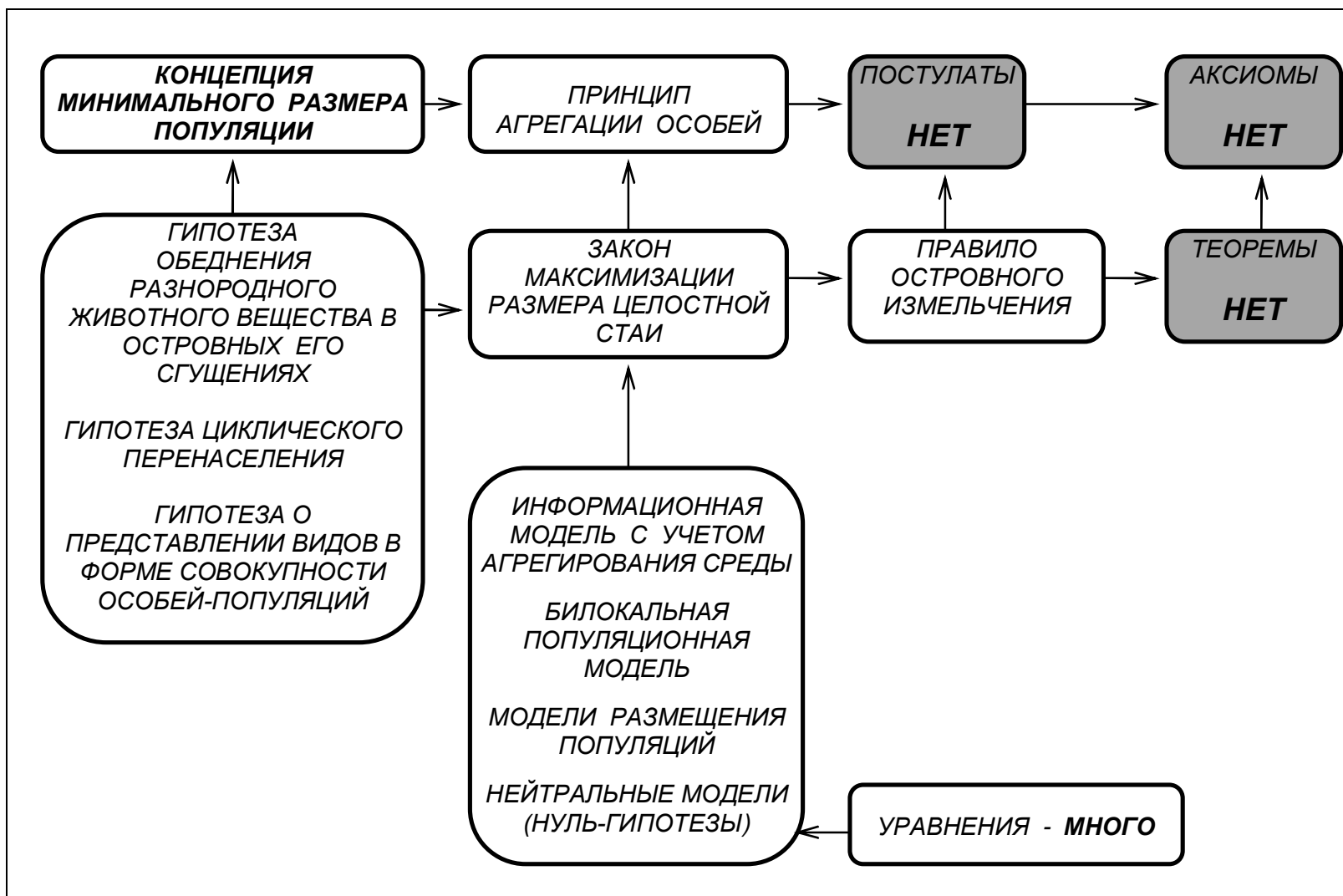


Рис. 7. Демэкология (структура)

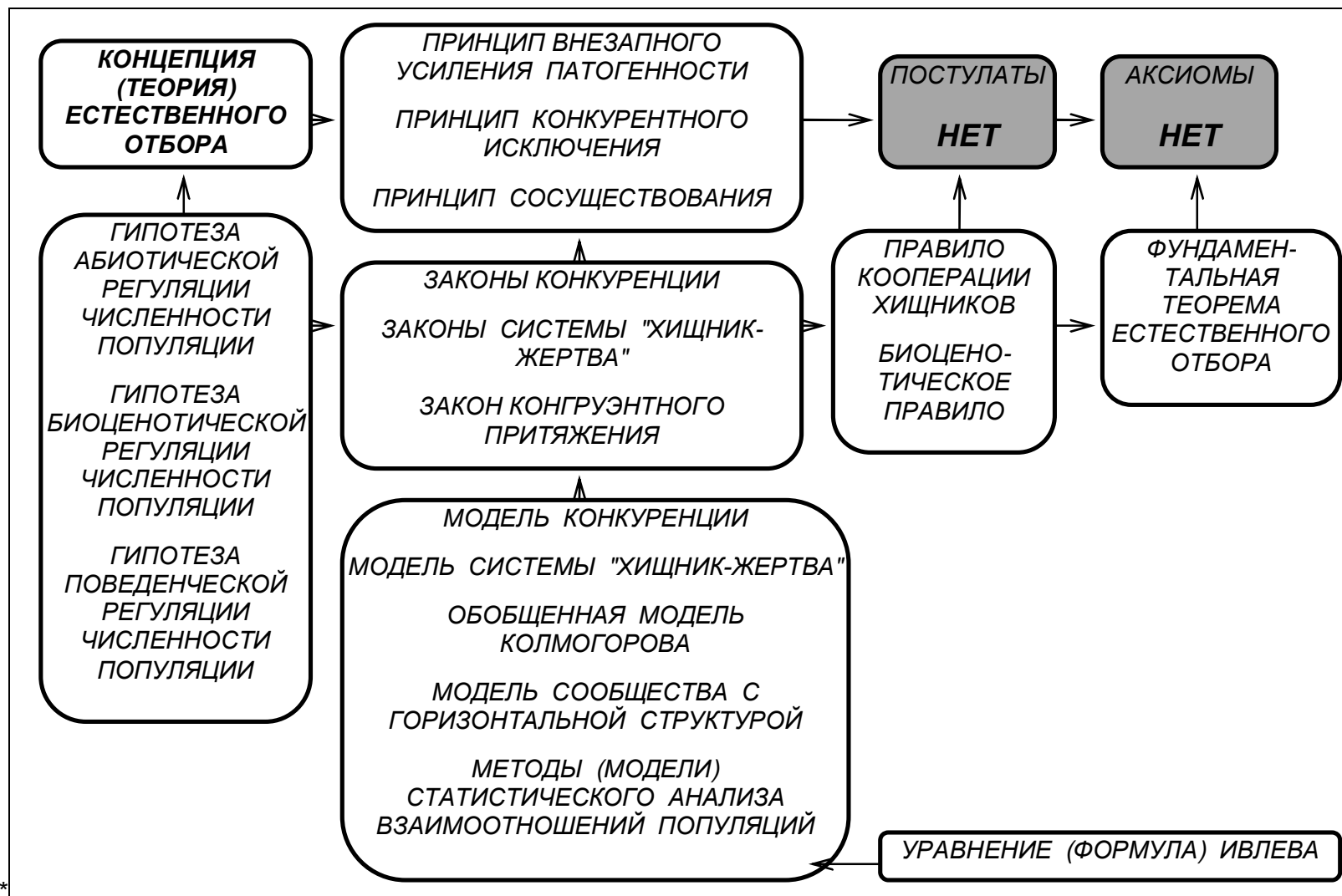


Рис. 8. Взаимодействие популяций

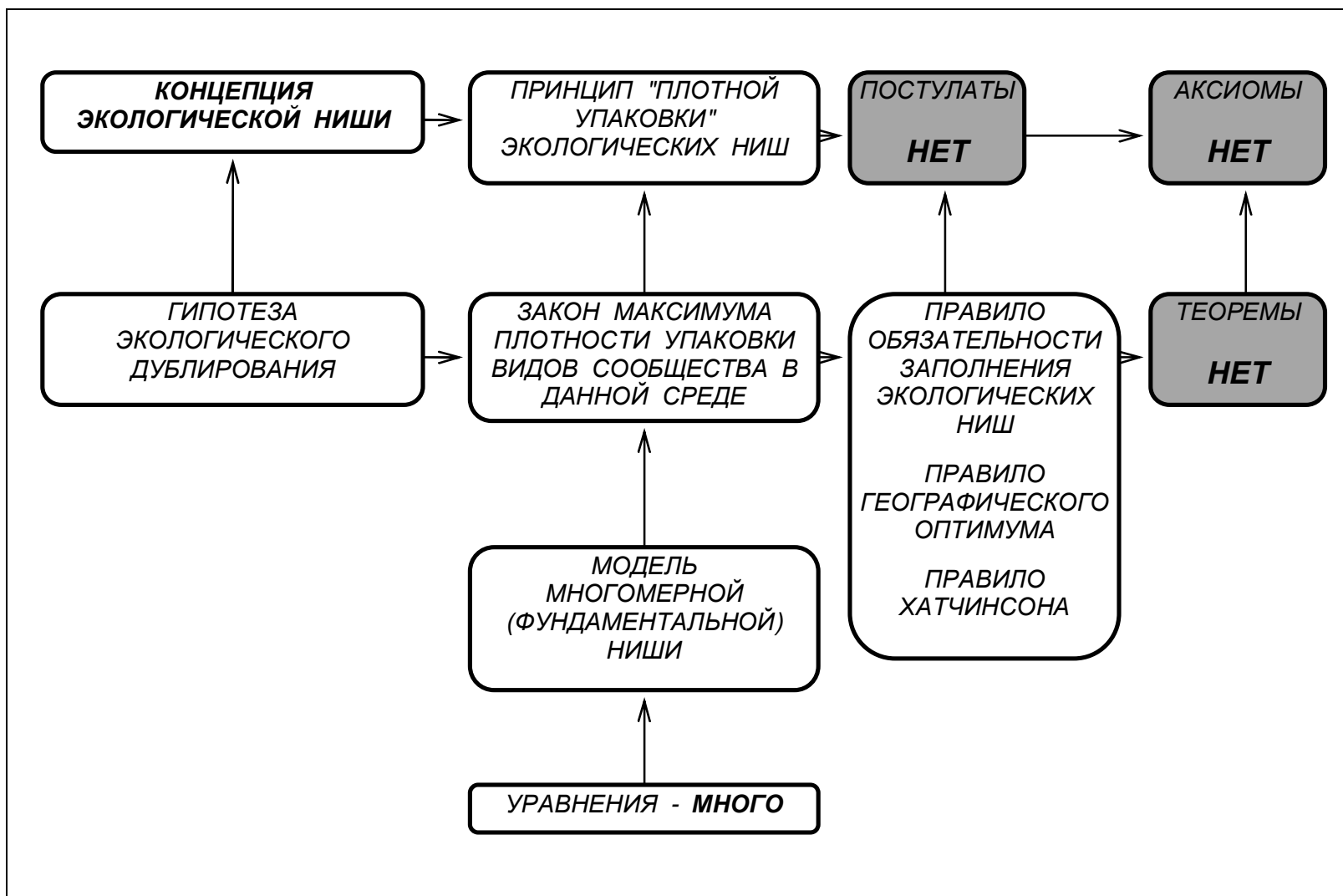


Рис. 9. Экологические ниши

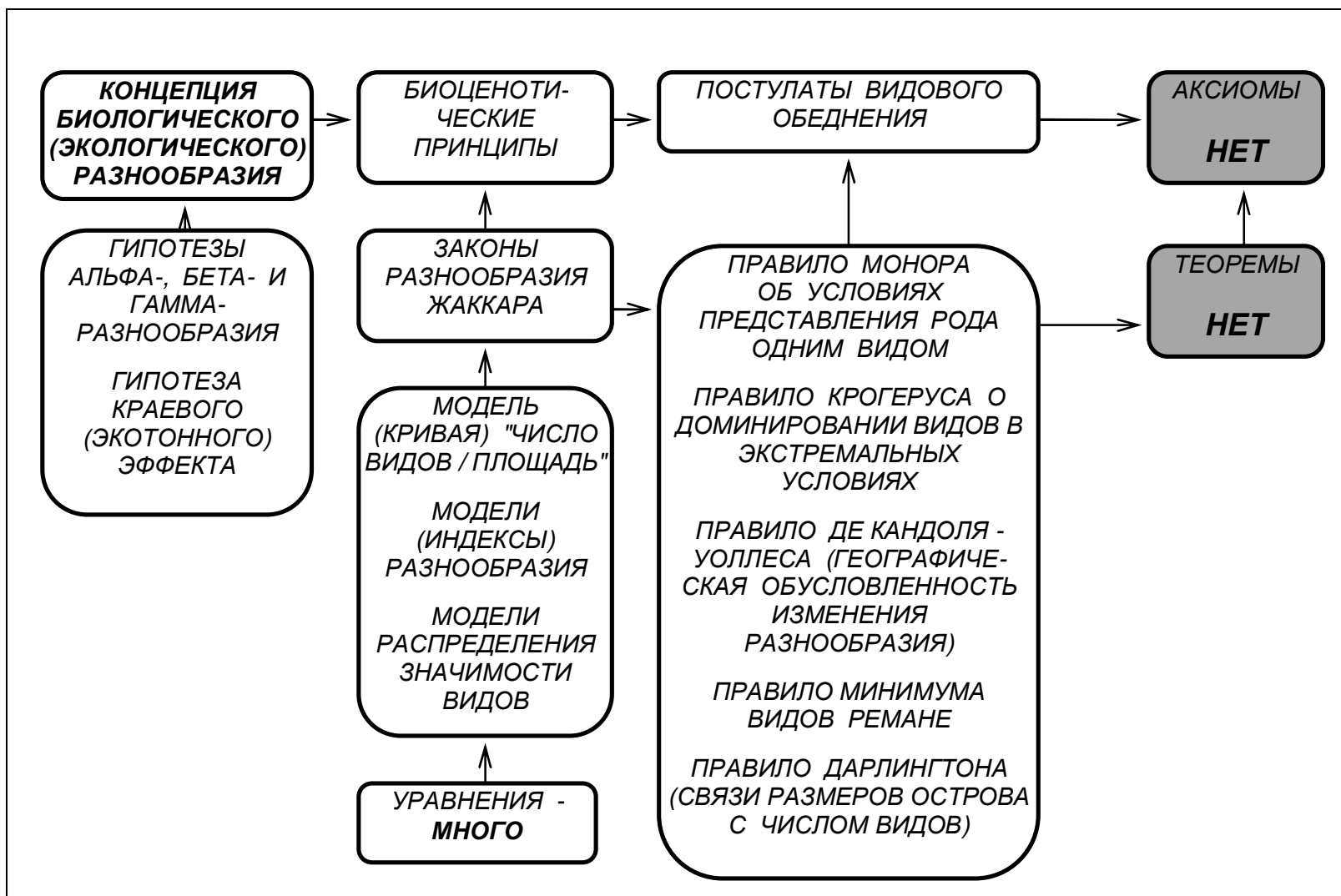


Рис. 10. Экологическое разнообразие

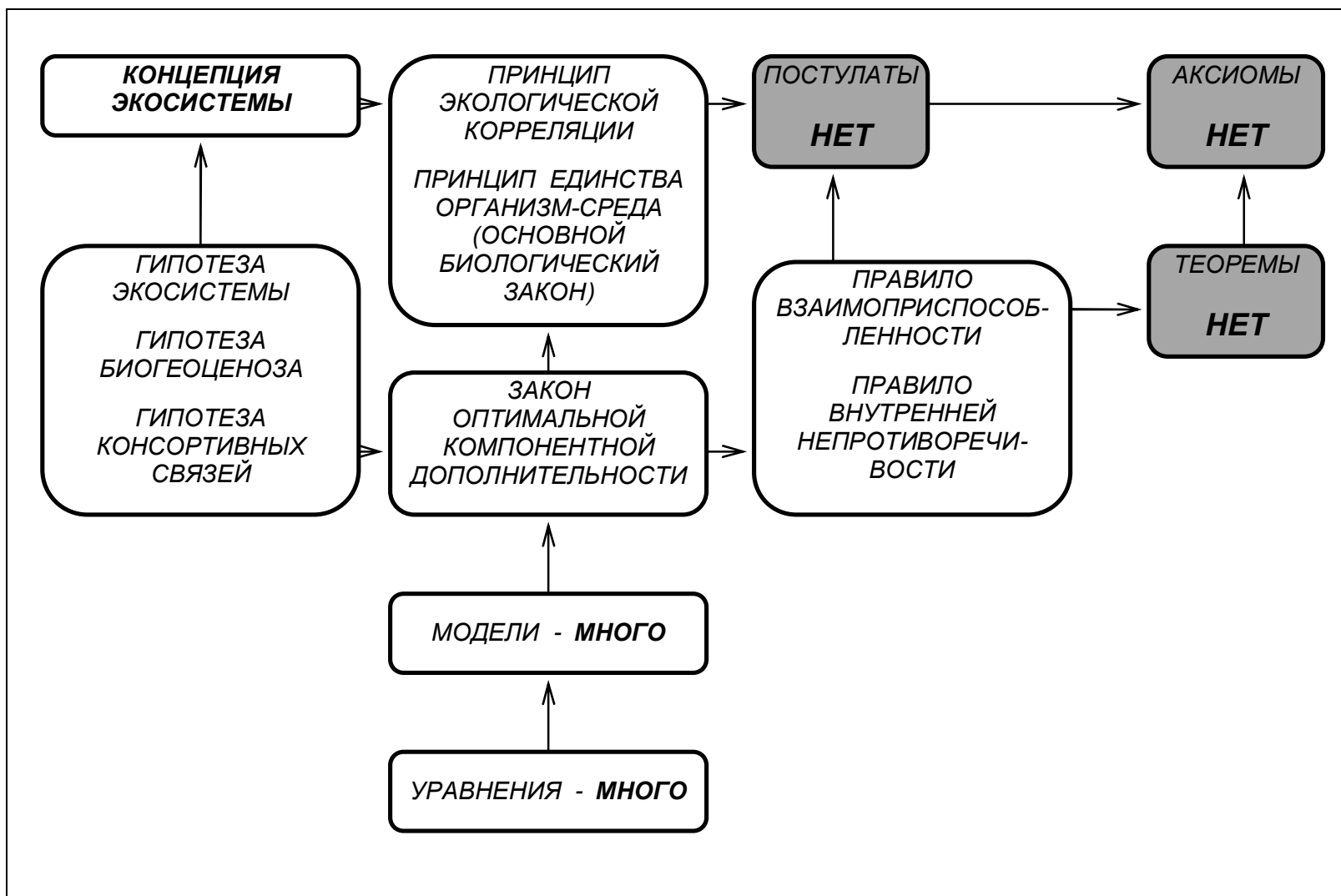


Рис. 11. Экология сообществ (синэкология)

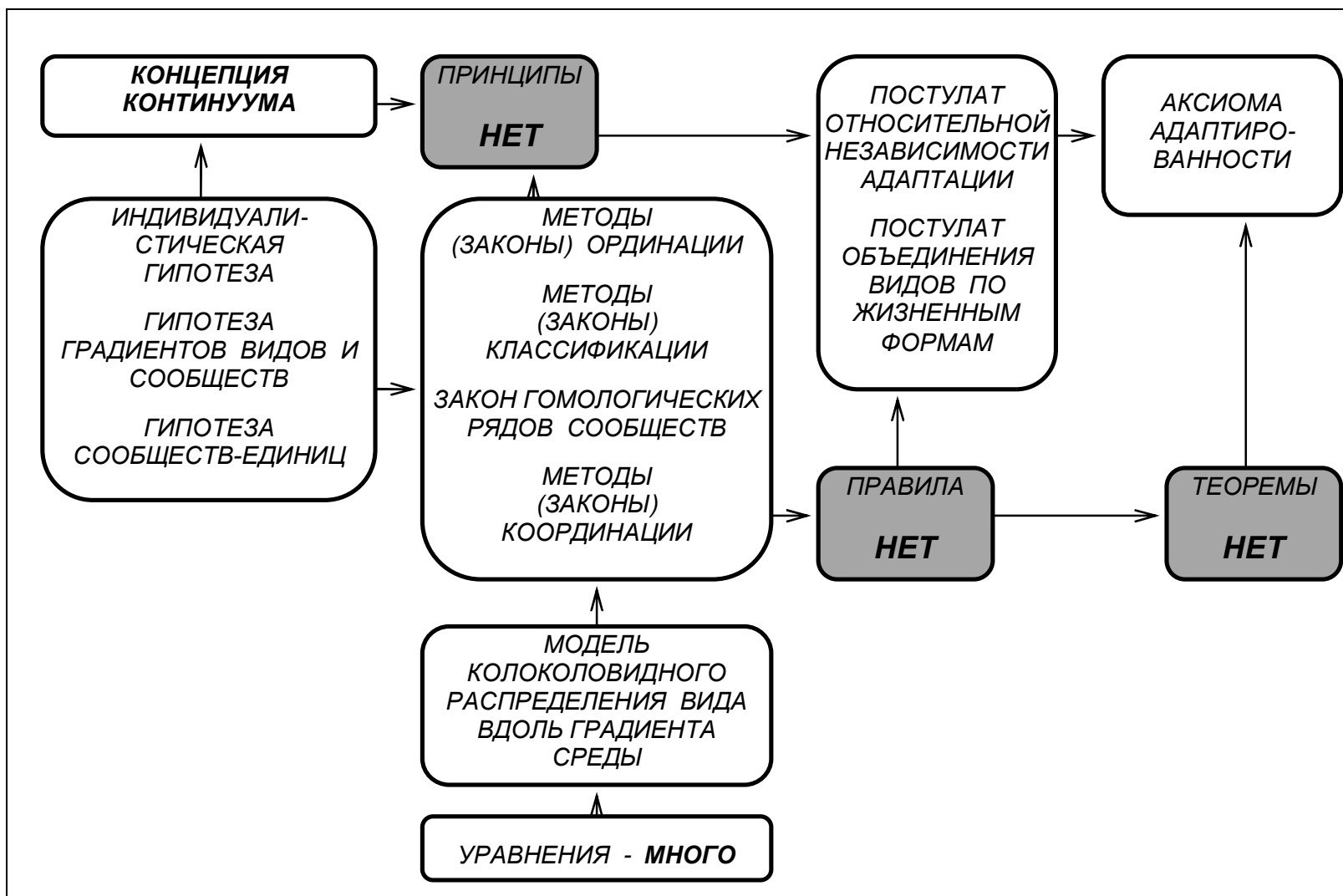


Рис. 12. Структура сообществ (общие закономерности, континуум)

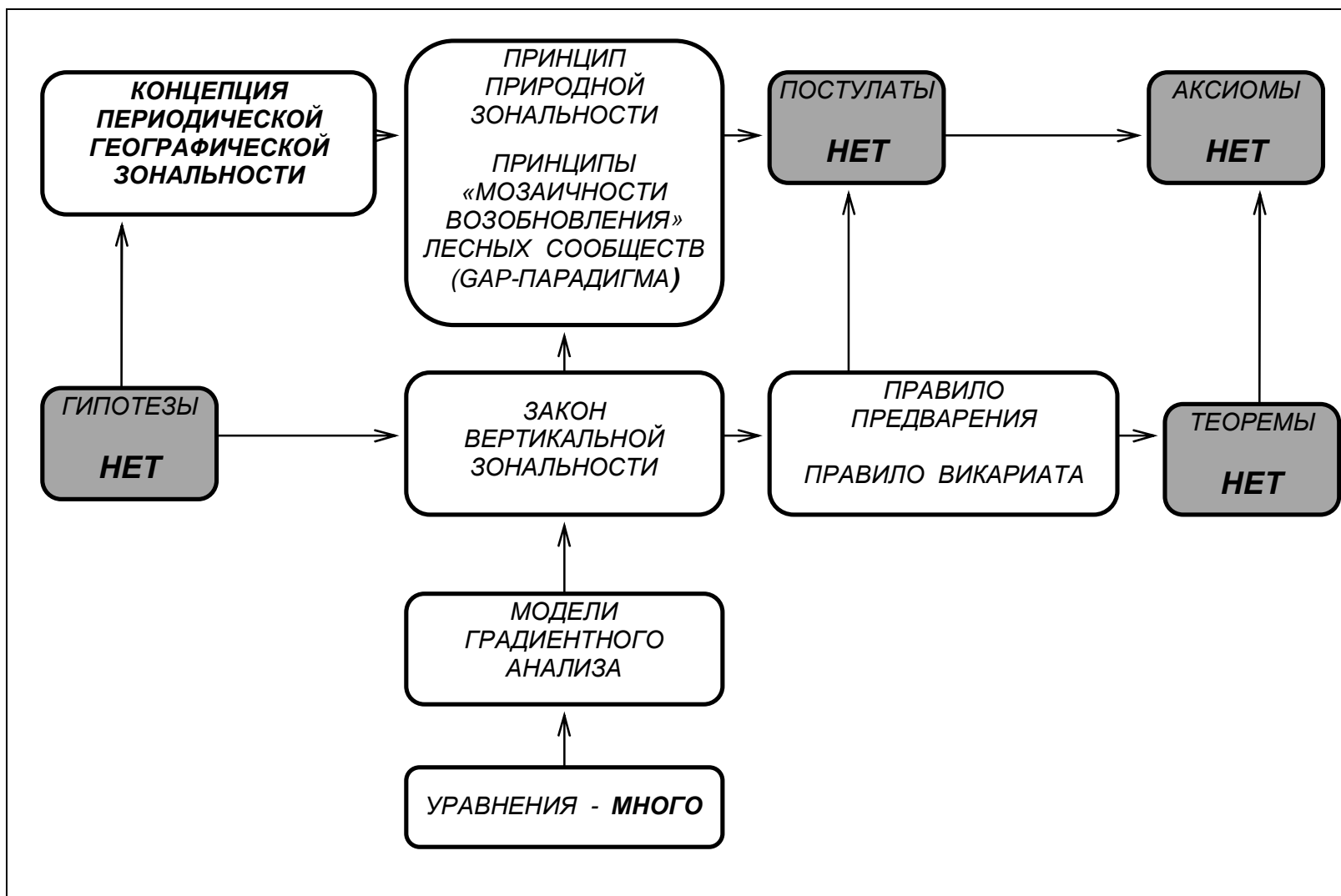


Рис. 13. Структура сообществ (частные, пространственные закономерности)

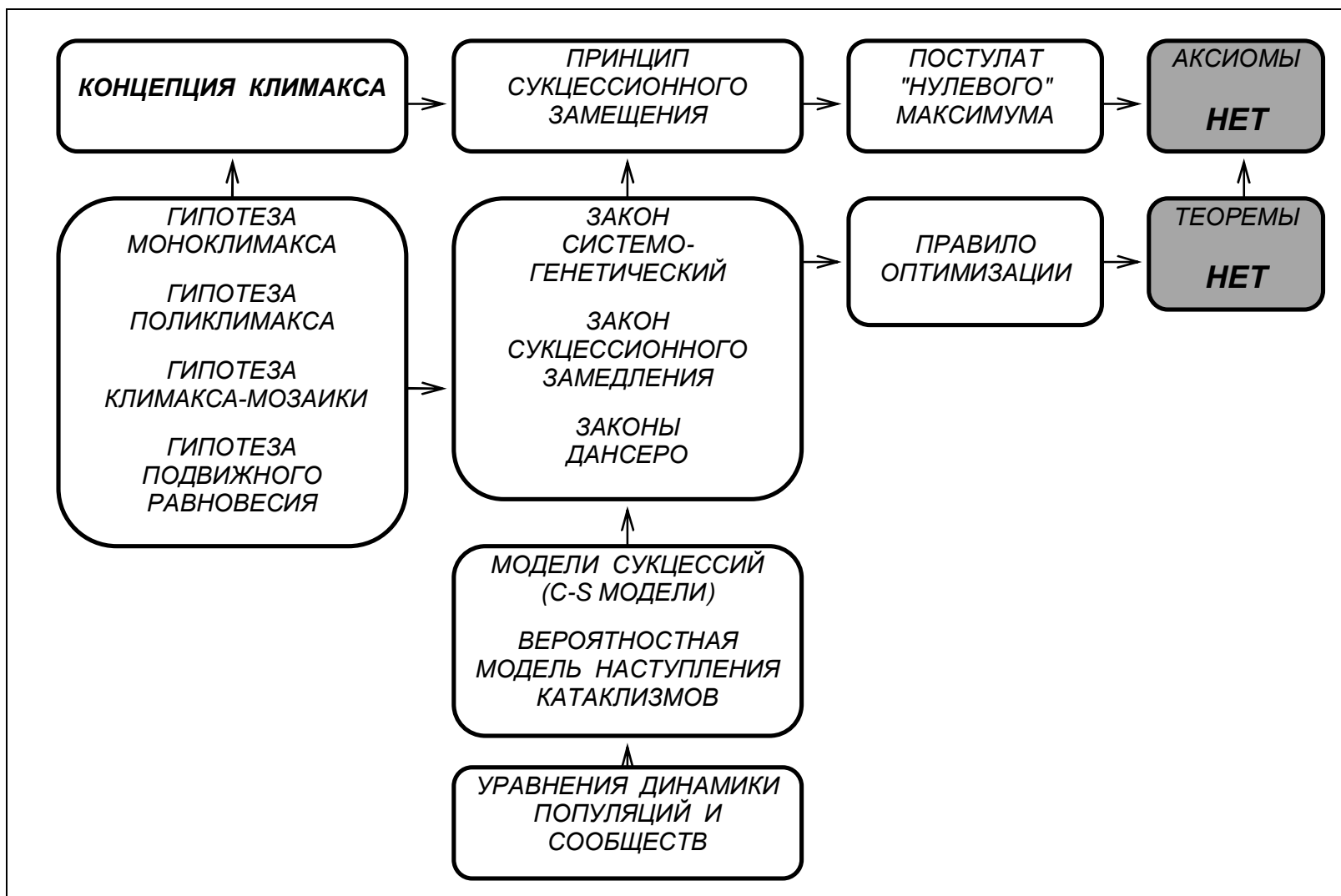


Рис. 14. Динамика сообществ (сукцессии, климакс)

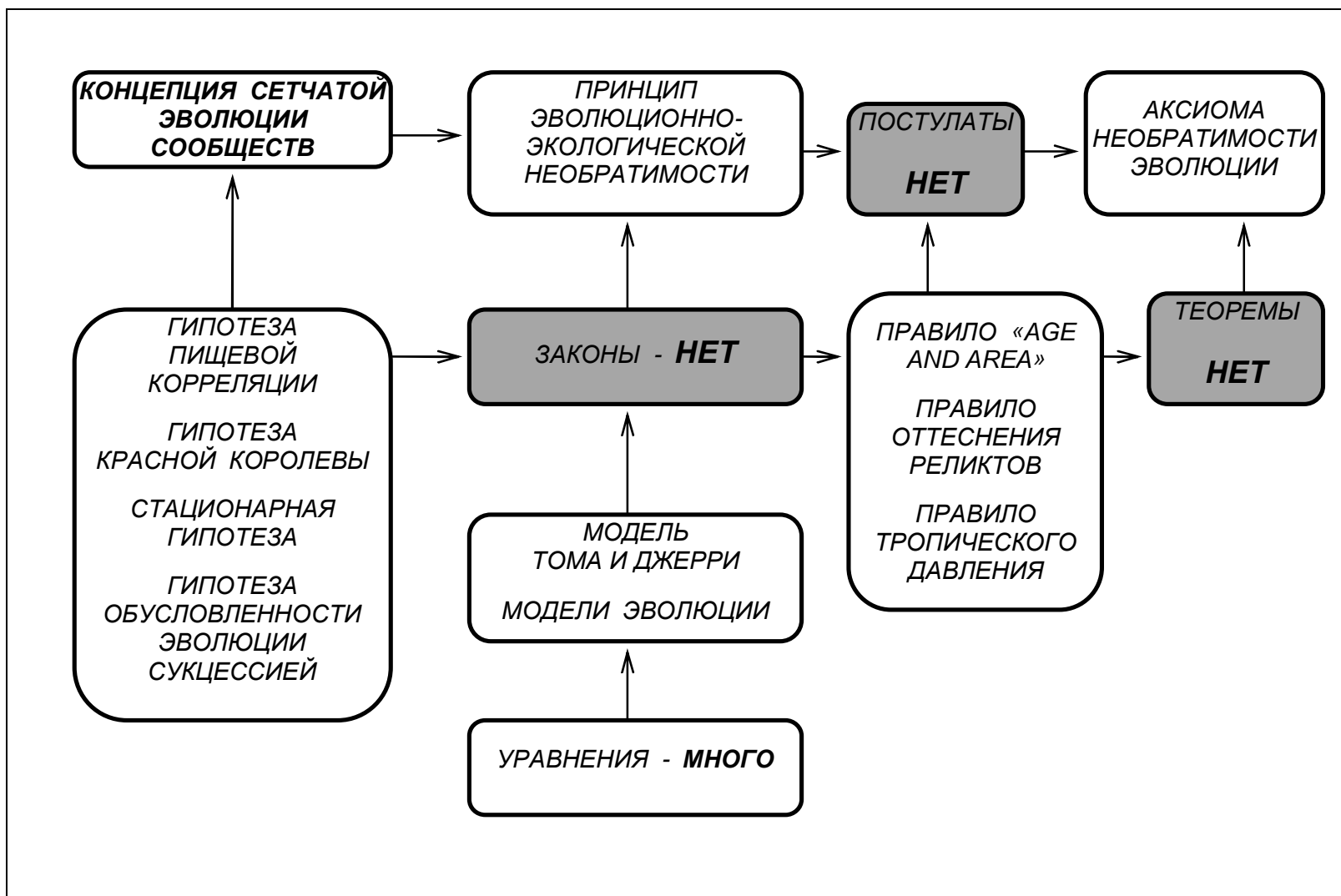


Рис. 15. Динамика сообществ (эволюция)

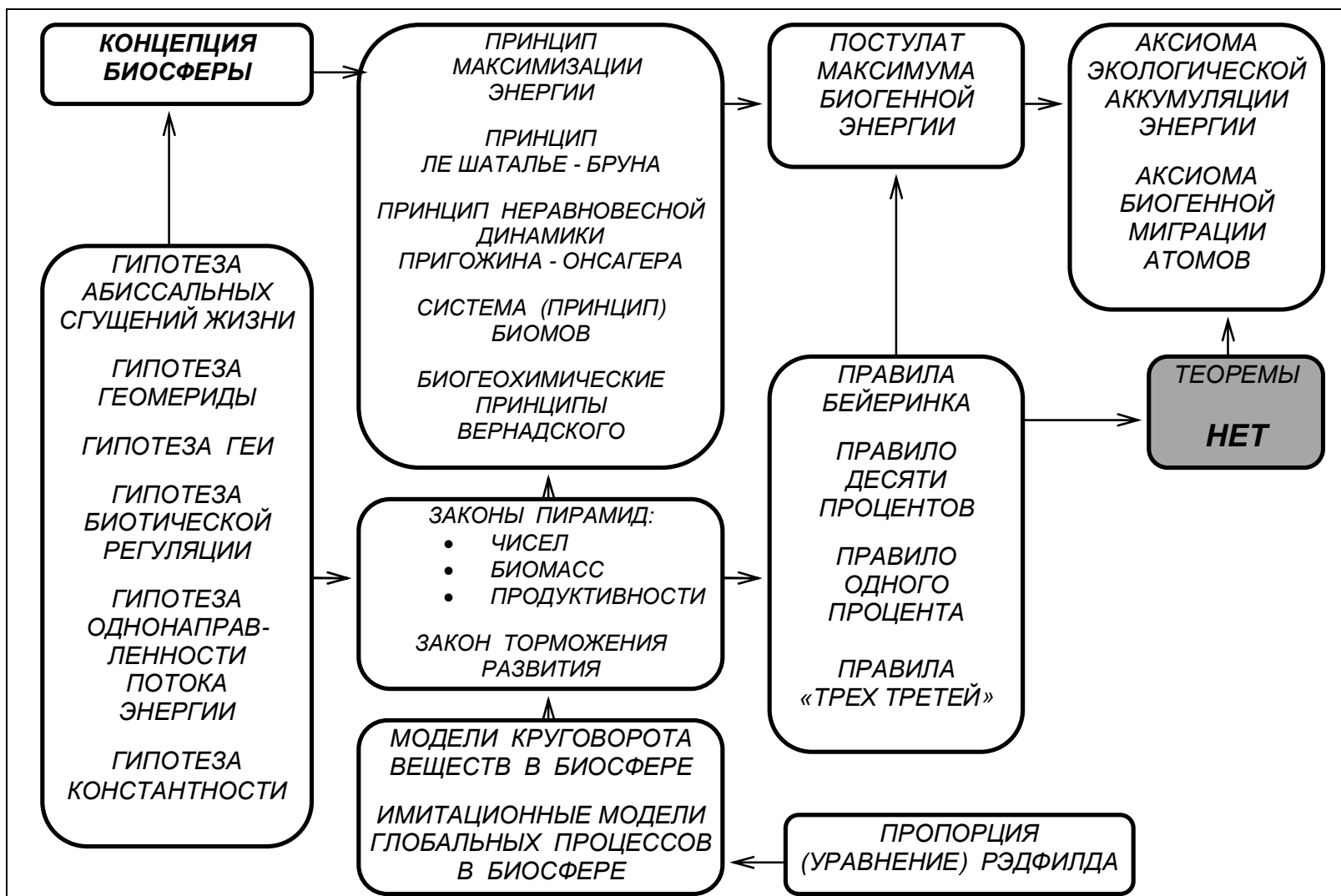


Рис. 16. Экология биосферы (энергетика, продуктивность)

4. СИСТЕМА КОНЦЕПЦИЙ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ

Любая теория развивается из потребностей практики (понимаемой, естественно, в широком, а не утилитарном смысле). Экология не является в этом отношении исключением. Правда, и сегодня к проблемам построения теоретической экологии можно отнести слова двадцатипятилетней 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 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" (Геодакян, 1972, с. 115).

В отдельных "подразделениях" экологии (в частности, фитоценологии) теоретические разработки стали более привычными и даже оформились в целый ряд монографических работ (например, Василевич, 1983; Миркин, 1985) и серии дискуссионных статей (Норин, 1987). 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" (1975) каждую главу старался назвать, используя понятие «концепция»; Р.Уиттекер (1980) широко оперирует понятиями «принцип», «концепция», «закон», «правило»; В.Д.Федоров и Т.Г.Гильманов (1980) - «модель», «уравнение», «закон», «принцип».

В 1990 г. вышли в свет два "Словаря" (Дедю, 1990; Реймерс, 1990), 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" (Дедю, 1990, 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.

* По-видимому, прав Н.Ф.Реймерс (1990, с. 17), указывая что "экологическая аксиоматика" все же "...фигуральное выражение, т.к. это не аксиомы, не требующие доказательств, а теоремы, которые могут быть доказаны исходя из современных научных данных".

4.1. НЕКОТОРЫЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Прежде чем "наводить порядок" в теоретико-терминологической путанице, примем вслед за "Большой Советской Энциклопедией" (3-е изд.) ряд определений 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". Естественно, что 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 связь. Различают законы *функционирования* (связь в пространстве, структура системы) и *развития* (связь во времени), *динамические* (детерминированные) и *статистические*. 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 (1990) 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 "принимаемое" без доказательства, но с обоснованием, которое служит в пользу его "принятия". Постулат, принимаемый как истина - аксиома, в противном случае требуется его доказуемость в дальнейшем. А.А.Любищев (1990) считает "постулат" как нечто промежуточное между "аксиомой" и "теоремой", а различие между "постулатами" и "законами" он видит в неоспоримом эмпирическом происхождении законов и скрытом эмпиризме постулатов.

ПРАВИЛО - предложение, выражающее при определенных условиях разрешение или требование совершить (или воздержаться от совершения) некоторого действия; классическим примером 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 представляет внутренне дифференцированную, но целостную систему 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 (1979), теория - это логическое построение, которое позволяет описать явление существенно короче, чем это удается при непосредственном наблюдении.

УРАВНЕНИЕ - аналитическая запись задачи о разыскании значений аргументов, при которых значение 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 (1934, 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. 4 показано "соподчинение" основных понятий, которые призваны описать "ядро теории" (Кузнецов, 1967; Розенберг, 1990) или "центральное понятийное звено" (Реймерс, 1990, с. 8). 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).

4.2. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ПОНЯТИЙ

В табл. 6 приведено распределение встречаемости тех или иных терминов в различных толковых словарях, так или иначе относящихся к экологической проблематике.

Прежде всего следует отметить "бум законотворческой деятельности" в работах 1990 г. Для сравнения, в словаре Б.А.Быкова (1988) 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 (1988) и И.И.Дедю (1990), то в последнем он увеличился почти в десять раз, а в абсолютном значении - в сорок. Что это - действительный рост теоретического знания в экологии? Представляется, что это, скорее, установка автора: "...мы обязаны ликвидировать отставание от наших соседей-физиков, аксиоматика которых столь стройна и изящна. Другой альтернативы у нас просто нет" (Дедю, 1990, с. 6). По-видимому, именно это заставило и Н.Ф.Реймерса, и И.И.Дедю повысить "истинность" и "важность" ряда понятий и "перевести" их в более престижный ранг. Например, Н.Ф.Реймерс (1990) не обсуждает ни одной гипотезы и ни одной концепции экологии (и природопользования), а у И.И.Дедю - 13 концепций и лишь 3 гипотезы (гипотезы равновесия

Петерсона и две исключают 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 лишь 22 общих в этих списках (т.е. сходство по-Сьеренсену - 20%). Среди "правил" общих только 8 (сходство также 20%); аналогичная картина наблюдается и по всему списку "центрального понятийного звена".

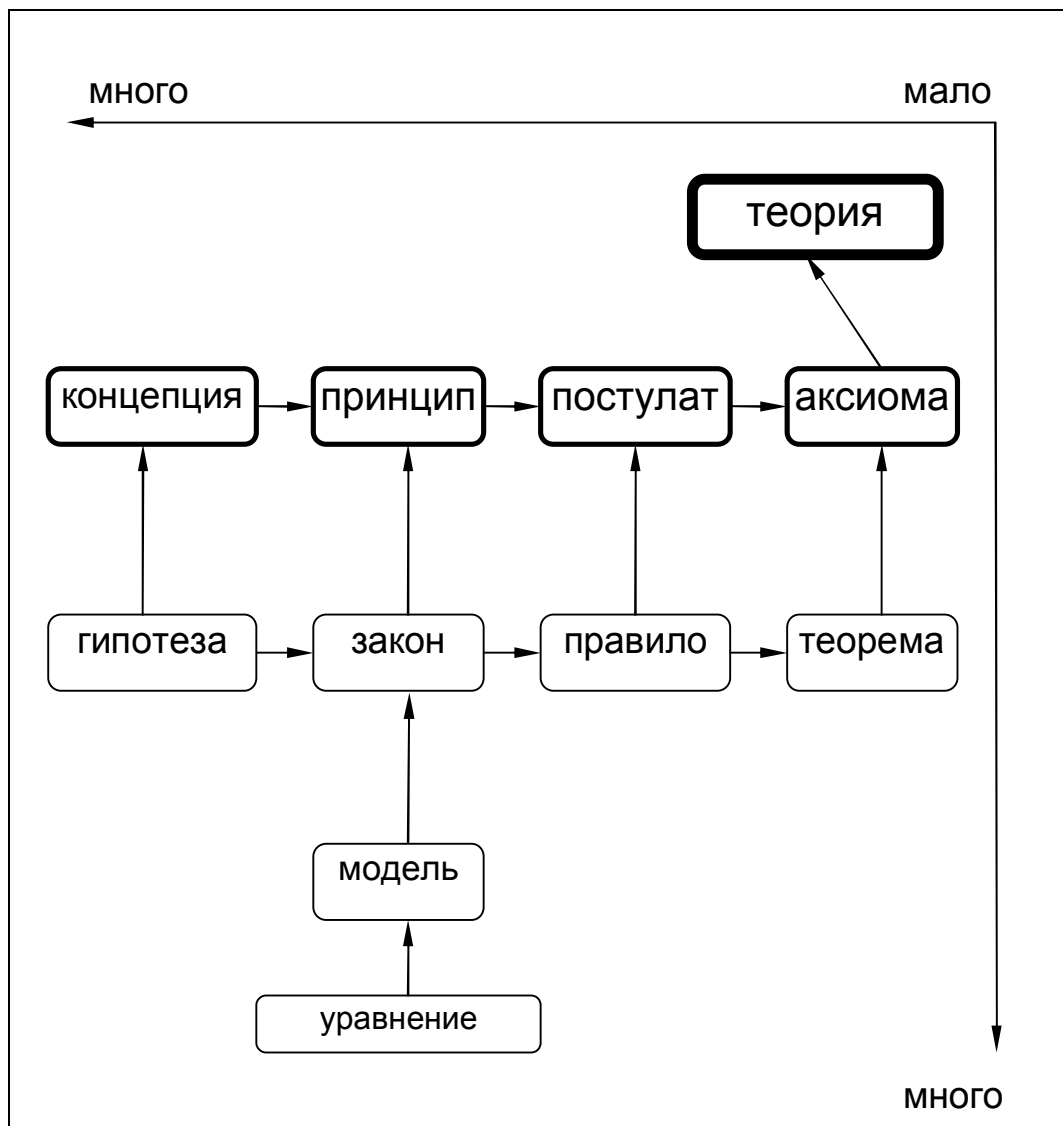


Рис.4. Схема "соподчинения" основных теоретических терминов (пояснения в тексте)

Таблица 6

Распределение основных «теоретических» терминов

Термины	“Словари” по экологическим вопросам			
	Быков, 1988	Миркин и др., 1989	Реймерс, 1990	Дедю, 1990
Общее количество	1500	1000	5000	8000
Аксиомы	-	-	2	2
Гипотезы	-	1	-	3
Законы	4	-	67	72
Концепции	-	2	-	13
Модели	-	8	1	4
Постулаты	-	-	-	1
Правила	-	1	29	53
Принципы	1	4	26	46
Теоремы	-	-	1	8
Теории	-	-	1	17
Уравнения	1	-	2	19
Всего	6	16	129	238

Естественно, что при таком разночтении наблюдается и несовпадение названий ряда понятий: принцип связи биотоп–биоценоз (Реймерс, 1990) и закон единства организм–среда (Дедю, 1990), закон максимизации энергии Одума (Реймерс, 1990) и правило Одума–Пинкертона (Дедю, 1990), правило замещения экологических условий Алехина (Реймерс, 1990) и закон компенсации факторов (Дедю, 1990), принцип исключения Гаузе (Быков, 1988; Миркин и др., 1989; Дедю, 1990; Реймерс, 1990) и теорема Гаузе (Реймерс, 1990), правило Гаузе, закон Гаузе (Дедю, 1990). С другой стороны, Б.М.Миркин с соавторами (1989) называет четыре модели сукцессии, а И.И.Дедю (1990) обсуждает лишь две (ингибирования и толерантности), по неизвестной причине не рассматривая модели стимуляции и нейтральности. Такого рода примеры можно приводить долго.

Итак, в рассматриваемых работах 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 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 в рамках схемы на рис. 4.

4.3. СТРУКТУРА "ЯДРА ТЕОРИИ" (СИСТЕМА КОНЦЕПЦИЙ)

На рис. 5-16 показано соподчинение основных элементов, которые могут быть положены в фундамент "теоретической экологии" и которые объединены в 12 основных концепций современной экологии (Розенберг, 1992).

Естественно, что представленные 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".

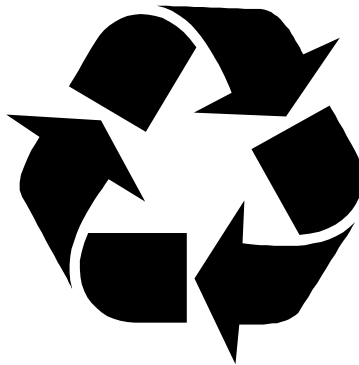
Несколько лучше обстоит дело с "законами", хотя и здесь доля строгих, математически формализованных положений чрезвычайно мала. Бульшая часть законов носит "пожелательный" характер и вполне соответствует представлениям У.Р.Эшби (1960, с. 60) о том, что "...бывают теории различного типа. На одном конце 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". Такого рода примером может служить "закон вертикальной зональности" (см. рис. 10). То, что это - закон, следует из определения: смена зон растительности вдоль комплексного градиента высоты над уровнем моря представляет собой необходимое, существенное, устойчивое и повторяющееся отношение между явлениями. Но закон этот статистический и не имеет единой, строгой математической записи: следовательно, не обладает достаточной количественной точностью. С другой стороны, известны эффекты инверсии вертикальных поясов, когда происходит отклонение от закономерности, связанное, например, с микроклиматическими факторами (спускание "языков" высокогорной растительности по узким горным долинам в силу скапливания там холодного воздуха и т.д.). В этом случае также "страдает" общность и верность данного закона.

Нетрудно заметить, что в схемах на рис. 5-16 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 и "принципы" и даже "теории". Действительно, "гипотеза экологического дублирования" (см. рис. 9), которая у И.И.Дедю (1990, с. 248) значится 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 (выделено нами)*, заменяется функционально близким...". Данный эффект не является устойчиво повторяющимся и необходимым. Скорее, это предпосылка (гипотеза) для "правила обязательности заполнения экологических ниш" (рис. 9), причем в растительных сообществах при "разрыве ткани взаимоотношений" (Миркин, 1985) замена видов будет идти с учетом их типа экологическо-ценотических стратегий: от рудералов к пациентам и виолентам (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 экологической, "теоретической" терминологии сохранило лишь одну треть "законов", половину "принципов" и две трети "правил" из тех, что рассматривались в словарях Н.Ф.Реймерса и И.И.Дедю. С другой стороны, предложенные схемы (система концепций) - своего рода, гомологические ряды - 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" (Kothari, 1975, p. 5). "...Столкновение теорий - не бедствие, а благо, ибо открывает новые перспективы" (Whitehead, 1967, p. 186).



5. КОММЕНТАРИЙ ОСНОВНЫХ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ КОНСТРУКЦИЙ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ

5.1. ФАКТОРИАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Вся история становления экологии (см. гл. 1) свидетельствует о важности и постоянном интересе исследователей к оценке воздействия среды на биоценоотические компоненты экосистем. Следует заметить, что полная 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 в рамках факториальной экологии дадим 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 лежат *летальные значения фактора*).

Совокупность абиотических факторов условно подразделяют на *косвенные* (более или менее *внешние* по отношению к экосистеме, иногда называемых *энтопий*; например, географическая широта и удаленность от океана, местоположение экосистемы в рельефе, характеристики геологических пород, уровня грунтовых вод и пр.) и *прямые* (*внутренние*, или *экотоп* - 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 биоценоотических факторов может служить влияние деревьев-доминантов 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*; в отношении водных экосистем, сообществ микроорганизмов, растений - работы С.С.Шварца, К.М.Хайлова, А.Фредриксона, Н.С.Абросова и др., для наземных экосистем и растительных сообществ - исследования Г.Молиша, Г.Грюммера, Э.Райса, Дж.Харборна, А.М.Гродзинского, Н.М.Матвеева и др. (в этом случае используется даже специальный термин - *аллелопатия*; см. подразд. 3.4.5).

По данным В.Д.Федорова и Л.Кафар-Заде (1978), примером регулирующего действия на численности популяций фитопланктона может служить физиологическая активность фильтратов ряда видов черноморских водорослей (*Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*, *Lyngbua limnetica*, *Coscinodiscus granii*, *Melosira moniliformis* и др.). Так, численность вида *Exuviaella cordata* (с исходной численностью 6,2 тыс.кл./л) изменяется под воздействием *M. moniliformis* следующим образом:

$$Y_{E.c.} = 57,0 + 6,3 * B_{M.m} - 10,7 * A_{M.m} * B_{M.m} ,$$

где **A** - фильтрат активно растущей водоросли *M. moniliformis*, а **B** - фильтрат культуры, рост которой закончился. Отсюда делается вывод о положительном эффекте влияния Б-фильтрата *M. moniliformis* на численность *Exuviaella cordata* (положительный коэффициент регрессии) и ингибирование ее роста смесью А- и Б-фильтратов *M. moniliformis* (отрицательный коэффициент регрессии). Отчетливое отрицательное влияние А-фильтратов *Lyngbua limnetica* и *Coscinodiscus granii* на рост численности *Merismopedia tenuissima* явствует из следующего уравнения:

$$Y_{M.t.} = 15,2 - 2,2 * A_{L.l.} - 4,7 * A_{L.l.} * A_{C.g.} .$$

Классическим примером аллелопатии в растительных сообществах может служить сукцессия специфического типа растительности - калифорнийского чапарраля (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 (Вальтер, 1974, с. 114) чапарраль выгорает, пожар разрушает терпены и весь участок вновь "захватывается" луговой растительностью. Однако с появлением кустарников "пролысины" восстанавливаются. Комментируя это явление, Т.А.Работнов (1983, 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 несопряженные с ним, занесенные в Калифорнию из Западной Европы однолетние растения..." К этому 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 - наиболее распространенный вариант

ведущих факторов. Примерами комплексных градиентов являются высота над уровнем моря (сопряженное 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; Наумова, 1996, с. 47).

Интересную модель комплексного градиента конкуренции для растений предложил Д.Тильман (Tilman, 1982, 1988; Наумова, 1996, с. 51-52; Миркин, Наумова, 1998, с. 131). 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 (см. схему).

А	В	С
Конкуренция за ресурсы почвы	Конкуренция за свет и ресурсы почвы	Конкуренция за свет
Бедные почвы		Богатые почвы
Высокая освещенность		Низкая освещенность

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 (1983, 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..."

КОНЦЕПЦИЯ СОВОКУПНОГО ДЕЙСТВИЯ ПРИРОДНЫХ ФАКТОРОВ связана, в первую очередь, с именами Э.Митчерлиха (E.Mitscherlich; работы 1909-1928 гг.) и Б.Бауле (B.Baule; работа 1918 г.; Кирсанов, 1930; Реймерс, 1990). 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" (Кирсанов, 1930, с. 20) и что 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. 7).

Таблица 7

**Коэффициент действия некоторых факторов
(Реймерс, 1990, с. 159)**

Фактор	Коэффициент действия (k)
Солнечная радиация	2,0 на ед.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 ₂ O ₅ на 1 га
Калий	0,4 на 1 ц K ₂ O на 1 га

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

$$y = A_n * \prod_{i=1}^n (1 - \exp[-c_i * x]) .$$

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 20-30-х годов об основных принципах воздействия факторов, в частности на растения (что "главнее" - закон Митчерлиха или закон Либиха), и указать на характер их подчинения.

В качестве примера сошлемся на данные З.А.Прохоровой и Е.Н.Саввиной (1970) по зависимости урожайности зерновых культур от содержания

подвижных элементов питания в почве, которые подробно комментирует В.И.Василевич (1983, с. 199). Он отмечает, что кривая регрессии какой-либо характеристики растительности на напряженность фактора воздействия будет иметь форму асимптотической кривой (т.е. соответствовать уравнению Митчерлиха-Бауле). З.А.Проخورова и Е.Н.Саввина показали, что имеется тесная корреляция урожая ячменя и пшеницы с содержанием фосфора в почве лишь при его концентрации до 8 мг/100 г почвы (фактически, коэффициент действия).

ГИПОТЕЗА КОМПЕНСАЦИИ (ЗАМЕЩЕНИЯ) ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ связана с именами геоботаников В.В.Алехина (1935) и Э.Рюбеля (Rübel, 1935): 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. Как показали исследования (Vogert, 1949), рептилии, искусно чередуя периоды пребывания в норах с выходами наружу, способны поддерживать свою внутреннюю температуру на достаточно постоянном и оптимальном уровне. Лабораторные исследования на ящерице *Tiliqua* показало, что она способна поддерживать температуру тела между 30 и 37°C, передвигаясь между участками, температура которых колебалась от 15 до 45°C (Hammel et al., 1967).

Ю.Одум (1975, с. 140) и И.И.Дедю (1990, с. 103) приводят 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 (1983) в серии экспериментов показал, что локальное внесение удобрений в известной степени компенсирует недостаток влаги, позволяя сельскохозяйственным растениям достигать сходных физиологических показателей. Также показано (см. Одум, 1975, с. 140), 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 (1949) - полное отсутствие в среде *фундаментальных экологических факторов* (физиологически необходимых; например, 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.

Самым хорошим примером может служить человек: по данным "Книги рекордов Гиннеса": без воздуха человек может прожить до 10 мин. (5 мин.) *, без воды - 15 суток (10), без пищи - до 100 дней (35; заметим, что свет не является для человека фундаментальным фактором; условный, но наглядный пример - Эдмон Дантес [впоследствии - граф Монте-Кристо], заключенный камеры N 34 в замке Иф, пробыл до своего побега без света ровно 14 лет).

ГИПОТЕЗА РАВНОВЕСИЯ К.Петерсона (Peterson, 1975) - популяция каждого вида водорослей в своем развитии ограничивается одним биогеном или специфической комбинацией из нескольких биогенов (эта гипотеза может быть включена и в разд. 5.6 "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 (Дедю, 1990) - закон, являющийся расширением и объединением **ЗАКОНА МИНИМУМА** Ю.Либиха (J.Liebig, 1840 г.) и **ЗАКОНА ТОЛЕРАНТНОСТИ** В.Шелфорда (V.Shelford, 1913 г.), согласно которым 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 (в первую очередь это касается фундаментальных экологических факторов) **.

Как справедливо отмечает А.М.Гиляров (1990, с. 55): "...ограничение пространства (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 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 (Пианка, 1981) или исчерпание запасов бора в почве в результате возделывания одной и той же культуры в течение длительного времени (Даждо, 1975).

Интересный пример действия закона толерантности Шелфорда (много "хорошо" - тоже "не хорошо") приводит Ю.Одум (1975, 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

* В скобках - данные М.М.Камшилова (1970, с. 49).

** В формулировке самого Ю.Либиха закон минимума относится только к незаменимым (фундаментальным) экологическим факторам (еще точнее, к элементам питания). В дальнейшем этот закон стал применяться к любым экологическим факторам.

увеличилась численность фитопланктона и, самое главное, произошла его структурная перестройка (динофлагелляты 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.

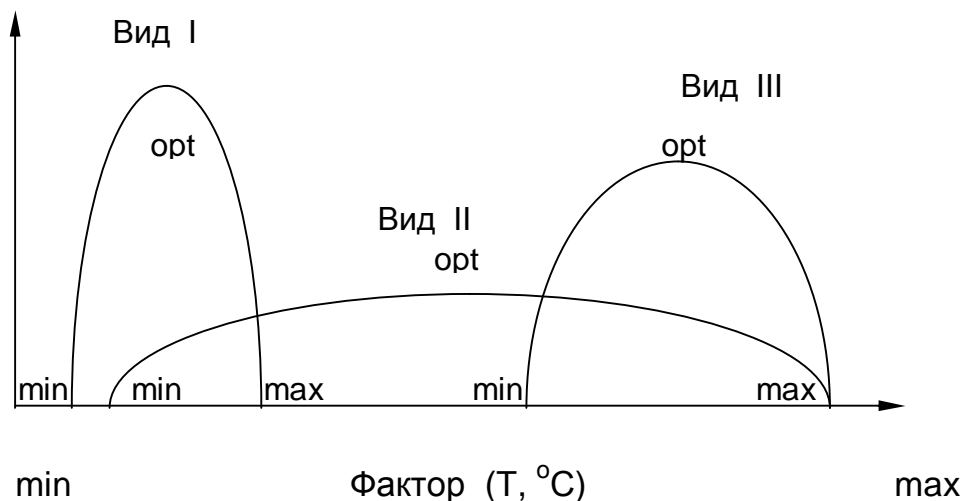
А.Л.Яншин и В.С.Чесноков (1997) указывают, что от концентрации CO_2 зависит потребление растениями азота и прирост их биомассы: при нормальной концентрации CO_2 недостаток азота ограничивает рост всех растений (за исключением бобовых), при удвоении концентрации CO_2 азот почти не лимитирует рост биомассы растений.

Еще один пример "не использования" закона минимума Либиха рассмотрим ниже. Одному из авторов настоящего пособия пришлось принимать участие в экспертизе одного из "проектов века" - канала Волга - Чограй. Вкратце 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 не задались вопросом: *а какой фактор будет лимитирующим в дальнейшем?* 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 (Одум, 1975, 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 не оптимальны для вида, то может сузиться 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 экологической ниши (см. разд. 5.5);
- 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). Так (см. схему) если в качестве фактора взять, например, температуру, то вид I - стенотермный и олиготермный, вид II - эвритермный, вид III - стенотермный и политермный:



ЗАКОН КРИТИЧЕСКИХ ВЕЛИЧИН ФАКТОРА - если 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.

Один из вариантов формализации этого закона предложили Д.О.Логофет и Ю.М.Свиричев (1985) при описании динамики изолированной популяции при воздействии случайных флуктуаций среды, что позволило оценить вероятность снижения численности ниже заданного уровня в зависимости от емкости среды для данного вида. При описании динамики численности популяции N логистическим уравнением роста, вероятность падения численности популяции ниже некоторого граничного значения $N_{кр}$ за конечное время t оценивается по формуле

$$P \cong 1 - 2 \cdot \Phi_0 \left(\frac{1 - N_{кр} / N_0}{\sigma \cdot K \cdot t} \right),$$

где Φ_0 - стандартный интеграл вероятности, K - "емкость среды" логистического уравнения роста, σ - коэффициент, отражающий интенсивность случайных флуктуаций, оказывающих влияние на скорость естественного прироста популяции, N_0 - начальное значение численности популяции в момент времени $t = 0$.

МОДЕЛЬ ЛУНДЕГАРДА-ПОЛЕТАЕВА (L-модель; Полетаев, 1966; Гильдерман и др., 1970; Абросов, Боголюбов, 1988; Дедю, 1990) - один из вариантов формализации закона минимума Либиха, математическая модель вольтерровского типа, описывающая рост численности (биомассы) популяции с учетом лимитирующего воздействия одного из комплекса учитываемых факторов воздействия.

ВЕРОЯТНОСТНАЯ МОДЕЛЬ БУЛЯ - неравенство Буля (Флейшман, 1980, с. 27; Розенберг, 1984, с. 232), которое интерпретируется как вероятностное описание закона Либиха. При наличии конечного набора ресурсов или факторов воздействия $X = \{ X_i, i = 1, n \}$ сложную систему **A** (популяция) и ее стратегическую цель **A** (например, выживание) можно рассматривать как наборы соответствующих зависимостей **A_i** популяции от отдельных параметров среды X_i . Тогда, ослабляя нижнюю оценку неравенства Буля, имеем:

$$1 - n \cdot \max_{X_i} [1 - P(\underline{A}_i)] < P(\underline{A}) < \min_{X_i} P(\underline{A}_i) ,$$

где $P(\underline{A})$ - вероятность выживания (совместного осуществления событий A_i , $i = 1, n$); $P(\underline{A}_i)$ - вероятность осуществления события A_i . Это неравенство позволяет оценить вероятность пересечения зависимых событий, не вдаваясь в сложную природу их зависимости. Таким образом, вероятность достижения цели **A** определяется "эффективностью" самого "слабого" воздействия. Именно в этом смысле построенное общесистемное соотношение экологически интерпретируется как закон минимума Либиха.

ПОСТУЛАТ ВОЗДЕЙСТВИЯ ФАКТОРОВ Тишлера - состав и размер ареала вида или местообитания популяции обусловлены их биологическими особенностями; в свою очередь, эти особенности могут индцировать 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 (Дедю, 1990, с. 248). Классическим примером, отмеченным еще Ч.Дарвиным (цит. по: Гиляров, 1990), 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 сформулирован В.Тишлером (W.Tischler) в 1955 г.

Волнение воды в море особенно ощутимо в приливно-отливной зоне (волны, разбиваясь о берег, оказывают давление до 3 кг/см^2). Скалистые берега, на которые обрушивается прибой, населены только видами, плотно удерживающимися на скалах (Дажо, 1975, с. 145) - *Balanus* и *Chthamalus* (усоногие раки), *Patella* и *Haliotis* (брюхоногие).

Г.В.Никольский (1963) по выносливости рыб к содержанию кислорода в воде выделяет четыре группы:

- виды с высокой потребностью в кислороде - $7 \text{ см}^3/\text{л}$ и выше (форель, гольян, подкаменщик);
- виды, удовлетворяющиеся содержанием $5-7 \text{ см}^3/\text{л}$ (хариус, обыкновенный пескарь, голавль, налим);
- нетребовательные виды, среднее содержание кислорода - $4 \text{ см}^3/\text{л}$ (плотва, ерш);
- виды, способные жить в воде с содержанием кислорода даже $0,5 \text{ см}^3/\text{л}$ (карп, линь).

Очень много примеров фитоиндикации и достаточно тесной связи некоторых видов растений с отдельными факторами среды приводит В.И.Артамонов в книге "Зеленые оракулы" (1989). Так, растительные сообщества с трагакантовыми астрагалами (*Astragalus microcephalus*, *A.aureus*, *A.strictifolius*) чаще встречаются на территориях с аномальным содержанием бора и селена, чем за их пределами; 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 м² поверхности, покрывающей рудные тела, произрастает до 250 экземпляров этого растения). В штате Монтана (США) по распространению специфического растения мелколепестника овальнолистного (*Erigeron ovalifolium*) были открыты запасы серебряной руды; в горах Сьерра-Невада (Калифорния, США) с никельсодержащих земель с помощью гречихи "собирают" до 11 т никеля с гектара.

ПРАВИЛО НЕОДНОЗНАЧНОГО ДЕЙСТВИЯ, 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.

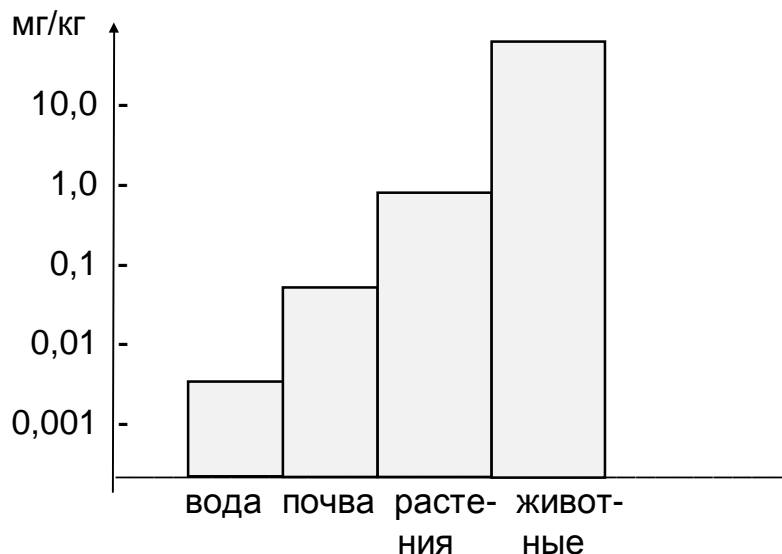
ПРАВИЛО СТИМУЛИРУЮЩЕГО ДЕЙСТВИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ОРГАНИЗМЫ Шелфорда–Парка (Дедю, 1990) - на организмы, обитающие в умеренных широтах, как правило, стимулирующее действие оказывают изменение температуры среды. Правило было предложено В.Шелфордом (Shelford, 1929) и Т.Парком (Park, 1930), которые ставшими хрестоматийными опытами показали, что в условиях переменной температуры быстрее развиваются личинки и куколки яблоневой плодожорки (на 7-8%), яйца (на 38%) и нимфы кузнечика (на 12%; Одум, 1986, т. 1, с. 269).

ПРАВИЛО БИОЛОГИЧЕСКОГО УСИЛЕНИЯ (Дедю, 1990) - накопление живыми организмами ряда химических неразрушающихся веществ (пестициды, радионуклиды 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 10-кратное увеличение концентрации токсических веществ (коэффициент аккумуляции **К**). Это правило является частным случаем (по отношению к токсикантам) более общего правила 10% (см. разд. 5.12). Классическим стал пример биоаккумуляции ДДТ в цепях питания в экосистеме оз.Мичиган (см. Яблоков, 1990, с. 29):

содержание ДДТ в воде (a_0)	0,014 мг/л ,	
в фитопланктоне (a_1)	?	$K(a_1 / a_0) = ?$,
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 рыбадных 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 $K(a_2/a_1)$ будет равняться 35 и тогда средний коэффициент аккумуляции для экосистемы будет $K(ср) = 16$.

В качестве примера (см. схему) приведем данные по содержанию хлорорганических пестицидов в различных объектах наземной экосистемы (цит. по: Яблоков, 1990, с. 28), очень хорошо соответствующие этому правилу.



Вполне удовлетворительно иллюстрируют это правило (см. табл. 8) и данные по содержанию продуктов ядерного деления в гидробионтах Сусканского и Черемшанского заливов Куйбышевского водохранилища в зоне влияния НИИАР (г.Димитровград, Ульяновская область). *

Таблица 8

Содержание продуктов ядерного деления в объектах гидробиоценозов Куйбышевского водохранилища

Объект	Расп/мин/100 г сух.массы (среднее)	Примечание
Геологическая среда (грунт, a_0)	47	
Моллюски двустворчатые (a_1)	2750 $K(a_1 / a_0) = 58$	Фильтраторы
Рак (a_2)	415 $K(a_2 / a_0) = 9$	
Щука (a_3)	989 $K(a_3 / a_2) = 2,4$	Хищник-II
Судак (a_4)	1111 $K(a_4 / a_2) = 2,7$	Хищник-II

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

* Данные получены сотрудниками ИЭВБ РАН в ходе исследований в 1993 г. (науч. рук. - Ю.М.Крылов и В.И.Попченко).

5.2. ДЕМЭКОЛОГИЯ. ДИНАМИКА

Разделение экологии на аут-, дем- и синэкологию (экологию особей, популяций и сообществ; Федоров, 1977; Бигон и др., 1989) сегодня стало общепринятым. И если вопросы аутэкологии чаще всего "переадресовываются" блоку физиологических наук, то дем- и синэкология - это и есть, собственно, экология. И популяционный, и экосистемный подходы в экологии имеют достаточно развитые аппараты методов исследований и свои теоретические построения.

Можно считать, что теоретические популяционные исследования ведут свою историю с работ Леонардо из Пизы - Фибоначчи (Leonardo Pisano - Fibonacci; 1202 г.), но лишь вторая четверть XX века справедливо может быть названа "золотым веком теоретической экологии" в рамках популяционного подхода (The Golden Age., 1978; Гиляров, 1998). Имеется ряд обзорных работ, наиболее полно описывающих и становление, и теоретические основы популяционной экологии (например, Harper, 1977; Kingsland, 1985; Гиляров, 1990).

Популяция (позднелат. populatio, 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** - совокупность особей одного вида на определенной экологически однородной территории. А.М.Гиляров (1990, 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. Близким к этому является понятие **ценопопуляция** (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 используется понятие **микрпопуляция**, "...под которым понимаются временные поселения животных, являющиеся элементом структуры популяции" (Шварц, 1969, с.15).

Попытки объединить в одном определении «популяции» различные стороны этого весьма широкого и удобного понятия (аналогично понятию «экология»; см. Введение) предпринимались неоднократно (популяция элементарная, экологическая, географическая, агроценологическая, замкнутая; см. обзоры: Дедю, 1990; Симак, 1995). Эти определения «популяции» 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 не имеет смысла пытаться дать какое-то исчерпывающее определение достаточно богатому по содержанию понятию (точное определение ограничивает рамки его применимости, а это может оказаться вредным). В этом случае можно использовать

ряд фрагментарных определений (Федоров, 1977), касающихся лишь некоторых отдельных сторон того или иного понятия. Именно таковым является следующее определение (см., например, Симак, 1995, с. 65).

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 черт (или 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) и значительной долей изоляции от других популяций;
- адаптивное реагирование на внешние воздействия как целого;
- наличие специфического экологического гиперпространства (экологической ниши).

Еще одно определение «популяции» было дано С.С.Шварцем (1969, с. 18):

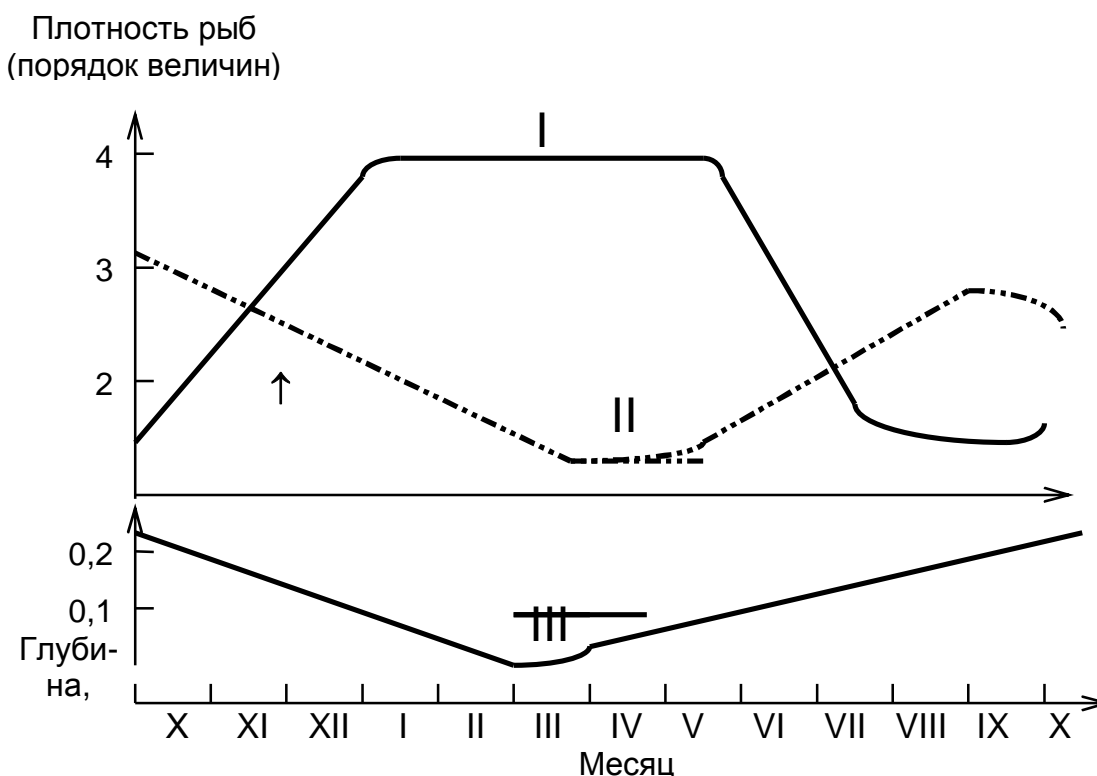
Популяция - биологическое единство, генетическое и экологическое проявление которого взаимообусловлены. Взаимосвязь экологического и генетического в популяции - это тот фон, на котором разворачиваются элементарные эволюционные явления.

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 (см. разд. 2.4). Среди последних Ю.Одум (1986) выделяет *плотность популяции* (среднюю и экологическую), *рождаемость* (максимальную и реализованную), *смертность* (минимальную и реализованную) и *возрастной состав популяции* (пререпродуктивную, репродуктивную и пострепродуктивную возрастные группы). Среди основных популяционных характеристик называют также *виталитет* (Злобин, 1980, 1989), *половую структуру популяции*, *устойчивость*, *относительную стабильность* (Уиттекер, 1980), *живучесть* (Флейшман, 1971, 1982; Крапивин, 1978), *минимальную жизнеспособную популяцию* (Жизнеспособность популяций..., 1989).

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). Классическим примером различия средней и экологической плотности являются представленные на схеме данные М.Коля (Kahl,

1964) по плотности рыб (кормовая база лесного аиста) в Национальном парке Эверглейдс во Флориде (США; цит. по: Одум, 1975, с. 214).



С падением уровня воды (III) в течение зимнего сухого сезона средняя плотность (II) мелких рыб снижается, а экологическая (I) - увеличивается, так как по мере сокращения зеркала воды увеличивается число рыб, приходящихся на единицу поверхности водоема. Стрелкой отмечено время кладки яиц аиста (следовательно, появление птенцов совпадет с пиком экологической плотности рыб, что облегчит их лов и кормление птенцов).

Во время экспедиций в Туркмению один из авторов пособия наблюдал следующую картину, интерпретируемую как различие средней и экологической плотности: осенью, когда начинают спускать воду в арыках, орошающих хлопковые поля, обитающие в них 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) 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 от обычных причин, *минимальная смертность* (физиологическая) - смертность особей в идеальных условиях (без лимитирующих воздействий на популяцию); *экологи-*

ческая смертность (реализованная) - при фактических или специфических условиях среды. *Удельная смертность* - смертность, отнесенная к общему числу особей популяции в начальный момент времени.

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.Боденгеймер (Bodenheimer, 1938) выделил для животных три экологических возраста - пререпродуктивную (молодые особи), репродуктивную (зрелые) и пострепродуктивную (старые) возрастные группы (цит. по: Одум, 1975, с. 227). Для растений Т.А.Работнов и А.А.Уранов в 50-х годах определили четыре группы, взяв за основу разграничение жизненного цикла растений на четыре периода - латентный (период первичного покоя - семена, плоды, клубни, луковицы и пр.), виргинильный (молодые особи), генеративный (зрелые) и сенильный (старые). В быстрорастущих и внедряющихся популяциях (инвазионных) преобладают молодые особи, в стабильных (нормальных) - распределение по возрастным группам более равномерное, в популяциях с уменьшающейся численностью (регрессивных) больше старых особей (Работнов, 1983, 1992).

Виталитет (син. жизненность, от лат. *vitalis* - жизненный) - показатель жизненного состояния особи, обеспечивающий реализацию генетически обусловленной программы роста и развития. Ю.А.Злобин (1989) 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; см. разделы 3.1 и 3.2). Существует прямая связь виталитета и плотности популяции; например, особи мари белой (*Chenopodium album*) из ценопопуляций с низкой и высокой плотностью (Наумова, 1995) могут различаться по фитомассе в 20 тысяч раз (!), средние показатели высоты и сырого веса растений щирицы запрокинутой (*Amaranthus retroflexus*) при различных дозах минерального питания различались, соответственно, в 3 и 23 раза (Усманов, 1987, с. 30). На уровне ценопопуляций виталитет определяется соотношением особей разного типа: различают процветающие ценопопуляции (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 жизненности (например, для растений такая шкала предложена Ж.Браун-Бланке и И.Павийяром [J.Braun-Blanquet, I.Pavillard]; см.: Миркин и др., 1989, с. 208).

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* (см. ниже); *упругость*, или *устойчивость по Холлингу* (сохранение внутренних взаимосвязей популяции при возмущении ее состояния за счет изменения биомассы, возрастной структуры, динамики численности); *живучесть*, или *устойчивость по Флейшману* (см. ниже); *иерархическую ус-*

тойчивость по Свирежеву (сохранение структуры популяции за счет стабилизирующего действия всего сообщества или экосистемы).

Относительная стабильность - относительное постоянство численности популяции, связанное с "прохождением" особей через нее (скорости поступления и убыли особей в популяции одинаковы; Уиттекер, 1980, с. 20). Примером такой ситуации могут служить популяции красноглазого виреона (*Vireo olivaceus*) - основного вида мелких птиц листопадных лесов США (скорость уменьшения численности во всех возрастных группах примерно одинакова и составляет 50% в год) и дуба белого (*Quercus alba*) в дубово-гикориевом лесу (аналогичная скорость составляет 34% за 50 лет).

Живучесть - способность активно противостоять вредным воздействиям среды (Флейшман, 1971, 1982; Крапивин, 1978). В качестве примера можно рассматривать разные стратегии сопротивления стада жертв при нападении на них хищников. Н.Ф.Реймерс (1990) различает живучесть и устойчивость по способности популяции и экосистемы реагировать на воздействия факторов среды, соответственно, резко или пропорционально силе воздействия.

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" (Сулей, 1989, с. 10). Понятие «минимальной жизнеспособной популяции» предложил Р.Мак-Артур (R. MacArthur) в 1967 г., концепция минимального размера популяции рассматривается ниже (разд. 5.3). Здесь только отметим, что в 1989 г. у нас был переведен сборник работ "Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты", вышедший под редакцией М.Сулея (M. Soule), в котором подробно рассмотрены основные факторы обеспечения жизнеспособности популяций: динамика численности, генетическая изменчивость, влияние и непостоянство условий среды, катастрофы, пространственная структура популяций.

КОНЦЕПЦИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ (Свирежев, Логофет, 1978) - концепция, связанная со вторым началом термодинамики, согласно которой любая естественная система (а популяция является естественной системой) с проходящим через нее потоком энергии развивается в сторону устойчивого состояния при помощи саморегулирующих механизмов (Р.Уиттекер называет их *буферными*; Whittaker, 1975). 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 сверх допустимой численности - на этом основан подход, который Г.А.Викторовым (1965) 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 флуктуаций. 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 - биотическими (как правило, зависящими от плотности; Гиляров, 1990, с. 96-97).

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, 1933). 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 характеризуется как *регуляционизм*.

Примером могут служить работы Ф.Смита (Smith, 1963), экспериментально подтвердившие прямую зависимость скорости роста популяции рачка *Daphnia magna* от ее плотности и аналогичные эксперименты А.Николсона (Nicholson, 1954) с 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 смертности принадлежит важная роль в регуляции численности и высокоразвитых организмов. Так, Д.Лэк (Lack, 1954, 1966) на примере большой синицы (*Parus major*) показал, что с ростом плотности возрастает смертность молодых птиц в первый год их жизни (особенно в период после вылета из гнезда и до поздней осени) и почти не снижается среднее число яиц в кладке.

ГИПОТЕЗА РАВНЫХ ЗАТРАТ Фишера - предположение об оптимальном значении соотношения полов 1:1. Гипотеза предложена Р.Фишером (R.Fischer) в 1930 г.

ГИПОТЕЗА ДИФФЕРЕНЦИРОВАННОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ПОЛОВ Геодакяна - дифференциация полов происходит по двум основным направлениям эволюции: изменению (мужской пол) и сохранению (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 (1967, 1972).

В качестве примеров укажем на увеличение в условиях стресса доли мужских особей в популяциях двудомных растений (у видов из родов *Salix*, *Populus*, *Juniperus*; Миркин и др., 1989) или сложившееся (по-видимому, оп-

тимальное) соотношение полов в системе паразит-хозяин (филометра - плотва; см. табл. 9).

Таблица 9

**Соотношение полов в популяции филометры
(*Philometra rischta*) в разных группах плотвы
(Казаков, 1996)**

Объект	Соотношение полов, самцы / самки
<i>Оз.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>Оз.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 Андресварты – Бирча (Уиттекер, 1980; Гиляров, 1990; Дедю, 1990) - 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 австралийскими экологами Х.Андресвартой и Л.Бирчем (Anderwartha, Birch, 1954) и 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, 1968) и Я.Редингиусом (Reddingius, 1971). Важнейшее условие "распределения риска" - гетерогенность конкретных местообитаний (Гиляров, 1990, с. 97).

ГИПОТЕЗА САМОРЕГУЛЯЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ (Гиляров, 1990, с. 105-113)

- любая популяция способна, в принципе, 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, 1960); у нас в стране эти идеи пропагандировались С.С.Шварцем (1969 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; Шилов, 1977), 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., 1973; цит. по: Гиляров, 1990, с. 107). Формализация процессов саморегуляции популяций задается моделями с запаздыванием (см. ниже).

ГИПОТЕЗА РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ (ЭЦС) ПОПУЛЯЦИЙ - все популяции различаются по типам ЭЦС.

Понятия «типы поведения», «типы стратегий жизни» появились за рубежом в начале 50-х годов, а у нас в стране их первым (применительно к растениям) использовал в 70-х годах Т.А.Работнов, много сделавший для разработки этого сложного вопроса. Впоследствии эти понятия были заменены понятием «эколого-ценотические стратегии», предложенным Б.М.Миркиным (1985) и отражающим как аутоэкологические особенности вида (популяции), так и его положение 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" Дж.Мак-Лиод (MacLeod, 1884) разделил все растения (вот 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.). В 1967 г. Р.Мак-Артур (R. MacArthur) и Е.Уилсон (E. Wilson), фактически, переоткрыли типы стратегий Дж.Мак-Лиода и по коэффициентам "r" и "K" логистического роста численности популяции (см. ниже) выделили популяции, соответственно, со стратегиями "r-отбора" (увеличение скорости роста популяции при малой ее плотности, эволюция организмов в направлении увеличения затрат на размножение) и "K-отбора" (повышение выживаемости и предельной величины плотности в условиях стабилизовавшейся численности при сильном отрицательном воздействии - конкуренции, хищничестве и пр.; поддержание жизни взрослого организма). Типы стратегий Мак-Артура—Уилсона получили широкое признание (см.: Одум, 1975, 1986; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Миркин, 1985; Гиляров, 1990; Наумова, 1996). Американский эколог и герпетолог Э.Пианка, в переведенной у нас в 1981 г. книге "Эволюционная экология", очень подробно рассмотрел r- и K-отборы, что позволило назвать та-

кой вариант поведения популяций *типом стратегий Мак-Лиода—Пианки* (Миркин и др., 1989, с.193).

Естественно, что *r*- и *K*-отборы в "чистом виде" - это условность. Каждый из существующих организмов испытывал и испытывает сложную комбинацию *r*- и *K*-отбора (надо обладать и достаточно высокой плодовитостью, и достаточно высокой степенью выживаемости). Правда, на этом пути вступает в силу общесистемный принцип несовместимости Л.Заде (см. разд. 2.5): физиологические и морфологические особенности организмов не позволяют им иметь и высокую плодовитость, и крупных и жизнеспособных потомков - "...между количеством и качеством потомков приходится выбирать" (Гиляров, 1990, с. 93).

Еще одна система типов ЭЦС (см. табл. 10) была разработана в 30-х годах Л.Г.Раменским и в 70-х годах в других терминах сформулирована и подробно проанализирована английским экологом Дж.Граймом (J.Grime). 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. 17).

Несколько видоизменив систему Раменского—Грайма, Б.М.Миркин (1985) "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 *биоценотические (S_K)*; популяции в условиях постоянного биоценотического стресса), *эксплеренты типичные (R)*; слабая конкурентная способность, высокая продуктивность, "бродячий" образ жизни) и *ложные (R_K)*; то же, что и типичные эксплеренты, но постоянные члены сообщества). Сравнительная характеристика типов ЭЦС представлена в табл. 11.

ПРИНЦИП ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ В БЛАГОПРИЯТНОЙ И НЕОГРАНИЧЕННОЙ СТАЦИОНАРНОЙ СРЕДЕ

(Свирижев, Логофет, 1978) - один из основных экологических принципов динамики популяций. 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, сам Ч.Дарвин (1939, с. 317) рассчитывал потенциальные возможности 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; цит.: Гиляров, 1990, с. 76). Бактерия *Bacillus coli* делится каждые 20 минут; при такой скорости размножения доста-

Таблица 10

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	К-стратег	Виды, определяющие облик сообщества, способные к подавлению конкурентов при отсутствии нарушений и в благоприятных условиях.
Пациент (от лат. ratiens - терпеливый)	“Верблюд”, выносли- вец	Стресс- толерант	S-стратег	Виды, способные выживать в неблагоприятной среде в отсутствие конкуренции.
Эксплерент (от лат. explere - наполняю- щий, запол- няющий)	“Шакал”	Рудерал	R-стратег	Быстро размножающиеся и быстро расселяющиеся виды в условиях сильных нарушений местообитаний.

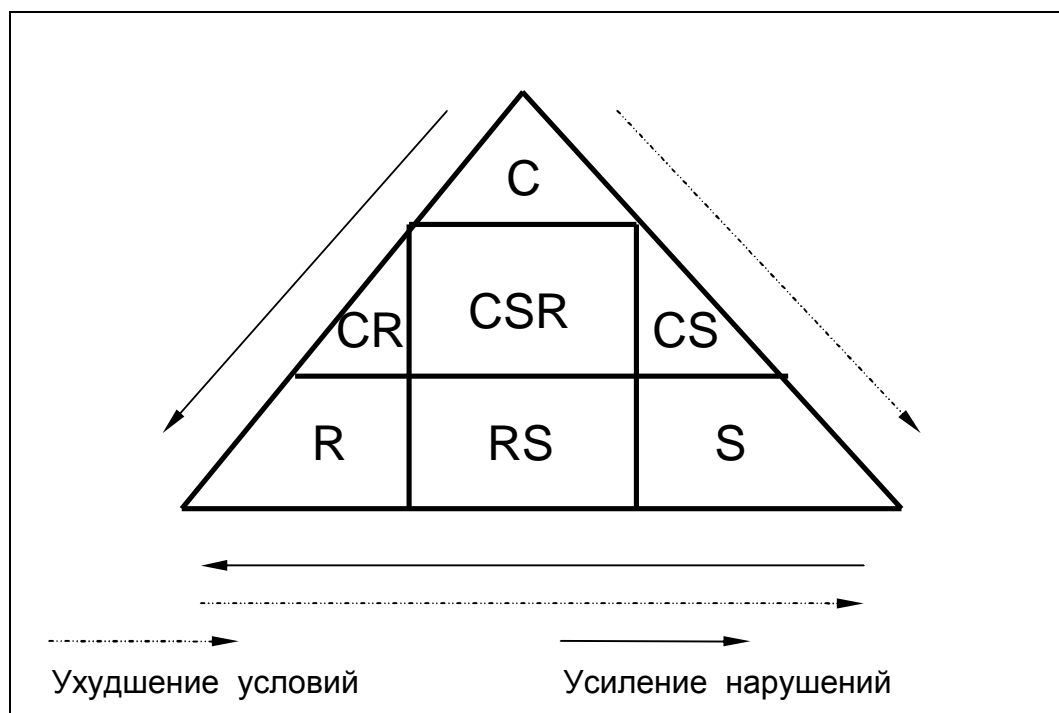


Рис.17. Треугольник Грайма (см.: Наумова, 1996, с. 35).

**Сравнительная характеристика типов ЭЦС
(Миркин, 1985, с. 36-37; Миркин и др., 1989, с. 195)**

Признак	Типы стратегий				
	K	S	S _K	R	R _K
Абиотические условия среды	благоприятные	неблагоприятные	неблагоприятные	благоприятные	благоприятные
Нарушения	нет	нет	нет	есть	есть
Уровень взаимоотношений	высокий	низкий	высокий	высокий	высокий
Способ регуляции плотности популяции	зависимость от смертности	зависимость от абиотического стресса	зависимость от взаимоотношений	упругость популяции	упругость популяции
Возрастной спектр популяции	нормальный	нормальный	нормальный	инвазионный	инвазионный *
Характер экологической ниши**	широкая, N _R ≈ N _F , дифференциация ниш выражена хорошо	узкая, N _R ≈ N _F , дифференциация ниш не выражена	узкая, N _R ≈ N _F , дифференциация ниш выражена хорошо	широкая, N _R << N _F , дифференциация ниш выражена слабо	широкая, N _R << N _F , дифференциация ниш выражена слабо
Пример	Мертвопокровный буковый лес (род <i>Fagus</i>)	Растения пустынь	Клюква (род <i>Oxycoccus</i>) на сфагновых болотах	Иван-чай (род <i>Chamaenerion</i>)	Весенние эфемероиды в лесах

Примечание: * - для растений ложноинвазионный спектр (вспышка плотности популяции за счет активизации банков семян и вегетативных зачатков; Работнов, 1992); ** - реализованная ниша (N_R) и фундаментальная ниша (N_F); см. разд. 5.5.

точно 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 (Дажо, 1975, 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... (Лапо, 1987, с.

49). В.И.Вернадский называл этот процесс "давлением жизни" и образно сказал об этом Николай Заболоцкий:

*А ты подумал ли о том,
Что в вашем веке золотом
Любой комар, откладывая сто
яичек в сутки,
Пожрет и самого тебя,
и сад, и незабудки?*

“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” (Гиляров, 1990, с. 77).

МОДЕЛЬ ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА Мальтуса (Свирижев, Логофет, 1978; Розенберг, 1984) - одна из первых моделей динамики роста популяций, предложенная Т.Мальтусом (T.Maltus) в 1798 г., в рамках которой динамика численности или плотности популяции $N(t)$ описывается уравнением

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

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 $r = const$) 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 человека!). Эта модель послужила одним из отправных пунктов для 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 (Shugart, Hett, 1973), процесса накопления фитомассы древостоев (правда, как раз в этом случае и введена эмпирическая отрицательная зависимость r от t ; Лиёпа, 1970), описании возрастной структуры популяции дуба белого (*Quercus alba*) в спелом дубово-гикориевом лесу ($r = -0,344$, $N_0 = 100\%$ и $dt = 50$ лет; Уиттекер, 1980, с. 14).

МОДЕЛЬ ОГРАНИЧЕННОГО РОСТА ПОПУЛЯЦИИ (см. Розенберг, 1984) в 1825 г. предложил Б.Гомпертц (B.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. П.Ферхюльстом (P.Verhulst) была предложена модель (для роста народонаселения), переоткрытая в 1920 г. Р.Пирлом (R.Pearl) и Л.Ридом (L.Reed) и получившая наименование модели Ферхюльста – Пирла (Дедю, 1990; см. табл. 1), - уравнение динамики численности или плотности популяции при условии ограниченного сверху роста:

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

где $a = r$, $b = r / K > 0$ - параметры линейной зависимости r от N (см. рис. 18, часть а, кривая 1). Тогда

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

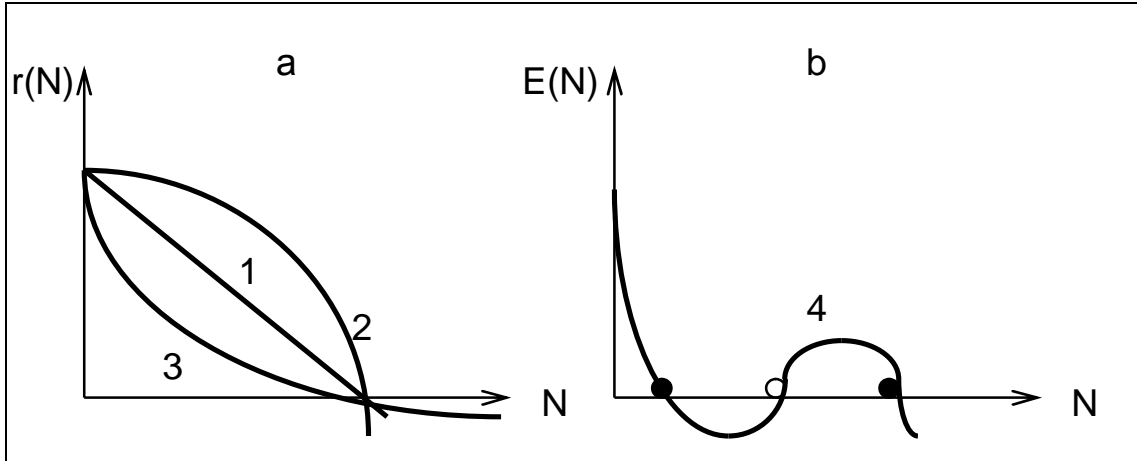


Рис. 18. Два типа зависимости коэффициента прироста от численности популяции (а - монотонная, б - немонотонная; темные точки - устойчивые состояния, светлая - неустойчивое)

Решение логистического уравнения $N(t)$, фактически, есть уравнение Бернулли и "физической" интерпретацией его является движение крупного тела в вязкой среде (это отмечал еще учитель П.Ферхюльста известный статистик А.-Л.-Ж.Кетлэ [A.Quetelet]; см.: Гиляров, 1990, с. 86).

Уравнение Ферхюльста – Пирла может быть записано и в более общем виде (не только линейная зависимость r от N ; рис. 18, часть а, кривые 2 и 3):

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

где $\varphi(N)$ - зависимость интенсивности лимитирования от численности или плотности популяции. Подробный анализ этих зависимостей можно найти в монографии К.Уатта (1971). Убедительные примеры хорошего соответствия модели Ферхюльста–Пирла можно найти у Р.Уиттекера (1980). Логистическое уравнение с такой функцией $\varphi(N)$ иногда называют **ОБОБЩЕННЫМ УРАВНЕНИЕМ РОСТА** Ричардса (P.Richards; Карманова, Иванилов, 1971) и используют как для описания роста отдельных организмов, так и популяций в целом.

УРАВНЕНИЕ РОСТА С НЕМОНОТОННОЙ КРИВОЙ Олли (W.Allee; Свиричев, Логофет, 1978) имеет еще более общий вид:

$$dN / dt = E(N) * N ,$$

где $N(t)$ - плотность популяции; $E(N)$ - немонотонная кривая типа Олли (см. рис. 18, часть b, кривая 4), приводящая к возникновению двух и более устойчивых стационарных состояний. Это уравнение получило имя У.Олли, так как используется при формализации принципа агрегации особей (см. разд. 5.3).

Модель логистического роста лежит в основе формализации **ЗАКОНА ОГРАНИЧЕННОГО РОСТА** Дарвина (Ch.Darwin; Дедю, 1990) - окружающая среда действует как лимитирующий фактор на биоценотический потенциал популяции (прежде всего на потенциал размножения).

МОДЕЛЬ РОСТА ПОПУЛЯЦИИ Лесли (Leslie, 1945; Розенберг, 1984; Миркин и др., 1989) - описание динамики численности или плотности популяции с учетом возрастной структуры; в простейшем случае - это матричный аналог модели Мальтуса. В качестве примеров использования модели П.Лесли в фитоценологии укажем на описание возрастной структуры сосны (*Pinus sylvestris*) в Шотландии (Usher, 1969, 1972) и применение модели Лесли для описания возрастной структуры ценопопуляции овсеца Шелля (*Helictotrichon schellianum*; Розенберг, 1982).

Эта модель лежит в основе формализации **ЗАКОНА СТАБИЛЬНОСТИ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ** Лотки (A.Lotka; Дедю, 1990) - любая природная популяция стремится к установлению стационарного состояния возрастной структуры (т.е. для популяции существует некоторый стабильный тип распределения организмов по возрастам и реальное 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 физиологически детерминированное (в первую очередь для популяций животных) запаздывание в воспроизводстве

потомства (после достижения репродуктивного возраста). Тогда, например, с учетом запаздывания в воспроизводстве потомства уравнение логистического роста примет следующий вид:

$$dN(t) / dt = r * N(t) * [K - N(t - \tau)] / K ,$$

где $dN(t)/dt$ - скорость изменения численности в момент времени t ; $N(t)$ - численность популяции в момент времени t ; $N(t - \tau)$ - численность популяции в момент времени $(t - \tau)$. Запаздывание реакции организмов на изменения факторов окружающей среды может быть задано через зависимость от времени коэффициента $r = r(t - \tau)$.

Теоретические исследования моделей с запаздыванием позволили определить условия возникновения колебательных режимов; например, с возрастанием времени запаздывания τ и скорости роста r возрастают амплитуда и частота таких колебаний. Примером такого автоколебательного режима (Гиляров, 1990, с. 90) может служить популяция дафний (*Daphnia magna*), самки которых отвечают на улучшение пищевых условий откладкой в выводковые камеры очередных порций партеногенетических яиц. Однако от момента начала такой реакции до появления молодых рачков проходит 4-8 суток (срок зависит от температуры) и, в принципе, условия среды за этот период могут измениться (или могут быть изменены в эксперименте) в сторону ухудшения пищевых условий. Ответом на голодание будет сокращение интенсивности откладки яиц и гибель особей. Таким образом, в популяциях дафний, существующих в условиях регулярного поступления постоянного количества корма (лабораторные условия), следует ожидать возникновения автоколебательного режима изменения численности, хорошо описываемого моделью с запаздыванием.

5.3. 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.; см., кроме того, разделы 3.3 и 3.4. - *Ремарка наша*). Совокупность этих реакций спаивает особей популяции в *единую функционирующую систему, обеспечивающую поддержание численности вида в разнообразной среде обитания* (курсив автора. - *Ремарка наша*)” (Шварц, 1969, с. 14-15).

Одна из основных задач структурной организации популяций - это описание механизмов формирования агрегаций особей. Эта задача возникла давно, но наиболее образно она сформулирована в незаслуженно забытой научно-популярной брошюре Г.Дохман-Гармиза (1927, с. 11-12), которая не попала даже в очень полный исторический обзор Х.Х.Трасса (1976): “...Вы сталкиваетесь, быть может, с этим явлением (агрегация особей. - *Ремарка наша*) иногда в такой форме. Вас привлекают издали заросли белого поповника (или какого-нибудь другого цветка). Направляясь к ним, вы по дороге наталкиваетесь на эти растения и, собирая цветы, непрерывно нагибаетесь. Когда собран большой букет поповника, и вы начинаете чувствовать уже некоторую усталость - перед вами впервые появляется заросль белых, прекрасных больших цветов поповника. Так и сверкают на солнце белые лепестки и желтые серединки! Вы сравниваете их с вашим букетом, и невольно становится обидно. Нарвали букет мелких корявых поповников, устали, а вот здесь только бы и начинать собирать. Если вы предприимчивы и не падаете духом, - букет летит в сторону, и вы собираете новый”. Иными словами, в условиях внутривидовых взаимодействий наблюдается эффект улучшения условий жизни популяции.

В качестве еще одного примера теоретического осмысления агрегации особей приведем дискуссию (точнее, несколько цитат из работ без их комментирования) между В.Н.Сукачевым и Т.Д.Лысенко, в которой каждый приводил свои аргументы и давал свое толкование наблюдавшимся в природе феноменам. “...Главные породы нужно располагать не подервно, а кучками, гнездами, чтобы не давать никакой другой породе возможности угнетать в молодом возрасте главную породу - дуб, а на песчаных почвах - сосну, где она должна быть главной породой. Когда главная порода, в нашем случае дуб, поднимется, то под ее пологом будут хорошо себя чувствовать и теневыносливые породы, такие, как клен остролистный, липа и различные кустарники. Поэтому-то мы и предлагаем не подервное смешение пород, а размещение главных пород густыми группами, гнездами” (Лысенко, 1949, с. 671). “...Повседневное наблюдение в природе, вся практика сельского и лесного хозяйства говорят о наличии во всех случаях близкого произрастания растений взаимных влияний между ними. Следствием этого является так называемое самоизреживание древостоев с возрастом” (Сукачев, 1950, с. 14). “...Мета-физическая теория биогеоценологии имеет своей основой антинаучное представление о так называе-

мой внутривидовой конкуренции. Сторонники этой конкуренции боятся того, что в гнезде растениям будет тесно. Бояться этого нечего. Наоборот, опасаться нужно, чтобы в гнезде не было слишком мало дубочков. Если мало дубочков, то больше требуется усилий для того, чтобы не допустить в гнездо пырей и другие сорняки" (Лысенко, 1952, с. 20). "...Однако я считал и считаю, что это ни в коем случае не исключает необходимости признать, что когда растения живут сближенно (в том числе и деревья), то независимо от того, принадлежат они одному виду или разным видам, между ними не может не быть известных взаимоотношений, взаимных влияний" (Сукачев, 1952, с. 5). "...Таким образом, по мнению Лысенко, сближенность дубков в гнезде создает для их роста и развития благоприятные условия. Следовательно, мы вправе ожидать, что взаимное влияние дубков в гнезде полезно для них, и между ними есть то взаимодействие, которое условно и называют «взаимопомощью». Это, однако, не исключает того, что при смыкании дубков в гнезде между ними возникает конкуренция из-за средств жизни, все обостряющаяся при дальнейшем росте дубков и приводящая к их изреживанию" (Сукачев, 1953, с. 323).

Наконец, отметим, что большое число примеров возникновения мозаичности (агрегированности особей и неоднородностей горизонтального сложения растительных сообществ) приводится Дж.Харпером (Harper, 1973) и Т.А.Работновым (1983, с. 161-166). Назовем и одно из последних теоретических построений - "модель карусели", предложенную в 1991 г. Э.Ван-дер-Маарелем (E.Maarel van der) и подробно рассмотренную в обзорах Б.М.Миркина и Л.Г.Наумовой (1994, 1998). Суть ее 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 известной степени, в этой классификации заложены представления, высказанные еще в 1929 г. Дж.Уивером и Ф.Клементсом (цит. по: Одум, 1986), об обратной зависимости способности к агрегации у растений от подвижности стадий расселения (семян, спор и т.д.). Завершая рассмотрение Б.М.Миркин и Л.Г.Наумова (1994, с. 17) делают следующий вывод: "...«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. (Одум, 1986).

Естественно, что вскрыть все многообразие комплекса причин (многие из которых стохастичны), воздействующих на формирование сообщества, нельзя (см. разд. 2.6 об объяснительных и прогнозирующих функциях 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 et

al., 1949). Только оторванность в этот период отечественной науки от "буржуазной" не позволил в дискуссии Сукачев—Лысенко использовать этот механизм. Сегодня можно констатировать, что при всей абсурдности аргументации сам принцип "гнездовой посадки леса" не противоречил принципу Олли.

КОНЦЕПЦИЯ МИНИМАЛЬНОГО РАЗМЕРА ПОПУЛЯЦИИ (Дедю, 1990, с. 249) - концепция 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 (МЖП) посвящен сборник работ "Жизнеспособность популяций: Природоохранные аспекты", переведенный у нас в 1989 г. Редактор этого сборника М.Сулей (1989, 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), естественные скорости 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 (1990, с. 212), например, указывает, что минимально эффективной популяцией крупных животных принято считать популяцию из 1000 особей, что обеспечивает сохранение 99% генетического разнообразия после 20 генераций.

Оценку на "жизнеспособность" популяций М.Сулей рекомендует осуществлять для следующих категорий видов:

- виды, представители которых своей жизнедеятельностью создают условия, необходимые для организмов ряда других видов;
- виды-мутуалисты, представители которых своей жизнедеятельностью повышают жизнестойкость (например, способствуют расселению или воспроизводству) других видов;
- хищники или паразиты, регулирующие численность популяций других видов, и отсутствие которых ведет к падению, в конечном счете, 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 "разнообразии - всегда во благо". При этом первые три являются сугубо экологическими, четвертая категория является элементом рационального природопользования, а пятая - исходит прежде всего из этики и представлений о самостоятельной, изначально присущей видам ценности. В данном разделении легко просматривается и общее представление "блока экологических наук", показанное на схеме во "Введении".

ГИПОТЕЗА ОБЕДНЕНИЯ РАЗНОРОДНОГО ЖИВОТНОГО ВЕЩЕСТВА В ОСТРОВНЫХ ЕГО СГУЩЕНИЯХ Хильми (Дедю, 1990; Реймерс, 1990) - 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" (Хильми, 1966, с. 272).

ГИПОТЕЗА ЦИКЛИЧЕСКОГО ПЕРЕНАСЕЛЕНИЯ (Дедю, 1990, с. 309) - 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 благоприятствуют размножению и росту популяции саранчи (Уиттекер, 1980, с. 16-17), что отмечал и Б.П.Уваров (1957). В Альпах у листовенничной листовертки (*Zeiraphera griseana*) цикл роста численности популяции (до 10 тысяч раз) наблюдается, примерно, раз в 10 лет (Baltensweiler, 1964).

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 (см. Миркин и др., 1989, с. 184). 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 (Drost, 1956; Даждо, 1975), 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.

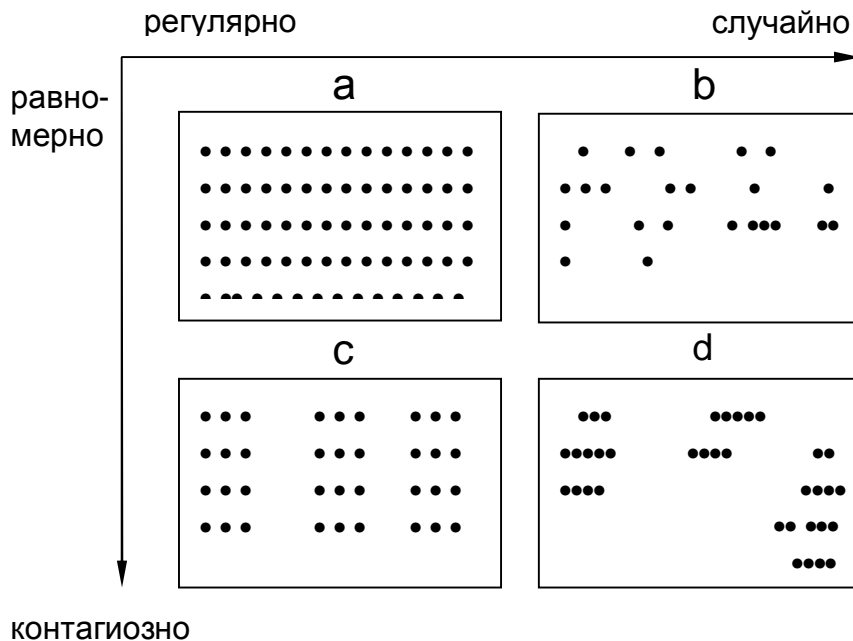
ГИПОТЕЗА О ПРЕДСТАВЛЕНИИ ВИДОВ В ФОРМЕ СОВОКУПНОСТИ ОСОБЕЙ-ПОПУЛЯЦИЙ Четверикова (Дедю, 1990) - все виды живых организмов в природе представлены не отдельными особями, а в форме совокупностей числа (иногда очень большого) особей-популяций. Это положение предложено С.С.Четвериковым в 1903 г.

В большинстве пособий по экологии и фитоценологии (например, Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Одум, 1975; Гиляров, 1990; Наумова, 1996) обсуждаются лишь три типа размещения особей в пространстве - равномерное (а; см. далее схему), случайное (b) и групповое или агрегированное (d). Более полной представляется классификация, показанная на схеме, которая основана на двух альтернативных критериях: стохастичность-детерминированность и равномерность-неравномерность (Миркин, Розенберг, 1978; Уиттекер, 1980). Тогда выделяются следующие типы:

- детерминированное равномерное (а; регулярное - распределение достаточно высоких деревьев в лесу, кроны которых образуют часть общего полога (Dise, 1952) или искусственные лесопосадки);
- стохастическое равномерное (b; случайное - распределение моллюска *Mulinia lateralis* в илистых наносах приливной зоны; Jackson, 1968);

- детерминированное неравномерное (с; ложноконтагиозное - "гнездовые посадки леса");
- стохастическое неравномерное (d; контактиозное - распределение лабазника обыкновенного [*Filipendula vulgaris*] на остепненных лугах Южного Урала; Миркин, Розенберг, 1977).

Это позволяет рассматривать характер размещения популяций в пространстве в следующем виде (см. схему).



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 (Миркин и др., 1989; Дедю, 1990; Реймерс, 1990) - 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, как "перенаселенность", так 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 элементы минерального питания (Одум, 1986). Принцип сформулирован У.Олли (W.Allee) в 1931 г.

Лучше всего положительное влияние объединения в группу на выживание 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 в группе выдерживать температуры, от которых отдельные особи погибли бы в изоляции) и т.д. Принцип Олли постулирует (Одум, 1975, с. 270) "...начала общественной организации, в разной степени развитой у животных и достигающей кульминации у человека (что, как мы очень надеемся, важно для выживания!)" 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; Розенберг и др., 1995).

Интересный вариант периодической системы группового поведения был предложен Ю.К.Рощевским (1978, с. 40), который представлен на следующей схеме.

Уровень индивидуальности	Конструктивный уровень группы				
	P	A	R	O	I
рассудочный (r)	Pr	Ar	Rr	Or	
самообучаемый (d)	Pd	Ad	Rd	Od	
инстинктивный (i)	Pi	Ai	Ri	Oi	
кинезный (k)	Pk	Ak	Rk	Ok	Ik
нулевой (0)					Io

Ю.К.Рощевский различает пять уровней поведенческой индивидуальности:

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

Обратим внимание на то, что эти *пять уровней поведенческой индивидуальности совпадают с пятью принципами усложняющегося поведения систем* (разд. 2.2). В конструкции моновидовых групп Ю.К.Рощевский также различает пять уровней по степени усиления целостности:

- *протоинтегративный (P, от греч. protos - первый)* - целостность системы определяется только близостью составляющих ее особей (механическая целостность); пример - скопление муравьев-фуражиров возле только что налитого сиропа;

- **эквипотенциальный (A)**, от лат. *aequus* - равный) - целостность определяется поведенческим группированием, все особи такой системы равноценны (миграционные стаи саранчи, шеренги муравьев-воинов, летящий за маткой рой пчел - примеры **A_i**, прохождение строем солдат - пример **A_r**; **A_d** - подражание в прыжках в воду - "волна бегства" - прудовой лягушки *Rana esculenta*);
- **возвратно-дифференциальный (R)**, от лат. *refero* - нести назад) - группировка особей осуществляется по социальным функциям; поведение разных функциональных групп различно и взаимозаменяемо (**R_i** - поведение муравьев в муравейнике, **R_d** - пожалуй, самый совершенный способ группового поведения животных);
- **облигатно-дифференцированный (O)**, от лат. *obligatus* - обязательный) - каждая социальная общность индивидуумов выполняет только один комплекс поведенческих реакций, определяющих конструкцию группы, и не может выполнять никакой другой (вариант **O_d** - семья, **O_i** - полиморфизм пчел, муравьев, термитов);
- **органиженный (I)**, от лат. *individuus* - неделимый) - элементы системы (особи) перестают функционировать как самостоятельные организмы, "...высокая интегрированность системы входит в такое сильное противоречие с индивидуальностью ее элементов, что полностью блокирует всякую возможность проявления у них каких либо поведенческих реакций" (Рощевский, 1978, с. 38).

ЗАКОН МАКСИМИЗАЦИИ РАЗМЕРА ЦЕЛОСТНОЙ СТАИ (Флейшман, 1980) - следствие из математических формализмов **ИНФОРМАЦИОННОЙ МОДЕЛИ С УЧЕТОМ АГРЕГИРОВАНИЯ СРЕДЫ** (Флейшман, 1977, 1980; Гульдин, 1979). 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 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 α (α -мерная экологическая ниша или α -мерное пространство ресурсов) и состоит из двух "частей": полезной **B₁** и вредной **B₂** для **m**-системы (повидимому, 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; Гульдин, 1979), 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:

- ◇ "зрячий облов" ($I < r_m$) и

- ◇ "слепой рыск" ($I > r_m$).

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" (Домбровский, Маркман, 1983) - модель конкуренции с учетом диффузионного обмена между двумя идентичными по своим экологическим характеристикам местообитаниям (дает объяснение феномена агрегации по Олли).

Выше (разд. 5.2; см. рис. 18, часть b) уже анализировалось уравнение роста с немонотонной кривой Олли. Именно это уравнение было использовано Ю.А.Домбровским и Г.С.Маркманом (1983, с. 78-80) для создания билोकальной 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:

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

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" (Пригожин, 1985) - состояние, обладающее пространственной и временной упорядоченностью, в организации которой принимает активное участие процесс диффузии (физический смысл такой структуры "...состоит в незамкнутости системы, подкачке в нее энергии извне"; Домбровский, Маркман, 1983, с. 8). Заметим, что Ю.М.Свирижев (1987, с. 144), 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 (Домбровский, Маркман, 1983; Свирижев, 1987) 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 D наблюдается выравнивание распределения и диссипативная структура исчезает. В рамках модели "карусели" (Наумова, 1996) этот результат описывает пространственно-временное изменение "видов-партизан".

МОДЕЛИ РАЗМЕЩЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ (Миркин, Розенберг, 1977, 1978)

- статистические приемы оценки степени случайности в пространственном узоре популяции, распределении по территории скоплений ее особей. Наиболее общим тестом для такой оценки является определение *меры диссонанса* (различия между реальным и теоретическим регулярным размещением - тип **a** на схеме при обсуждении гипотезы о представлении видов в форме совокупности особей популяций; см. с.199):

$$Dis^2 = \frac{\sum_{i=1}^N (x_i - x^*)^2}{\{ (N - 1) \cdot (x^*)^2 + [\sum_{i=1}^N (x_i - x^*)]^2 \}},$$

где x_i - масса данного вида на площадке i ; x^* - средняя масса вида; N - число площадок; таким образом, величина **Dis** меняется от 0 до 1, и чем меньше его величина, тем ближе размещение популяции к регулярному.

Для проверки гипотезы о случайности размещения "пятен" высокой биомассы (или встречаемости) вида используется методика Э.Пилу (Pielou, 1965, 1969), основанная на сравнении реальной матрицы вероятности переходов от одного типа "пятен" к другому с теоретическим, построенным при условии случайного и независимого размещения этих же "пятен" (с использованием аппарата марковских цепей). Критерием сравнения является традиционный показатель χ^2 : если его величина меньше граничного значения, то гипотеза о соответствии размещения теоретическому (случайному и независимому) не отвергается. Три типа "пятен" всегда могут быть получены формальным образом - низкой (А), средней (В) и высокой (С) встречаемости или массы по величине $x^* \pm t\sigma$, где σ^2 - дисперсия, t - выбирается, в известной мере, произвольно, исходя из уровня достоверности (например, для достоверности 80% $t = 1,2$, а для 95% $t = 2,0$).

В табл. 12 представлены результаты оценки случайности размещения трех типов "пятен" для некоторых видов остепненного луга Южного Урала (Миркин, Розенберг, 1977, с. 132). Для выбранных видов гипотеза о случайности размещения "пятен" не отвергается для 95% уровня значимости (иными словами, наблюдается ситуация **d** схемы на с. 199).

НЕЙТРАЛЬНЫЕ МОДЕЛИ (НУЛЬ-ГИПОТЕЗЫ) - модели реальных сообществ, характеристики природных прототипов которых сознательно объединены случайным образом (Бигон и др., 1989). Фактически, рассмотренные выше модели размещения популяций являются частным случаем нейтральных моделей.

В монографии М.Бигона с соавторами (1989, т. 2, с. 234-248) на многочисленных примерах продемонстрирована эффективность сравнения реальных сообществ с нейтральными моделями (общепризнано, 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 диссонанса) 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.С.Смирнов (1970, с. 63): "Выдвижение нуль-

гипотезы предшествует непосредственной математической обработке... и предопределяет способ обработки”.

Таблица 12

**Матрицы переходов трех типов "пятен",
величины χ^2 и Dis**

Виды	Матрицы переходов						χ^2	Dis		
	реальные			теоретические						
<i>Filipendula hexapetala</i>	A	B	C	A	B	C	5,2	0,11		
	A	2	12	1	A	3,3			10,0	1,7
	B	7	96	13	B	8,8			93,9	13,3
	C	3	8	5	C	1,2			10,7	4,1
<i>Leucanthemum vulgare</i>	A	B	C	A	B	C	3,4	0,47		
	A	79	22	1	A	73,1			26,8	2,1
	B	27	13	1	B	25,7			14,5	0,8
	C	2	2	0	C	2,5			1,1	0,4
<i>Alchemilla sp.</i>	A	B	C	A	B	C	1,6	0,40		
	A	11	4	9	A	116,3			4,4	10,3
	B	8	0	0	B	4,5			0,1	0,4
	C	5	0	1	C	9,9			0,4	0,7

Работоспособность такого подхода демонстрируется на оценках сравнения:

- использования ресурсов в сообществах ящериц и саранчевых;
- морфологических различий конкурирующих организмов (в последовательности потенциальных конкурентов соседние виды различаются по массе примерно в 2 раза, а по длине - в 1,3 раза [корень кубический из 2]; см. правило Хатчинсона, разд. 5.5);
- различия ареалов распределения птиц.

“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 (выделено нами)*” (Бигон и др., 1989, т. 2, с. 248).

ПРАВИЛО ОСТРОВНОГО ИЗМЕЛЬЧЕНИЯ (Реймерс, 1990) - особи млекопитающих видов животных, обитающих на островах, как правило, мельче таких же материковых особей, живущих в аналогичных условиях. Данное правило имеет немало исключений, но в среднем оказывается весьма корректным. У птиц и рептилий, напротив, наблюдается "островной гигантизм".

5.4. ДЕМЭКОЛОГИЯ. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПОПУЛЯЦИЙ

Циклические изменения плотности популяции объясняются следующими причинами (Одум, 1975, с. 250): метеорологическими (разд. 5.1), взаимодействием популяций одного (конкуренция) и разных трофических уровней (хищник-жертва), случайными флуктуациями.

Классификация взаимодействий популяций двух видов, как свидетельствует Ю.Одум (1975, с. 273), была предложена для социальных систем Э.Хэскеллом (Haskell, 1949) адаптирована для экосистем П.Беркхолдером (Burkholder, 1952) и выражается следующей схемой.

		Вид А		
		Биотическое воздействие на вид В		
Вид В		положительное (+)	нейтральное (0)	отрицательное (-)
	(+)	++	+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;

[“Лет двести тому назад ветер-сеятель принес два семечка в Блудово болото: семя сосны и семя ели. Оба семечка легли в одну ямку возле большого плоского камня... С тех пор уже лет, может быть, двести эти ель и сосна вместе растут. Их корни с малолетства сплелись, их стволы тянулись вверх рядом к свету, стараясь обогнать друг друга. Деревья разных пород боролись между собой корнями за питание, сучьями - за воздух и свет. Поднимаясь все выше, толстая стволами, они впивались сухими сучьями в живые стволы и местами насквозь прокололи друг друга. Злой ветер, устроив деревьям такую несчастную жизнь, прилетал сюда иногда покачать их. И тогда деревья так стонали и выли на все Блудово болото, как живые существа, что лисичка, свернувшаяся на моховой кочке в клубочек, поднимала вверх свою острую мордочку. До того близок был живым существам этот стон и вой сосны и ели, что одичавшая собака в Блудовом болоте, услышав его, выла от тоски по человеку, а волк выл от неизбывной злобы к нему”. (М.М.Пришвин “Кладовая Солнца”]

- **конкуренция (эксплуатация)**, взаимодействие из-за ресурсов (-,-) - опосредованное подавление, возникающее, когда проявляется недостаток в каком-либо факторе, используемом обоими видами;

[До последнего времени попытки дать однозначное толкование (определение) понятия «конкуренция» не увенчались успехом - только по отношению к фитоценотической конкуренции можно указать различ-

ные точки зрения. Так, Дж.Грайм (J.Grime) рассматривает конкуренцию как способность захватывать ресурсы, Д.Тильман (D.Tilman) - как способность потреблять ресурсы в условиях их дефицита; К.А.Куркин - как борьбу за один ресурс (*парциальная конкуренция*) и за всю совокупность ресурсов (*интегральная*), отмечая, что усиление конкуренции за один вид ресурсов может ослаблять конкуренцию за остальные; А.Г.Боголюбов - как процесс перераспределения популяциями разных видов (субъектов конкуренции) данного трофического ресурса (объекта конкуренции); Дж.Майнард Смит (1976, с. 16) - как возможность каждого из видов оказывать подавляющее действие на рост другого вида; Т.А.Работнов (1983, с. 67) под конкуренцией понимает "...состояние, возникающее при совместном произрастании растений, когда наличные ресурсы в отношении какого-либо условия или ряда условий, необходимых для нормальной жизнедеятельности растений, недостаточны для удовлетворения потребности в них всех растений, входящих в состав фитоценоза". Добавим к этому определение конкуренции, данное еще Ф.Клементсом и В.Шелфордом (Clements, Shelford, 1939, p. 159), - "...конкуренция есть более или менее активная потребность двух или более организмов в каких-либо материальных благах или условиях существования в количестве, большем, чем имеющееся в наличии", и определение Л.Бирча (Birch, 1957), модифицированное А.М.Гиляровым (1990, с. 147-148): "Конкуренция - это взаимодействие организмов (одного или разных видов), проявляющееся как взаимное угнетение друг друга и возникающее из-за того, что им нужен один и тот же имеющийся в недостаточном количестве ресурс, или же из-за того, что организмы эти даже в условиях обилия общего ресурса снижают его реальную доступность, активно мешая друг другу". Таким образом, более конструктивным представляется определение понятия «конкуренция» в каждом конкретном случае.

Термины «эксплуатация» и «интерференция» были предложены Т.Парком (T.Park) в 1954 г., но еще ранее В.С.Ивлев (1947) 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* за счет развития воздухоносной ткани (аэренхимы), позволяющей ей обрести большую плавучесть и притопить и затенить *L. polyrrhiza* (цит. по: Гиляров, 1990, с. 151).]

- **аменсализм (-,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 растительоядные 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 им вреда, но без умерщвления; различают облигатных паразитов (не способных 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 (см. схему в разд. 2.5) - от биохимического и цитогенетического до экосистемного. По данным А.А.Шигина (1996), только в глазах позвоночных животных на сегодня зарегистрировано более 100 видов (!) только гельминтов, относящихся к четырем классам (*Monogenoidea*, *Cestoda*, *Trematoda* и *Nematoda*), 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 (цит. по: Бритов, 1987). Следует помнить, что все эти "...поражающие воображение цифры следует считать несопоставимо заниженными. Ведь число уже известных видов живых существ заметно опережает число исследований этих же видов на их зараженность паразитами самых разных уровней организации (от вирусов и прокариот до членистоногих и моллюсков). 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." (Шульман, Евланов, 1995, с. 115).

Подавляющее большинство прокариот слабо изучены на зараженность их вирусами, и только последние свободны от паразитов. К сожалению, именно они - сплошь паразиты и подавляющее их большинство еще не открыто. "Поэтому не будет преувеличением предположение о том, что число известных паразитических видов со временем заметно превзойдет таковое свободноживущих. Это, если задуматься, и не удивительно. Трудно себе представить, чтобы какой бы то ни было биотоп (а каждый живой организм таковым для паразитов является) не был бы использован другими живыми организмами" (Шульман, Евланов, 1995, с. 115).

Среди цветковых паразитных 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 (Ozenda, 1968; цит. по: Работнов, 1983).

Велика функциональная группа грибов-паразитов, которые паразитируют как на надземных, так и на подземных органах растений. Ин-

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, 1977) 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, 1901; цит. по: Шульман, Евланов, 1995, с. 115) прийти к выводу, что "...паразитизм явление столь же древнее, как сама жизнь на Земле".

История становления паразитологии, во многом, это попытка определить «паразитизм», привлекая все новые и новые критерии; Г.П.Краснощечков (1996, с. 5) подчеркивает, что "...в настоящее время их (признаков паразитизма. - *Ремарка наша*) насчитывается более сорока, но постоянно ведутся поиски новых формулировок, более адекватно отражающих сущность явления". Заметим, что с лингвистической точки зрения в сам термин «паразит» (нахлебник) заложены антропоцентричные представления о вредности этих объектов (вспомним "Интернационал" - "но паразиты - никогда!"), что никак не согласуется с их экологической ролью. С этих позиций более "спокойным" представляется определение А.А.Филипченко (1937, с. 10): паразит "...может быть определен как организм, средой обитания которого является другой живой организм". Специфическое свойство - двойственность среды обитания паразита (среда I и II-го порядков) в процессе прохождения жизненного цикла. Адаптация к этим трудным и агрессивным условиям среды и составляет суть коэволюции паразитарных систем. При этом можно выделить адаптации как на молекулярно-генетическом уровне (например, "стремление" паразитов построить свои метаболические системы по образу и подобию хозяинных; споровики осуществляют синтез пуриновых нуклеотидов путем "сборки" из готовых оснований и нуклеозидов хозяев; Крылов, 1991), так и на экосистемном (паразитарная система "лещ - плероцеркоиды *Digamma interrupta*" развивается в направлениях роста патогенности гельминта и выработки устойчивости хозяина; Евланов, 1991). Наконец, к паразитарным системам приложимы и представления о типах стратегий (разд. 5.2) с превалированием R- и RS-стратегий (Шульман и др., 1991).]

- **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, насекомоядных 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

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

[Проверка целой группы гипотез, объясняющих причину появления всходов кактусообразного молочая (*Pedilanthus macrocarpus*) в пустынях Мексики почти исключительно под пологом крупных кактусов или некоторых местных видов кустарников (Valiente-Benuet, Ezcurra, 1991; Злобин, 1994), дала следующие результаты. Предполагалось, что в этих ситуациях "няньки" (англ. nurse plants) могли бы укрывать семена и всходы молочая от животных, предохранять их от заморозков, защищать от прямой солнечной радиации, снижать температуру почвы и пр. Оказалось, что растения-няньки в основном способствуют снижению прямой солнечной радиации и уменьшению дневной температуры, обеспечивая более мягкие условия для поддержания водного баланса молодых растений *P. macrocarpus*.

В любой сукцессии растения первых ее стадий "готовят" условия и помогают заселить территорию растениям других стадий сукцессии. Так, в условиях пустынь и полупустынь такие виды, как *Atriplex vesicaria* и *A. nummularia*, благодаря глубокой корневой системе "доставляют" из нижних горизонтов почвы соли, подготавливая внедрение солеросов и солянки (Sharma, Tongway, 1973). Это позволяет дать следующее определение сукцессии (ср. с определениями в разд. 5.10): "сукцессия - это процесс подготовки благоприятной среды обитания одними видами растений для других видов растений" (Злобин, 1994, с. 61).]

- **протокооперация (+,+)** - взаимодействие друг с другом полезно для обеих популяций, но не является облигатным (промежуточный тип взаимодействия между комменсализмом и мутуализмом); У.Олли (Allee, 1951) было показано, 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). Большое число примеров мутуализма у растений приводит Ю.А.Злобин (1994).

Конкуренция может быть *внутривидовой* и *межвидовой*. Принципиально внутривидовая и межвидовая конкуренции не различаются, хотя отмечается, что конкуренция между особями одного вида более "мягкая", чем

* Термин «симбиоз» иногда употребляется как синоним мутуализма, иногда - с включением в него комменсализма и паразитизма. Учитывая, что **симбиоз** означает "совместная жизнь", Ю.Одум (1975) рекомендует использовать его в широком смысле без относительно к природе взаимосвязи.

между разными (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 (Миркин и др., 1989); это можно рассматривать как вариант *внутривидового аменсализма*.

Большой цикл экспериментальных работ по исследованию внутривидовой конкуренции провел В.Н.Сукачев. Им были изучены взаимоотношения между различными биотипами *Taraxacum officinalis* (Сукачев, 1927), *Festuca sulcata* (Сукачев, 1935) и *Salix purpurea* (Сукачев, 1959); под его руководством аналогичные исследования были проведены и с *Salix viminalis* (Романова, 1947). Для интерпретации полученных результатов В.Н.Сукачев использовал стандартные процедуры первичной статистической обработки. Рассмотрим один из результатов эксперимента В.Н.Сукачева.

Биотипы *Festuca sulcata* (Сукачев, 1935) были собраны автором в заповеднике "Аскания-Нова" в 1923 г. и размножены в опытном ботаническом саду Лесотехнической академии в г.Ленинграде, наблюдения проводились в 1934 г. (см. табл. 13). Было выделено три биотипа:

- **А** - стеблей много, торчат прямо вверх; куст сжатый; листья мелкие, зеленые; метелка узкая, красноватая; **h** = 51 см.
- **В** - стеблей значительно меньше, чем **А**, прямые; куст довольно широкий; листья сизоватые, грубые; метелка крупная и широкая, сизая; **h** = 50 см.
- **С** - стебли менее плотные, сгибающиеся в стороны, зеленые; куст широкий, многостебельный; листья мягкие, по цвету средние между биотипами **А** и **В**; метелки меньше, чем у **А** и **В**, красноватые, **h** = 48 см.

Таблица 13

Результаты экспериментов с биотипами *Festuca sulcata*

Биотипы	Род культур			
	чистые	смешанные (А,С)	смешанные (В,С)	смешанные (А,В)
Средний вес, г				
А	43,8	0,7 (62)*		1,7 (25)
В	22,7		1,4 (16)	2,2 (10)
С	48,0	3,2 (15)	2,4 (20)	
Число стеблей				
А	209	1,7 (123)		1,7 (123)
В	36		1,5 (24)	6,0 (6)
С	176	23,4 (7)	20,1 (9)	

* *Примечание.* В скобках указано во сколько раз показатель в смешанном посеве меньше, чем в чистом.

Подчеркнем еще раз (см.разд. 5.3) одно важное замечание, подробно рассмотренное В.И.Василевичем (1988, 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". Отметим, что аналогичный вывод содержится и в работах М.Гилпина (Gilpin, Soule, 1986; Гилпин, 1989, с. 172): "...неоднородность пространственного распределения влияет на все генетические и демографические свойства популяции, которые имеют отношение к проблеме «минимальной жизнеспособной популяции»".

КОНЦЕПЦИЯ (ТЕОРИЯ) ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА Дарвина. В 1859 г. Ч.Р.Дарвин (Ch.Darwin) опубликовал классический 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), П.Мэтью (1831), Э.Блайт (1835), А.Уоллес (1858), 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 разнокачественность особей в популяции и ограниченность ресурсов жизнеобеспечения служат предпосылкой борьбы за существование, в ходе которой и реализуется естественный отбор. Естественный отбор выступает в двух основных формах: *движущий естественный отбор* при изменениях внешней среды "...предполагает только сохранение таких изменений, которые возникают и полезны организму при данных жизненных условиях" (Дарвин, 1939, с. 328) и *стабилизирующий отбор* (по И.И.Шмальгаузену, 1938) при постоянных условиях среды, когда из популяций элиминируются сильно отклоняющиеся от среднего фенотипы, а также гены, вызывающие такие отклонения.

* "Я не усматриваю предела деятельности этой силы (естественного отбора. - *Ремарка наша*) медленно и прекрасно приспособляющей каждую форму к самым сложным жизненным отношениям. Теория естественного отбора, даже если мы ограничимся этими соображениями, представляется мне в высшей степени вероятной" (Дарвин, 1939, с. 651).

Интересно, что и сам Ч.Дарвин осознавал как всеобщность данной теории, так и уникальность возникновения жизни на ее основе: "Часто говорят, что условия для возникновения живого организма существуют и теперь - так же, как и всегда. Но даже если (о, какое оно большое это «если»!) мы смогли бы представить себе, что в некоем маленьком пруду со всяческими аммонийными и фосфорными солями, с достатком света, тепла, электричества и т.п. возникло белковое соединение, готовое к дальнейшим более сложным химическим превращениям, то сегодня это вещество было бы незамедлительно съедено или адсорбировано, чего не случилось бы, если бы живых существ еще не было" (письмо Дж.Гукеру (J.Hooker), 1 февраля 1871 г.; цит. по: Кальвин, 1971, с. 12-13).

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 Ю.Одум (1975, с. 287-288) приводит данные Д.Пайментела и Ф.Стоуна (Pimentel, Stone, 1968) по адаптации гомеостаза системы паразит - хозяин (оса *Nasonia vitropennis* - домашняя муха *Musca domestica*): сильные колебания численности происходят в начальный момент создания системы паразит - хозяин (первые посаженные вместе дикие особи) и амплитуда колебаний численности заметно уменьшается для популяций, взятых из колоний, где эти виды существовали на протяжении двух лет.

ГИПОТЕЗА АБИОТИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ (Гиляров, 1990), в известном смысле, "симметрична" гипотезе биоценотической регуляции численности популяции и ее различные проявления подробно были рассмотрены в разд. 5.1.

ГИПОТЕЗА БИОЦЕНОТИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ Фридерикса (Дедю, 1990, с. 308) - регуляция численности популяции есть следствие совокупности всех взаимодействий абиотических и, особенно, биотических факторов на уровне экосистемы. Гипотеза предложена в 1927 г. К.Фридериксом (K.Friedericks). Так, учитывая, что масса наземных растений велика и на нее приходится основная доля всего живого вещества в биосфере (см. гл. 3), Н.Хэйрстон с соавторами (Hairston et al., 1960) предположили, что численность фитофагов лимитируется не нехваткой пищи, а механизмами, срабатывающими на более низком уровне плотности (например, прессом хищников или паразитов; Гиляров, 1990).

ГИПОТЕЗА ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ Кристиана—Дейвиса (Дедю, 1990) - 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 предложена в 1964 г. Дж.Кристианом (J.Christian) и Д.Дейвисом (D.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. Примером могут служить массовые миграции совы из Северной Америки на юг (вплоть до штата Джорджия) при резких падениях численности леммингов (р. *Lemmus*), являющихся основной их пищей.

ПРИНЦИП ВНЕЗАПНОГО УСИЛЕНИЯ ПАТОГЕННОСТИ (Одум, 1975, с. 288) - 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;

- каким-либо иным образом нарушающими способность системы к саморегуляции.

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). Другие примеры см. подразд. 3.4.4.1.

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.

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 на примере конкуренции двух видов инфузорий (*Paramecium aurelia* и *P. caudatum*) в 1934 г. Г.Ф.Гаузе.

В рамках вольтерровской модели конкуренции (см. ниже) результат конкуренции определяется следующими соотношениями - закон конкуренции Лотки–Вольтерра (Вольтерра, 1976; Базыкин, 1985):

$$a_{12} < K_1 / K_2, \quad a_{21} > K_2 / K_1, \quad \text{выживает только вид } i = 1;$$

$$a_{12} > K_1 / K_2, \quad a_{21} < K_2 / K_1, \quad \text{выживает только вид } i = 2;$$

$$a_{12} > K_1 / K_2, \quad a_{21} > K_2 / K_1, \quad \text{выживает один или другой вид в зависимости от их начальных плотностей};$$

$$a_{12} < K_1 / K_2, \quad a_{21} < K_2 / K_1, \quad \text{выживают оба вида.}$$

Первые три варианта и интерпретируются как принцип конкурентного исключения Г.Ф.Гаузе (Gause, 1934); 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" над межвидовой).

В рамках математической теории трофической конкуренции (Боголюбов, 1989, с. 9) 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. 19 приведены результаты классических экспериментов Г.Ф.Гаузе по подтверждению справедливости принципа конкурентного исключения (см.: Одум, 1975, с. 279; Гиляров, 1990, с. 160).

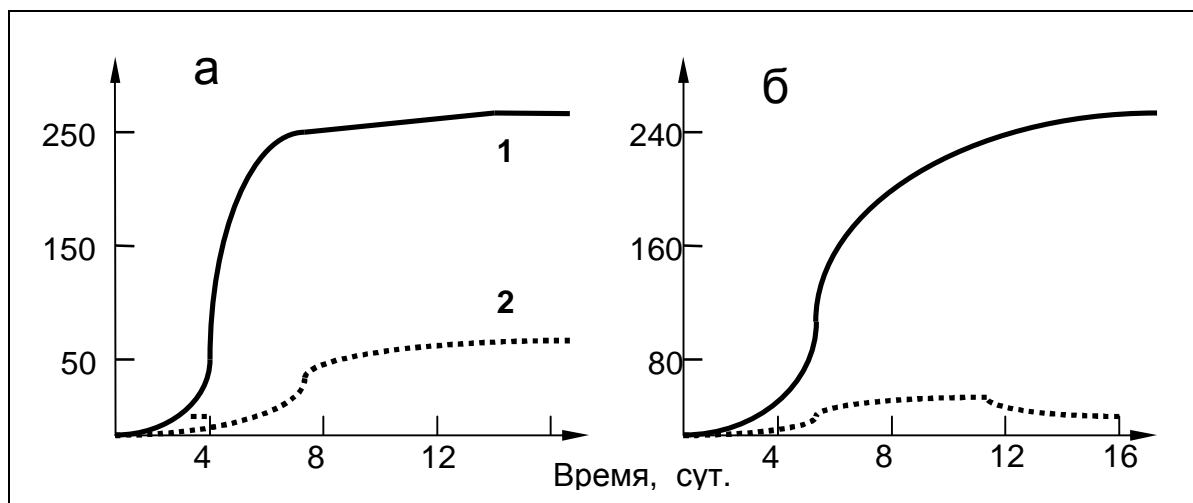


Рис. 19. Динамика популяций *Paramecium aurelia* (1) и *P. caudatum* (2) при изолированном (а) и смешанном культивировании (б)

ПРИНЦИП СОСУЩЕСТВОВАНИЯ ("парадокс Хатчинсона"; Реймерс, 1990) - 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 (1988, с. 117) 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 им "...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 (A.Lotka, V.Volterra; Вольтерра, 1976; Уиттекер, 1980) **И ЗАКОНЫ СИСТЕМЫ "ХИЩНИК-ЖЕРТВА"** Вольтерра (Гиляров, 1990; Реймерс, 1990) - следствия из математических формализмов (моделей, рассматриваемых ниже), описывающих взаимодействие популяций. **МОДЕЛЬ КОНКУРЕНЦИИ** Лотки–Вольтерра (Миркин и др., 1989)

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

и **МОДЕЛЬ СИСТЕМЫ "ХИЩНИК–ЖЕРТВА"**:

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

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 популяции (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.

В качестве примера (Розенберг, 1981) идентификации параметров модели конкуренции двух видов рассмотрим модель динамики роста популяций клевера земляничного (*Trifolium fragiferum*) и ползучего (*T. repens*):

$$\begin{aligned}dN_1 / dt &= 0,4 * N_1 - 0,07 * N_1^2 - 0,12 * N_1 * N_2 \\dN_2 / dt &= 0,6 * N_2 - 0,12 * N_2^2 - 0,22 * N_1 * N_2 ,\end{aligned}$$

где $r_1 = 0,4$ и $r_2 = 0,6$, $K_1 = 6$ и $K_2 = 5$, $a_{12} = 1,79$ и $a_{21} = 1,85$. Так как, $a_{12} > K_1 / K_2$ и $a_{21} > K_2 / K_1$, то в конкурентной борьбе "победителем" выйдет тот вид, у которого больше естественная скорость роста популяции. Из неравенства $r_1 < r_2$ следует, что лучшие шансы в конкурентной борьбе имеет *Trifolium repens*, который растет быстрее и достигает максимума листового индекса уже на 12 неделе с момента посева; *T. fragiferum* развивается медленнее, однако он имеет более длинные черешки и выше посаженные листья, что позволяет ему перейти в верхний ярус и избежать затенения.

Из учебника в учебник по экологии "перекочевывает" 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" с 1845 по 1935 г. (см., например, MacLulich, 1937; MacArthur, Connell, 1966; Одум, 1975; Дажо, 1975; Уиттекер, 1980; Гиляров, 1990 и мн. др.) и показанные на рис. 20.

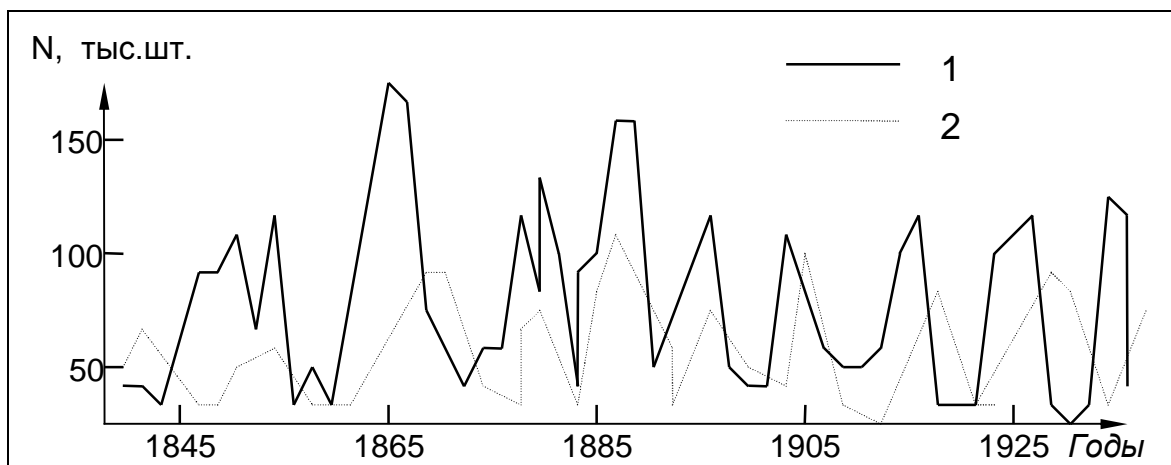


Рис. 20. Циклические колебания популяций зайца (1) и рыси (2) по данным о числе N заготовленных шкур

Всегда представлялось заманчивым получить удовлетворительное (качественное и количественное) описание динамики этой системы "рыси - зайцы", однако такого рода попытки (например, Leigh, 1968; Gilpin, 1973; Gomati, 1974) дали "невероятно плохие" (по-Гилпину; Gilpin, 1973, p. 728) результаты, что нашло отражение даже в названии его статьи: "Едят ли зайцы рысей? ("Do hares eat lynx?"). Попытки "усовершенствовать" модель Вольтерра и учесть в ней некоторые другие механизмы динамики этой системы (например, представления о логарифмической зависимости взаимодействия популяций, учет внутривидовой конкуренции и пр.) также не позволили удовлетворительно описать колебания численности популяций в реальной системе рыси - зайцы (см. табл. 14).

Привлечение дополнительной информации (солнечной активности, данных метеостанций "Moose Factory" и "Fort Hope" в районе Гудзонова залива) позволили методами самоорганизации синтезировать достаточно удовлетворительную (по качеству прогноза) модель, сильно отличающуюся от уравнений "типа Вольтерра" (Брусиловский, Розенберг, 1981) - в этом наглядно проявляются принципы системологии и несводимость объяснения и предсказания в рамках одной модели сложной системы (см. разд. 2.5 и 2.6). Это не означает, что аналитическая модель системы хищник - жертва бесполезна в экологических исследованиях; как отмечает Ю.М.Свиричев (1976, 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.

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 ближе к нормальному, что позволяет действовать им в более широких пространственно-временных границах (Маргалев, 1992).

Таблица 14

**Средняя относительная ошибка аппроксимации и прогноза численности рысей и зайцев
(Брусиловский, Розенберг, 1981, с. 87)**

Автор и название модели	Точность аппроксимации, %		Точность прогноза, %	
	зайцы	рыси	зайцы	рыси
В.Вольтерра (V.Volterra)	22	17	37	31
Д.Гомейтэм (J.Gomatam)	28	14	42	36
Е.Лейт (E.Leigh)	20	14	39	28
М.Гилпин (M.Gilpin)	14	12	32	24
Самоорганизация с запаздыванием аргументов	15	12	31	20
Самоорганизация с запаздыванием аргументов и солнечной активностью	13	11	30	20
Самоорганизация с запаздыванием аргументов, солнечной активностью, температурой воздуха и количеством осадков	6	5	14	9

ЗАКОН КОНГРУЭНТНОГО ПРИТЯЖЕНИЯ Михайловского - “реализованные ниши конгруэнтных популяций (соразмерных, соответствующих, совпадающих; представления о конгруэнтных популяциях развивал С.А.Северцов. - *Ремарка наша*), разошедшиеся по одной или нескольким осям фазового пространства (экологической ниши. - *Ремарка наша*), характеризуются максимальным перекрытием своих проекций на все остальные оси, включая физическое пространство и время” (Михайловский, 1988, с. 47). Система, взаимодействие в которой сводится лишь к отталкиванию (принцип конкурентного исключения Гаузе) не может быть устойчивой и обречена на гибель. Для ее стабилизации должны существовать и противоположные силы (принцип сосуществования).

“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 ре-

сурсов, когда продукт одного из конгруэнтных партнеров является ресурсом для другого” (Михайловский, 1988, с. 47).

ОБОБЩЕННАЯ МОДЕЛЬ КОЛМОГОВОРА (Свирижев, Логофет, 1978; Базыкин, 1985) - модель системы хищник - жертва:

$$\begin{aligned}dN_1 / dt &= a(N_1) * N_1 - V(N_1) * N_2 \\dN_2 / dt &= K(N_1) * N_2 ,\end{aligned}$$

где $a(N_1)$ - функция естественного прироста жертвы; $V(N_1)$ - трофическая функция хищника; $K(N_1)$ - коэффициент естественного прироста хищника. Когда $a(N_1) = r_1$, $K(N_1) = k \cdot b \cdot N_1 - m$, $V(N_1) = b \cdot N_1$, получаем классическое уравнение Вольтерра. Модель была предложена А.Н.Колмогоровым в 1936 г. Некоторые качественные предположения о характере функций a , V и K сводятся к следующему:

- хищники не "взаимодействуют" друг с другом (K и V не зависят от N_2);
- прирост числа жертв при наличии хищников за малый промежуток времени равен приросту в отсутствии хищников минус число жертв, истребленных хищниками;
- функция $a(N_1)$ в отсутствии хищников монотонно убывает с ростом численности жертв, переходя от положительных к отрицательным значениям;
- функция $K(N_1)$ с ростом численности жертв возрастает, переходя от отрицательных значений (обстановка голода) к положительным;
- $V(N_1) > 0$ при $N_1 > 0$.

Анализируя свою модель, А.Н.Колмогоров (1972, с. 103) отмечает, что в модели Вольтерра при $a(N_1) = r_1$ нарушается требование отрицательности $a(N_1)$ при больших N_1 .

МОДЕЛЬ СООБЩЕСТВА С ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ (Свирижев, Логофет, 1978) - модель динамики экосистемы из n 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, 1968). Матричный анализ системы n конкурирующих видов позволяет определить соотношение коэффициентов модели, при которых возможно устойчивое сосуществование n видов.

МЕТОДЫ (МОДЕЛИ) СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ - достаточно подробный обзор количественных методов (в первую очередь, статистических) оценки взаимоотношений ценопопуляций растений в фитоценозах провел В.И.Василевич (1988). Среди методов, которые он рассматривает, - 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; здесь следует назвать экспериментальные исследования С.Ф.Котова, 1982, 1983), корреляционный анализ

показателей жизненности растения и расстояния до его ближайшего соседа (высокое по абсолютной величине значение коэффициента корреляции свидетельствует о напряженности конкурентных отношений; этот метод может применяться для изучения как внутривидовых, так и межвидовых отношений) и метод оценки конкурентных отношений с использованием индекса К.Макгилchrista (С.МсGilchrist; см.: Василевич, 1972, 1988; Миркин и др., 1989, с. 54), предложенного в 1965 г. и оценивающего конкурентное преимущество вида i над j по среднему весу:

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

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:

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

Тогда значения этих индексов для биотипов *Festuca sulcata* (Сукачев, 1935), приведенных в табл. 12, будут:

$$\begin{array}{lll} \gamma_{AB} = -10,80, & \gamma_{AC} = 0,85, & \gamma_{BC} = 12,15, \\ \delta_{AB} = 29,40, & \delta_{AC} = 43,95, & \delta_{BC} = 33,45. \end{array}$$

Это позволяет определить следующее соотношение биотипов *Festuca sulcata* по их конкурентной способности: **A < C < B**.

Этот небольшой экскурс в один из разделов количественной (статистической) геоботаники призван еще раз продемонстрировать то, что у современных фитоценологов давно не вызывает сомнений: "...при совместном произрастании растения, вступая в конкурентные отношения и создавая особую фитосреду, оказывают друг на друга существенное воздействие" (Работнов, 1983, с. 104).

УРАВНЕНИЕ (ФОРМУЛА) ИВЛЕВА задает следующий вид трофической функции хищника от одной из жертв:

$$V(N_1) = V_i * (1 - \exp(-N_i / a_i)) ,$$

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 (1952). Иными словами, предполагается, что индивидуальный рацион хищника при росте плотности жертвы первоначально растет, а затем стабилизируется на некотором уровне ("выходит на плато"). Дальнейшие исследования канадского эколога К.Холлинга (С.Holling) позволили показать, что рост потребления хищником своей добычи по мере роста ее плотности может описываться (при сохранении общей тенденции "медленно запрягает - быстро едет") и другими формулами (например, S-образной кривой).

ПРАВИЛО КООПЕРАЦИИ ХИЩНИКОВ (Дедю, 1990) - 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 (1985, 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".

БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО Ивлева (Дедю, 1990) - правило, согласно которому межвидовое напряжение гораздо значительнее, чем внутривидовые отношения. Правило предложено В.С.Ивлевым (1955).

ФУНДАМЕНТАЛЬНАЯ ТЕОРЕМА ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА Фишера (Свиричев, 1974; Абросов, Боголюбов, 1988) - 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. Р.Фишером (R.Fischer), подробно проанализировано М.Кимурой (Kimura, 1958), а в работе Н.В.Тимофеева-Ресовского и Ю.М.Свиричева (1972) была показана глубокая связь этой теоремы с общей теорией оптимальных процессов.

Ю.М.Свиричев показал, что при учете мутационного и рекомбинационного процессов, нарушения панмиксии, нормальной сегрегации гамет и нестационарности среды основную формулировку теоремы Фишера можно сохранить, но вместо средней фишеровской приспособленности следует использовать новый тип осреднения - *обобщенную среднюю приспособленность популяции*. Интересно и высказывание Ю.М.Свиричева (1974, с.599), которым завершается статья в "Журнале общей биологии": "...приведенные выше рассуждения основаны на формальной аналогии. Поэтому при конкретной интерпретации популяционной модели в терминах теории игр необходимо быть крайне осторожным. И вообще любая телеологическая формулировка задач микроэволюции есть не что иное, как удобный формальный аппарат; трудно предположить, чтобы реальные популяции реальных биологических объектов обладали той телеологичностью, которую мы им приписываем в наших формальных моделях". Если к этому добавить слова Ю.М.Свиричева о моделях системы хищник-жертва (см. с.217), то становится понятным, 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 (именно такое определение понятию «теория» дается в "Большой Советской Энциклопедии", т. 25, с. 434).

5.5. 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», что и демонстрирует подборка цитат.

Ю.Одум (1975, с. 277, 303): "...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». 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 несколькими важным (т.е. операционально значимым) характеристикам".

Ю.М.Свирижев, Д.О.Логофет (1978, с. 217): "...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 (1980, с. 88): "...ниша - это термин, употребляемый для обозначения специализации популяции вида внутри сообщества".

Э.Пианка (1981, с. 261): "...общая сумма адаптаций особи или как все разнообразные пути приспособления данной особи к определенной среде".

Б.А.Быков (1983, с. 119): "...наиболее приемлемо определение «ниша места» - однородная в экологическом отношении часть биоценотической среды или свободной территории, занимаемая особью или группой особей одного или нескольких видов, принадлежащих к одной экобиоморфе".

Г.И.Шенброт (1986, с. 7): "...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 (1988, с. 31): "...ниша данного вида определяется его положением и его реакцией на факторы гиперпространства данного сообщества".

Б.М.Миркин с соавторами (1989, с. 121): "...ниша экологическая - совокупность характеристик, показывающих положение вида в экосистеме".

М.Бигон с соавторами (1989, с. 110): "...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..."

Н.Ф.Реймерс (1990, с. 304): "...ниша экологическая - место вида в природе, включающее не только положение вида в пространстве, но и функциональную роль его в сообществе (напр[имер], трофический статус) и его положение относительно абиотических условий существования (температуры, влажности и т.п.)".

И.И.Дедю (1990, с. 195): “ниша экологическая - функциональное место вида в экосистеме, определяемое его биотич[еским] потенциалом и совокупностью факторов внешней среды, к которым он приспособлен; совокупность условий жизни внутри экосистемы, соответствующих требованиям, предъявляемым к среде видом; специфич[еский] способ использования физич[еского] пространства обитания вида (пространственная ниша или микростация); функциональная роль (<<профессия>>), в основном пищевые взаимоотношения в сообществе (трофич[еская] ниша) и положение вида относительно градиентов внешних факторов (многомерная, или гиперпространственная ниша)”.

С.В.Симак (1995, с. 105): “...положение вида в биогеоценозе, комплекс его биоценологических связей и требований к абиотическим факторам среды называется экологической нишей”.

Л.Г.Наумова (1996, с. 27): “...экологическая ниша вида - это совокупность потребностей в ресурсах, временного ритма «работы по профессии» и занимаемого пространства”.

Интересную аналогию привел Р.Мак-Артур (MacArthur, 1968), отметивший, что экологический термин «ниша» и генетический термин «фенотип» - понятия родственные: оба они связаны с неопределенным числом характерных признаков, имеют некоторые общие параметры и весьма 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, 1988) говорить о "своем типе питания" для каждого вида растений, что делает понятие «экологической ниши» полезным и для фитоценологии. В.И.Василевич (1995, с. 76) определяет следующие направления дифференциации экологических ниш для растений:

- *разное время потребления ресурсов* - связано с разным временем роста; наиболее яркий пример расхождения во времени - синузия весенних эфемероидов (*Scilla*, *Corydalis*, *Gagea*) в широколиственных лесах; рост и развитие видов этой синузии происходит до распускания листьев деревьев и летней синузии травяного яруса - сныть (*Aegopodium podagraria*), звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*) и 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, большое количество луковиц эфемероидов представляет механическое препятствие для подземных органов видов летней синузии);
- *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) и этот "остаток" может использовать кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), характеризующаяся высокой теневыносливостью (Карпов, 1969);
- *использование специфических микроместобитаний* - примером могут служить эпифиты; так, в Эстонии и в странах Скандинавии в качестве эпифитов В.В.Мазингом (1966) были встречены бузина красная (*Sambucus ra-*

cemosa), звездчатка средняя (*Stellaria media*), береза (*Betula*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*).

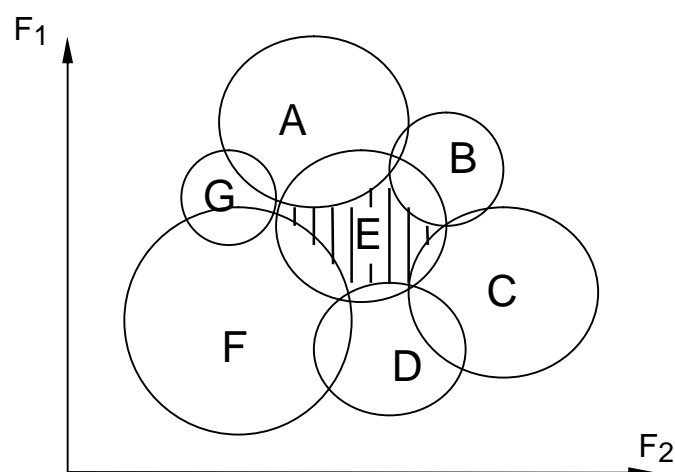
Все это позволяет сделать вывод о том, что если нельзя проводить полную аналогию между нишами животных и растений, то не следует и отказываться от представлений о дифференциации экологических ниш растений, хотя она "...более тонкая и потому труднее вскрываемая, чем разделение ниш у животных" (Миркин, 1985, с. 20-21).

КОНЦЕПЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ (McIntosh, 1974; Одум, 1975; Пианка, 1981) - 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.Пианка (Пианка, 1981) и Р.Giller (Джиллер, 1988), обзорах А.М.Гилярова (1978) и Г.И.Шенброта (1986); особенности концепции экологической ниши для растений рассмотрены в монографиях Б.М.Миркина (1985) и Л.Г.Наумовой (1996).

Вслед за Дж.Хатчинсоном (Hutchinson, 1957) **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, 1917) *, так и параметры взаимоотношений вида с "соседями" - **трофическая ниша** Ч.Элтона (Elton, 1927).

Многомерную экологическую нишу Дж.Хатчинсон называет еще и *фундаментальной* - 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. Соотношение фундаментальной ($E+AE+BE+EC+ED+EF$) и реализованной ниш (E , заштрихованная) в пространстве двух факторов (F_1, F_2) хорошо иллюстрируется следующей схемой (см., например, Пианка, 1981; Миркин, 1985, с. 19; Джиллер, 1988, с. 27):

* Понятия, близкие по смыслу к «экологической нише», встречаются еще в работах Ч.Дарвина и Э.Геккеля. П.Кэфней (Caffney, 1975) и А.М.Гиляров (1978) обнаружили, по-видимому, первое ("одноразовое") использование термина «экологическая ниша» - Р.Джонсоном (R.Johnson) в 1910 г. при описании распространения видов *Lepidoptera*.



В качестве примера представления пространства экологической ниши приведем данные Р.Роута (Root, 1967; Уиттекер, 1980, с. 98) по частоте захвата жертв различной длины, пойманных на разной высоте от поверхности почвы синезеленым мошколовом (*Polioptila caerulea*), обитающим в дубовых лесах Калифорнии (см. рис. 21).

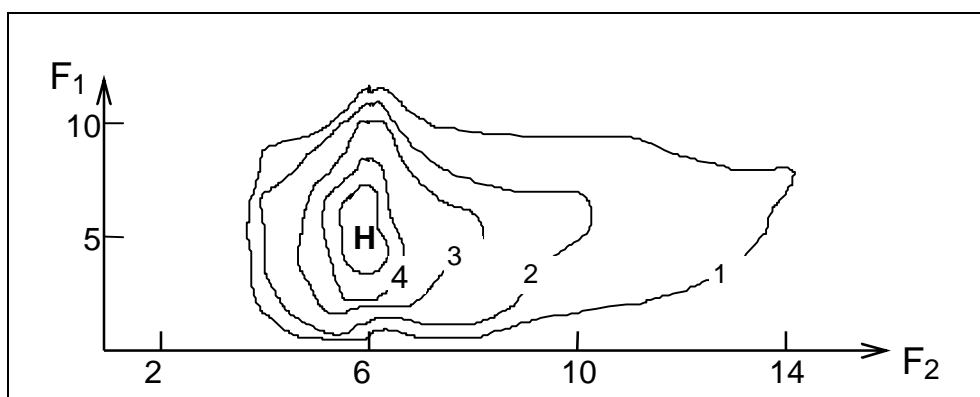


Рис. 21. Частота захвата жертв в двумерном пространстве ниши (F_1 - высота над поверхностью почвы, м; F_2 - длина жертвы, мм); максимальная частота захвата обозначена через Н, изономы указывают уменьшение по всем направлениям от максимального, %

Еще один пример экспериментального определения экологической ниши у некоторых видов луговых сообществ Венгрии можно почерпнуть из серии работ Г.Фекете с соавторами (Fekete et al., 1977). Статистическая обработка этой информации (Розенберг, 1980) методами дисперсионного анализа (см. табл. 15) позволяет сделать вывод, например, о сравнительно небольшой величине ниши у *Euphobia seguieriana* по фактору влажности почвы (тяготение к условиям большего увлажнения) и по фактору "максимальной глубины залегания

основной адсорбирующей массы корней" у *Fumana procumbens* (глубже 10 см) и *Euphobia seguieriana* (6-8 см).

Таблица 15

Сила влияния факторов на распределение некоторых видов влажных лугов Венгрии (Розенберг, 1980)

В и д ы	Увлажнение почвы (А)	Глубина корней (В)	АВ	А + В + АВ
<i>Festuca vaginata</i>	0,007	0,093 *	0,123	0,223
<i>Fumana procumbens</i>	0,048	0,354 **	0,174	0,576 **
<i>Euphobia seguieriana</i>	0,101 **	0,097 **	0,177	0,375 **
<i>Carex stenophylla</i>	0,018	0,070	0,053	0,141
<i>Centaurea arenaria</i>	0,017	0,089 *	0,067	0,173

Примечание. * и ** - сила влияния фактора достоверна для $p=0,85$ и $p=0,95$.

ГИПОТЕЗА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ДУБЛИРОВАНИЯ (Дедю, 1990) - 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 на паразита, грызуны на копытных и пр.). Фактически, данная гипотеза выражает представление о том, что ниша - это свойство сообщества (в противовес представлениям о нише, порождаемой тем, кто ее занимает; Patten, Anuble, 1981). 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 не близкородственные таксономически виды. Ю.Одум (1975, с. 470) и В.Клэфем (Clapham, 1973) приводят такой пример. Кактусы (сем. *Cactaceae*) широко представлены в пустынях Нового Света и полностью отсутствуют в Старом Свете; однако молочаи (сем. *Euphorbiaceae*) африканских пустынь выглядят точно так же, как кактусы - это суккуленты с колючками, как у кактусов. Э.Пианка (Pianka, 1975) приводит пример экологической эквивалентности среди пустынных ящериц: в пустынях Северной Америки и Австралии существуют по одному виду рогатых ящериц, специализированных к питанию муравьями, по одному виду ящериц среднего размера, питающихся другими ящерицами, и по одному виду длинноногих ящериц, обитающих на открытых пространствах между растениями (такие же пары среди ящериц, обитающих под землей, отмечены в Африке и Австралии). Еще больше примеров экологически равноценных видов известно у птиц - на рис. 22 представлено 9 пар таких птиц (Karr, James, 1975; Джиллер, 1988, с. 30).

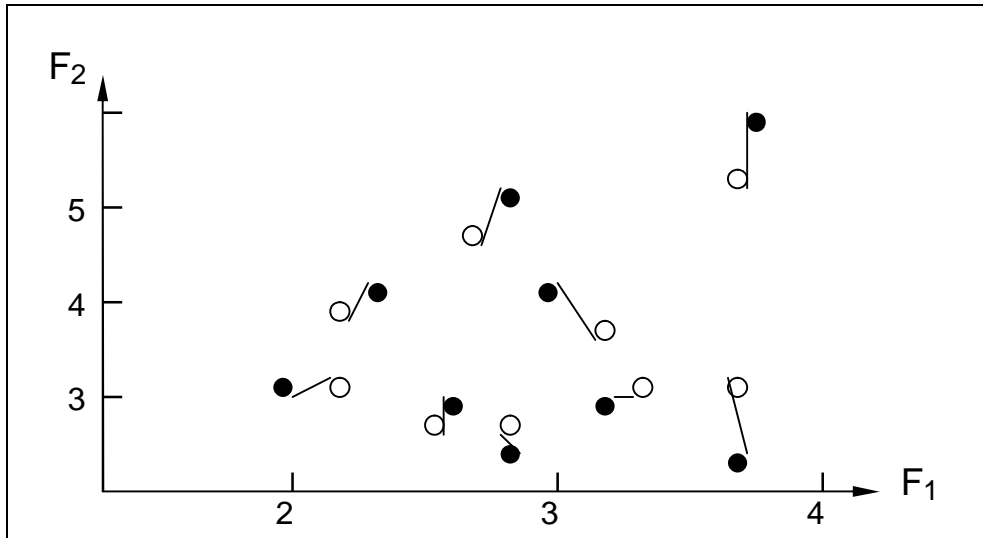


Рис. 22. Сходство морфологических признаков у экологически эквивалентных птиц в Панаме (темные кружки) и Либерии (светлые кружки); F_1 - кубический корень из веса птиц; F_2 - отношение крыло/цевка

“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; Джиллер, 1988, с. 30-31).

ПРИНЦИП "ПЛОТНОЙ УПАКОВКИ" ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ Мак-Артура (*дифференциации экологических ниш*; Реймерс, 1990) - 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-стратегии, разд. 5.2) 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. 23 схематично представлен процесс дифференциации и плотной упаковки видов. Достаточно сильно конкурирующие виды (а) с высокой степенью

перекрывания по фактору F в ходе сукцессии будут стремиться "разойтись" по этому фактору (b) в силу принципа конкурентного исключения Гаузе (разд. 5.4). В освободившееся экологическое пространство внедрится новый вид (c), увеличивая его размерность (например, за счет более глубокой корневой системы).

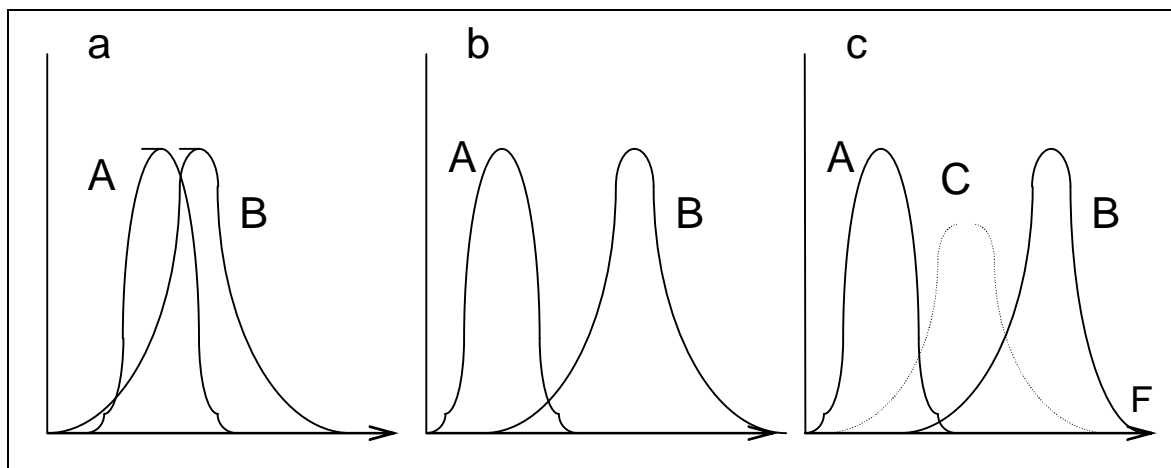


Рис. 23. Схема, иллюстрирующая процесс внедрения в сообщество новых видов и их плотной упаковки

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; Шенброт, 1986).

Как подчеркивает Р.Уиттекер (1980, 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 (Свирежев, Логофет, 1978) - 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 (MacArthur, 1969, 1970).

МОДЕЛЬ МНОГОМЕРНОЙ (ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ) НИШИ Хатчинсона (n -мерного гиперобъема; Одум, 1975; Миркин, 1985; Джиллер, 1988; Гиляров, 1978, 1990) - 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. 24 даны схемы представления двумерной и трехмерной экологических ниш по Хатчинсону (см.: Бигон и др., 1989, т. 1, с. 108; Гиляров, 1990, с. 164).

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

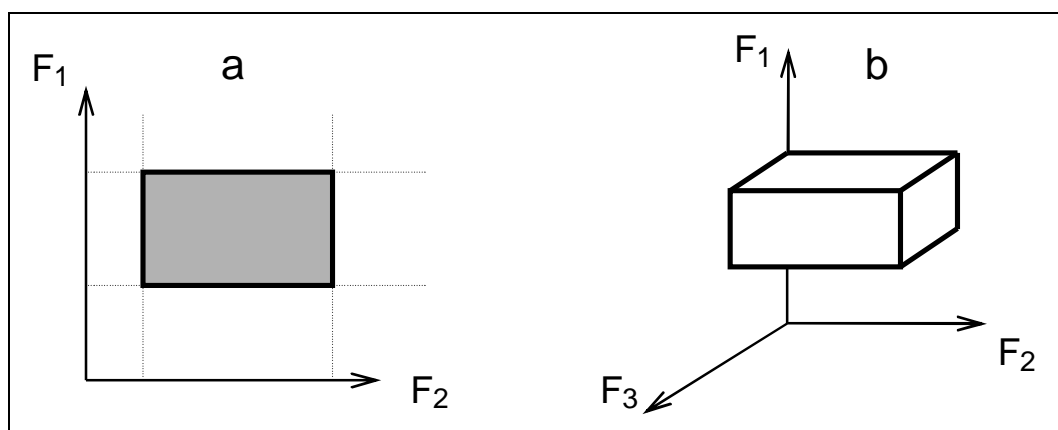


Рис. 24. Модель двумерной (а) и трехмерной экологической ниши (б); F_i - отдельные факторы пространства экологических ниш

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 (разд. 5.1) и модели колоколовидного распределения вида вдоль градиентов среды (разд. 5.8). Иными словами, "...в пределах гиперобъема ниши существуют зоны, различающиеся по вероятности выживания в них" (Гиляров, 1978, с. 434).

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 (разд. 5.1). 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), позволяющие свести многообразие факторов воздействия к малому числу независимых и обобщенных компонент. Так, Т.Шенер (Schoener, 1974) показал, что для "разделения" совместно обитающих близких видов животных достаточно 2-3-х "обобщенных" факторов - местообитание (чаще всего наблюдается расхождение видов в пространстве), пища (значительно реже) и время (совсем редко). Вопрос о связи размерности ниши с числом видов в сообществе, по-видимому, не имеет однозначного ответа, хотя ряд исследователей (MacArthur, Levins, 1967; Schoener, 1974) предполагают рост средней размерности ниши с ростом числа видов (невысокий коэффициент ранговой корреляции $\cong +0,28$).

Ширина ниши - возможность популяции в использовании того или иного ресурса (по отношению к одному фактору). Г.И.Шенброт (1986) 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 (разд. 5.8), представленная на рис. 25, 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* σ^2 (величина σ оценивает ширину ниши - малые значения σ свидетельствуют об узкой специализации вида по ресурсу x). Если центры n видов равномерно расположены вдоль градиента x , то обозначим расстояние между соседними центрами видов через d . Тогда отношение d / σ будем рассматривать как меру плотной упаковки видов.

Необходимым условием для совместного существования видов является неравенство $d / \sigma > 1$; принцип плотной упаковки видов указывает на тот факт, что популяции в экосистеме стремятся к достижению ситуации, при которой $d / \sigma > 1$ для видов, стоящих рядом на градиенте данного ресурса. Обычно, $d / \sigma < 1$ свидетельствует о наличии сильной конкуренции за данный ресурс, а $d / \sigma > 3$ позволяет считать, что между видами вообще нет взаимодействия (Джиллер, 1988). Р.Мак-Артур и Р.Левинс (MacArthur, Levins, 1967) установили, что для успешной инвазии видов в зоны "ослабления конкуренции" (рис. 23 б) должно выполняться условие $d / \sigma > 1,56$; подчеркнем, что эти оценки справедливы для идеализированного (модельного) сообщества.

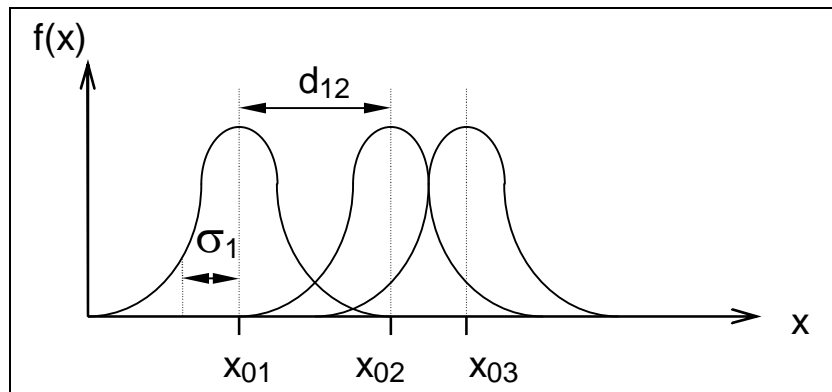


Рис. 25. Одномерный спектр ресурса x и перекрытие экологических ниш, заданных кривыми нормального распределения (Свиричев, Логофет, 1978, с. 220; Джиллер, 1988, с. 53)

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 (разд. 5.1). С другой стороны, широко распространенным видам свойственна *эврибионтность* (Гиляров, 1978; см. также разд. 5.1), что позволяет ожидать положительной корреляции между шириной экологической ниши по отдельным осям гиперпространства.

ПРАВИЛО ОБЯЗАТЕЛЬНОСТИ ЗАПОЛНЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ (Реймерс, 1990) - пустующая экологическая ниша, как правило, естественно заполняется (см. рис. 23 с). Сразу заметим, что лучше говорить о "псевдопустующих" экологических нишах, так как "природа не терпит пустоты" (например, в бамбучниках Южного Сахалина нет мелких хищников, но их экологическая ниша заполнена серыми крысами - грызунами с хищными наклонностями). Классическим примером заполнения "свободного" нишевого пространства может служить возникновение новых заболеваний (ВИЧ-инфекция) - победа над многими инфекционными заболеваниями "освободило место" для новых.

ПРАВИЛО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ОПТИМУМА (Дедю, 1990; Реймерс, 1990) - в центре видового ареала (x_0), как правило, имеются оптимальные для вида условия существования, которые ухудшаются к периферии области его обитания (см. рис. 21 и 25).

ПРАВИЛО ХАТЧИНСОНА (Hutchinson, 1959; Джиллер, 1988) - отношение размеров морфологических признаков (или соответствующее ему отношение весов) сосуществующих симпатрических видов при минимальной конкуренции (особенно, если это касается размеров пицедобывательных структур или тела у позвоночных и беспозвоночных), как правило, постоянно и равно 1,3 (для веса - 2). Имеются многочисленные примеры, подтверждающие это правило - исследования на пауках, жуках-скакунах, ящерицах, саламандрах, белках, летучих мышах и пустынных грызунах (см.: Джиллер, 1988).

Особенно много примеров дало изучение птиц. В монографиях по экологии (см., например, Уиттекер, 1980, с. 92; Быков, 1983, с. 119; Джиллер, 1988, с. 55) распространен пример размещения ниш у восьми видов голубей (*Ptilinopus* и *Ducula* sp.), обитающих в тропическом дождевом лесу Новой Гвинеи и питающихся плодами разных размеров (см. табл. 16).

Таблица 16

Постоянная Хатчинсона для плодоядных голубей на Новой Гвинеи (Diamond, 1973)

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

5.6. 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" (Алимов, 1993, с. 653). Интерес к проблеме оценки и сохранения биологического (экологического) разнообразия определяется целым рядом причин.

Биологическое разнообразие - "...главный параметр эволюционного процесса, одновременно его итог и фактор, действующий по принципу обратной связи" (Чернов, 1991, с. 499). Поэтому можно согласиться с С.С.Шварцем (1973), считавшим, что эволюция экосистем связана не только (и не сколько) с продукционными процессами, а со способностью экосистем достигать состояния стабильности, которая, в свою очередь, определяется разнообразием. По выражению Р.Уиттекера (1980, с. 120) "...эволюция разнообразия создает предпосылки для дальнейшей эволюции разнообразия".

Научный (академический) интерес к проблеме биоразнообразия связан с возможностью познания механизмов формирования структуры сообществ и экосистем разного масштаба. Механизмы устойчивости в пределах "биологической иерархии" (разд. 2.5) базируются на разнообразии - от молекулярного до экосистемного уровня (Соколов, 1994). Так, сама жизнь могла возникнуть лишь в условиях разнообразия молекулярных структур (Кальвин, 1971), а видовое разнообразие, имея общую тенденцию к увеличению по градиенту от арктических, антарктических и альпийских условий к условиям тропических равнин (Уиттекер, 1980), отражает степень благоприятности и стабильности условий среды, соотношение типов эколого-ценотических стратегий видов (см. разд. 5.2), время существования сообщества, режим нарушений и ряд других характеристик (Наумова, 1996). Как подчеркивает Р.Уиттекер (1980, 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 точность его учета представлены в табл. 17.

Как отмечают В.Е.Соколов и М.И.Шатуновский (1996), сейчас происходит самое значительное за последние 65 млн. лет исчезновение видов растений и животных, наблюдается деградация и гибель многих ценных ресурсных сообществ (в первую очередь - тропические леса, в которых на площади в 1 га можно встретить до 200 видов только древесных растений, не считая тысяч видов беспозвоночных, нескольких десятков птиц и других многочисленных животных; прибрежные коралловые рифы с огромным многообразием водных беспозвоночных и сотнями видов рыб; в умеренной зоне распахиваются степи, повсеместно загрязняются реки и воды мирового океана).

Теоретическая скорость исчезновения видов должна составлять 4 вида в год (Рейвен, 1994), сегодня скорость исчезновения видов превышает естественный ход эволюции в среднем в 5000 раз (Соколов, Шатуновский, 1996, с. 422). Средняя продолжительность существования вида - около 4 млн. лет, на Земле существует по разным оценкам до 10 млн. видов. С такой скоростью исчезновения видов весьма вероятно, что половина видов наземных организмов может исчезнуть в ближайшие 50 лет.

Основные факторы, влияющие на точность учета биологического разнообразия растительных сообществ (Розенберг, 1989, с. 77; Наумова, 1996, с. 67-68)

Фактор	Изменение разнообразия и точности его учета
Время проведения описания (сезон)	Неоднозначно (эффект сменодоминантности)
Возраст сообщества	Тенденция роста с возрастом
Модель "карусели" (разд. 5.3)	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 (разд. 5.2)	Уменьшается при наличии виолентов
Ценотические отношения	Увеличивается с ростом конкуренции
Режим нарушений	Повышается при умеренном режиме нарушений
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

Различают три основные причины, по которым для человечества важно остановить этот процесс исчезновения наших "меньших братьев" (Соколов, Шатуновский, 1996):

- 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 тыс. видов цветковых растений 3 тыс. имеют пищевое значение, около 200 - освоены и только 20 из них имеют наибольшее экономическое значение; из 23 тыс. видов рыб регулярно используется в пищу около 900, основу мирового потребления составляют только 12 видов, половина мирового промысла рыбы базируется всего на 4 видах - перуанском анчоусе, южно-африканской сардине, японской сардине и минтае; Global Biodiversity, 1992);
- морально-эстетические факторы -

*Мы нынче растеряли васильки,
Растущие среди ржаного дива.
Мы дружно их клеймили:
Сорняки! -
Да, сорняки...
Но - до чего красивы!
Лев Куклин.*

Экономический (и, соответственно, политический) интерес к биоразнообразию вполне понятен (Гиляров, 1996). Во-первых, биоразнообразие само по себе есть материальный ресурс - обитающие в дикой природе организмы могут представлять ценность для селекции и служить источниками тех или иных веществ, используемых в фармакологии, пищевой промышленности, парфюмерии и т.п. Один из наиболее известных примеров такого рода - препарат из дикого, произрастающего на о.Мадагаскар, вида барвинка (*Catharanthus roseus*), оказавшийся очень эффективным против детской лейкемии и принесший материальную выгоду, оцениваемую уже сотнями миллионов долларов (!). Во-вторых, понятие биоразнообразия играет в некотором смысле знаковую роль, поскольку оказывается символом "наиболее разнообразного" биома тропических лесов, которые, согласно популярному (хотя и не всегда верному) мнению, имеют ключевое значение для формирования газового режима атмосферы.

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

КОНЦЕПЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО (ЭКОЛОГИЧЕСКОГО) РАЗНООБРАЗИЯ (Уиттекер, 1980) - сообщества различаются по числу и "значимости" (предпочтительнее измерять значимость продукцией видов - количеством сухого органического вещества, произведенного на единицу площади или объема в единицу времени) входящих в них видов.

ГИПОТЕЗЫ АЛЬФА-, БЕТА- И ГАММА-РАЗНООБРАЗИЯ - Р.Уиттекер (R.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 выравненностью 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, HC] - отрезка градиента среды, вдоль которого меняется половина видового состава сообщества; таким образом, полная смена видового состава соответствует 2HC);

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

Р.Уиттекер, 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 и А.Гибсона (Brown, Gibson, 1983) и Ю.И.Чернова (1991) формы и типы разнообразия могут быть представлены в следующем виде (см. табл. 18).

В качестве примера изменения альфа-разнообразия приведем данные Н.Н.Выгодской с соавторами (1971, с. 60). Исследование проводилось в травяных сообществах лиственных и хвойных лесов подзоны елово-широколиственных лесов на дерново-подзолистых почвах Московской области. Альфа-разнообразие оценивалось индексом Шеннона-Уивера ED_1 (см. далее модели разнообразия); на рис. 26 приведено изменение этого индекса под воздействием освещенности и массы подстилки.

Еще один пример изменения альфа-разнообразия комплексов жуужелиц (*Carabidae*) в агроценозах под воздействием комплексного градиента "расстояние от источника воздействия" (загрязнение, рекреационные нагрузки) представлен на рис. 27 по данным В.Ф.Феоктистова (1995, с. 97). 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).

Пример, построенный по данным В.Б.Голуба (1986), изменения бета-разнообразия, измеряемого числом выделенных ассоциаций классификации растительности поймы Волги, заимствован из работы Л.Г.Наумовой (1996, с. 72). На рис. 28 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.

Наконец, на рис. 29 и 30 представлен характер изменения гамма-разнообразия [число видов в конкретных флорах на градиенте север-юг (Средне-Сибирское плато) по материалам Л.И.Малышева (Malyshev, 1993; Наумова, 1996, с. 74) и число видов в конкретных фаунах жуужелиц (*Carabidae*) на территории Таймыра по материалам Ю.И.Чернова и Л.Д.Пенева (1993, с. 523)].

**Формы и типы разнообразия по Р.Уиттекеру
(Whittaker, 1977; Чернов, 1991, с. 501)**

Инвентаризационное разнообразие	Дифференцирующее разнообразие
<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)	

ГИПОТЕЗА КРАЕВОГО (ЭКОТОННОГО) ЭФФЕКТА (Одум, 1975) - 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 велика общая протяженность границ в регионе. В известном смысле, проявление экотонного эффекта можно рассматривать как еще один фактор, подтверждающий правомочность концепции континуума (см. разд. 5.8).

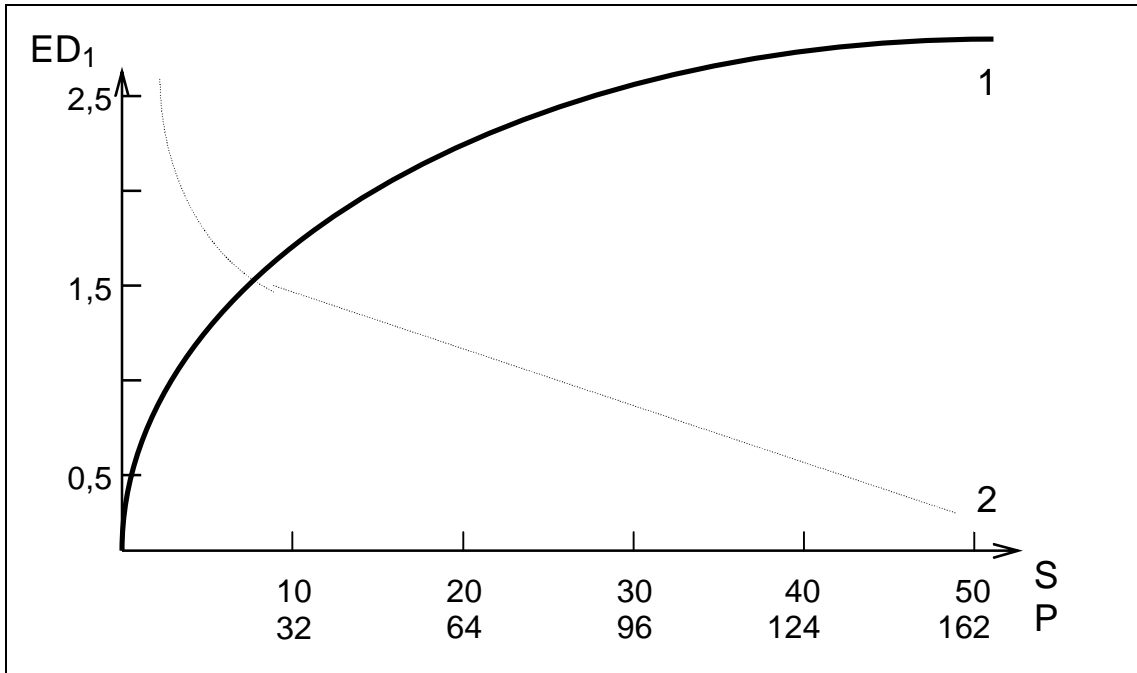


Рис. 26. Зависимость разнообразия травяных сообществ лесов ED_1 (в битах) от пропускания света (S , в %) - кривая 1 и массы подстилки (P , в г сух. веса) - кривая 2

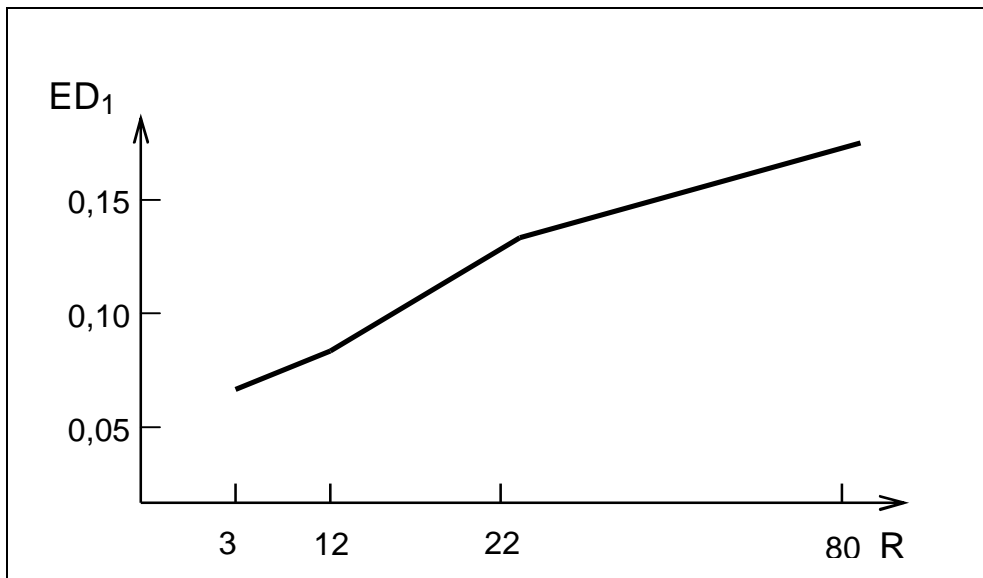


Рис. 27. Зависимость разнообразия жужелиц ED_1 (в битах) от расстояния (R , км от источника)

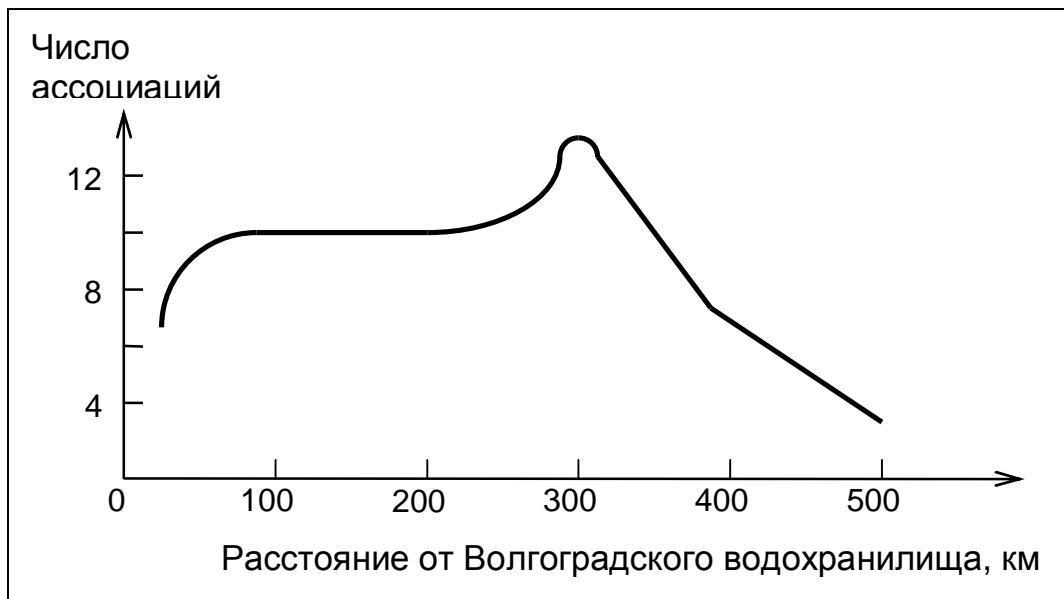


Рис. 28. Изменение бета-разнообразия растительности поймы нижнего течения р.Волги

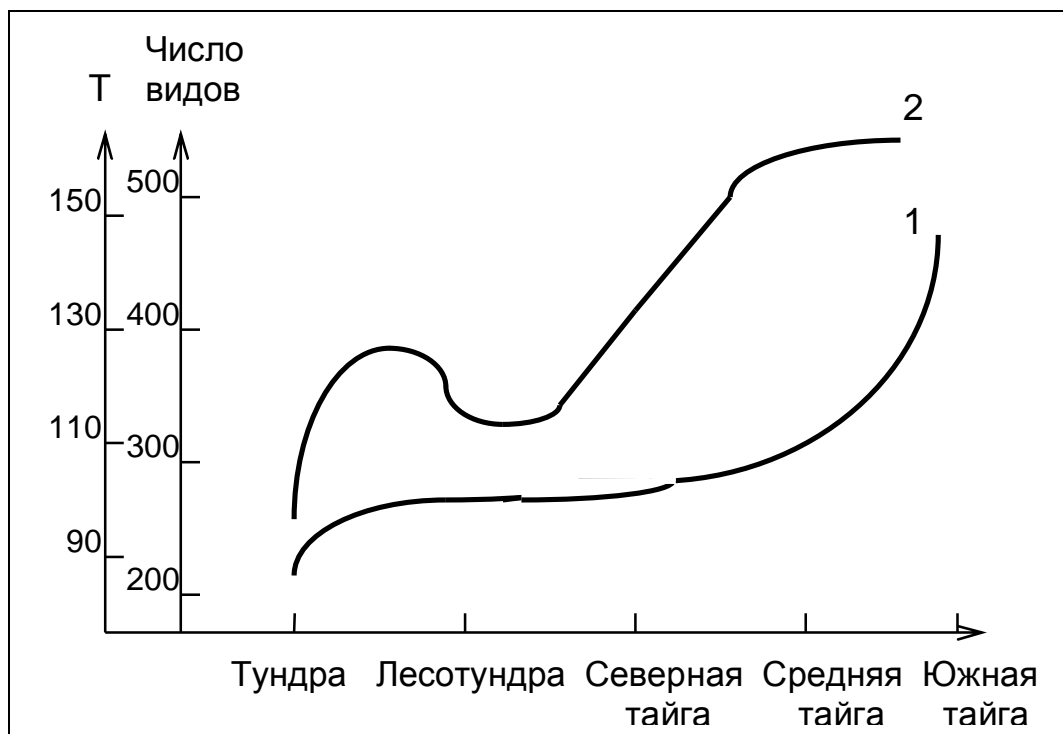


Рис. 29. Изменение гамма-разнообразия (кривая 1) растительности на градиенте "тундра - южная тайга"; Т - число дней с температурой выше $+5^{\circ}\text{C}$ (кривая 2)

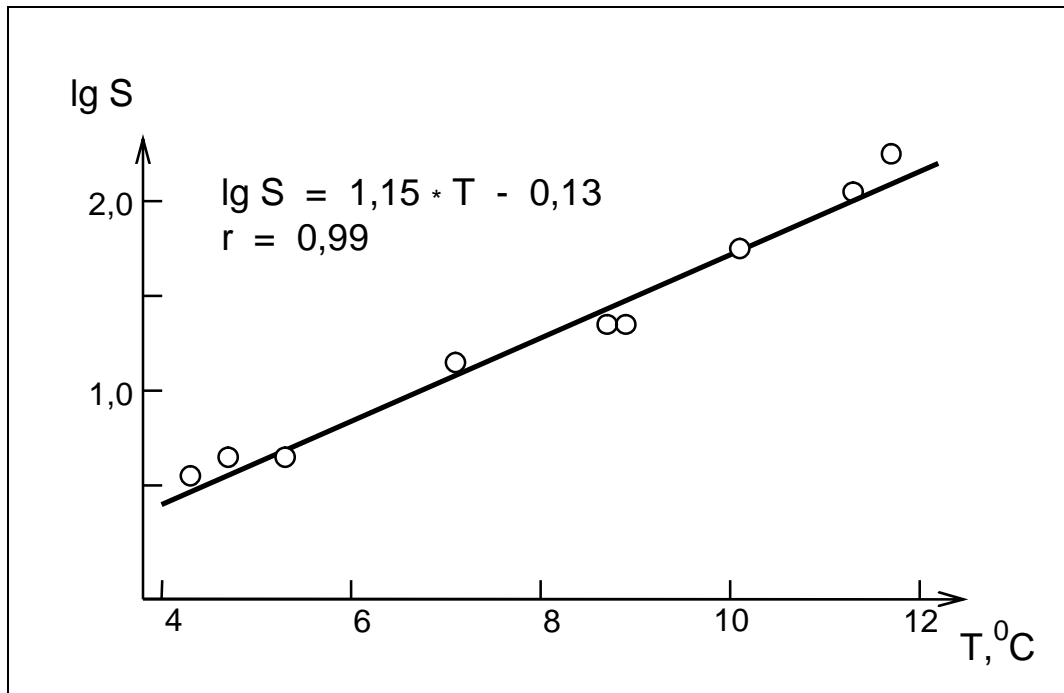


Рис. 30. Зависимость гамма-разнообразия (число видов S в конкретных фаунах жужелиц) от среднеиюльской температуры

"Экологическое" определение экотона (Одум, 1975, с. 203): "...экотон представляет собой переход между двумя и более различными сообществами (физиологически различимыми. - *Ремарка наша*), 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 экотонных 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 (Коломыц, 1987, 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 (Коломыц, 1994) - 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". Подробный анализ структуры экосистем этого объекта и прогноз изменения ландшафтных границ бореального экотона Волжского бассейна при глобальных изменениях климата выполнен в специальной работе "Экология ландшафтов Волжского бассейна в системе глобальных изменений климата (прогнозный Атлас-монография)", изданной в Институте экологии Волжского бассейна РАН в 1995 г.

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 (1975) 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 (Новиков, 1980; Дедю, 1990) - сформулированные А.Тинеманом (A.Thienemann) в 1939 г. законы экологического разнообразия, согласно которым:

- чем разнообразнее условия существования в пределах биотопов (больше размерность экологической ниши; разд. 5.5), 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 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. 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.) и периодическое массовое развитие в тундре всего двух видов грызунов (леммингов; Чернов, 1991). Данный принцип сформулирован и как правило Крогеруса (см. далее).

ЗАКОНЫ РАЗНООБРАЗИЯ Жаккара (Дедю, 1990) - установленные на примере фитоценологических объектов в 1928 г. французским флористом П.Жаккаром (P.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 (Розенберг, 1989) 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_γ - площадь, определяемая гамма-разнообразием, S_α - альфа-разнообразием):

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

Интересно отметить, что первое слагаемое этой формулы с точностью до коэффициентов совпадает с формулой Ю.А.Домбровского и Ю.В.Тютюнова (1987, с. 5), выведенной для зависимости числа встреченных видов от площади изолята в соответствии с теорией Р.Мак-Артура (MacArthur, Wilson, 1967) и экспериментально установленной зависимостью числа видов на 100 м^2 (n_{100}) с величиной S_{opt} в м^2 при описании пустынных, сухостепных и степных сообществ Монголии (Миркин, Розенберг, 1978, с. 150):

$$S_{\text{opt}} = 250 \cdot \exp(-0,08 \cdot n_{100}) ,$$

[естественно, что эта эмпирическая формула применима только для данных типов растительных сообществ и только в области интерполяции (т.е. для $10 < n_{100} < 50$ видов); в других ситуациях коэффициенты уравнения будут иными].

На рис. 31 схематично представлен график изменения площади описания S (сплошная линия) в зависимости от числа видов n_S .

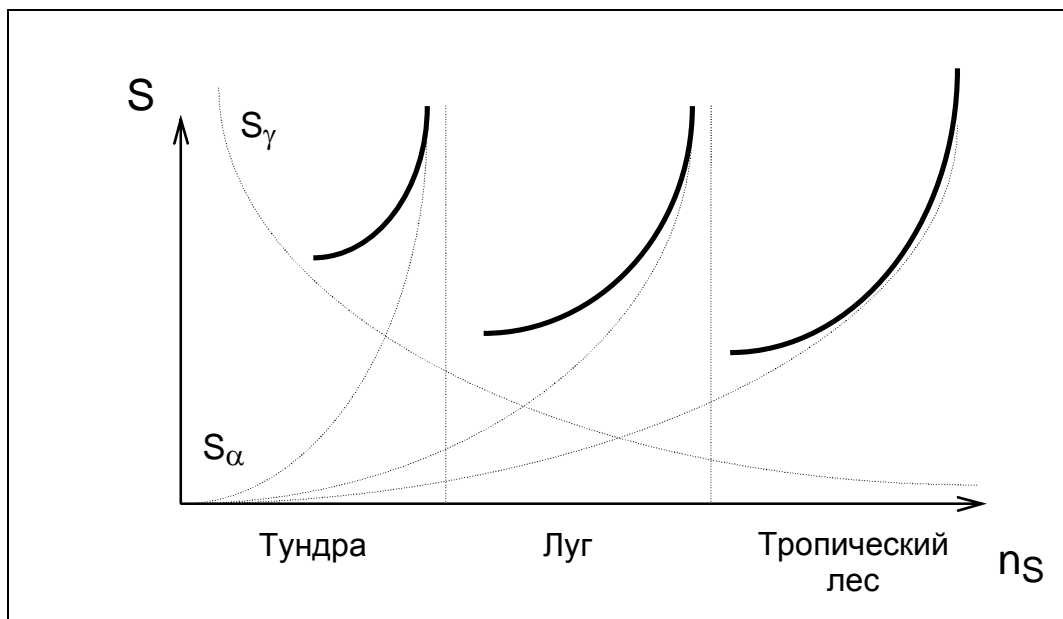


Рис. 31. Теоретическая кривая изменения площади описания в зависимости от числа видов

Для иллюстрации работоспособности соотношения предложенной модели "число видов / площадь" продемонстрируем оценку величины p^* в ряде работ по количественной классификации растительных сообществ в различных типах растительности (см. табл. 19).

Таблица 19

Доля встреченных видов (p^*) в одном описании площади S для различных геоботанических объектов, которые были классифицированы с помощью количественных методов

Тип растительности	Размер площадок (м x м)	p^* (%)	Авторы *
Сосновый лес (Карельская АССР)	0,33x0,33	1,0	Г.Г.Герасименко, 1977
Луга горно-лесной зоны Башкирская АССР)	0,33x0,33	0,4	Б.М.Миркин, Г.С.Розенберг, 1977
Засоленные марши (Великобритания)	0,5x0,5	1,2	J.A.Lee, 1977
Хвойные леса восточной части Каскадных гор (США)	0,5x0,5	1,6	R.Moral, D.Deardorfi, 1976
Каменистые степи Средней Чехии (ЧССР)	0,5x0,5	1,2	M.Pivniikova, 1973
Болотная растительность	1x1	4,0	D.H.Vitt, N.G.Slack, 1975
Пустоши и луга Голландии	3x2	27,4	M.Werger, 1973
Верещатники открытых приморских утесов (Великобритания)	3x3	30,3	F.B.Goldsmith, 1973
Растительность юго-западного побережья оз.Эри (Канада)	5x2	48,4	G.Bradfield, L.Orloci, 1975
Тугайные леса (Средняя Азия)	5x5	86,9	Б.М.Миркин, С.Н.Сагитов, 1971
Степи Северо-Восточного Хангая (МНР)	10x10	99,6	Р.Ш.Кашапов и др., 1975
Незасоленные марши (Египет)	14x14	100	M.A.Ayyad, 1976
Саванны (Центральная Африка)	25x10	100	G.Bouxin, 1975
Злаковники национальных парков (Канада)	91x61	100	P.W.Stringer, 1973

Примечание. * Библиографию работ см. в обзоре Б.М.Миркина и Г.С.Розенберга (1979).

Анализ табл. 19 позволяет сделать вывод о практически полном отсутствии планирования размеров пробных площадей для данной цели (цель - количественная классификация растительных сообществ): 80% видов (рекомендуемая величина p^*) учтено лишь при классификации тугайных лесов Средней Азии. В остальных случаях либо размеры пробных площадей явно занижены (например, для первых шести объектов таблицы каждое описание несет информацию о менее 5% видов растительных сообществ, что не позволяет считать классификации достоверными; справедливости ради отметим, что при изучении луговой растительности горно-лесной зоны Башкирии задачей исследования была не классификация растительности, а анализ микрогруппировок - иная цель исследования продиктовала и другой размер пробных площадок), либо площадки слишком велики, что делает геоботаническое исследование экономически неэффективным. Для учета в описании 80% видов можно рекомендовать следующие размеры площадок:

- для степной растительности Монголии - 6х6 м,
- для незасоленных маршей Египта - 2,5х2,5 м,
- для саванн Центральной Африки - 3х3 м
- для злаковников Канады - 6х6 м [при этом в последнем случае эффективность исследования может быть повышена более чем в 150 раз (!)].

Сложность задачи формализации выбора размеров площади описания часто отмечается геоботаниками. Например, В.И.Василевич (1969, с. 187) 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 (1982, с. 102), приводя таблицу приблизительных минимальных размеров пробных площадок для различных растительных сообществ (по данным Г.Элленберга).

МОДЕЛИ (ИНДЕКСЫ) РАЗНООБРАЗИЯ (Pielou, 1975; Федоров, 1978; Левич, 1980; Уиттекер, 1980; Песенко, 1982; Миркин и др., 1989; Мэгарран, 1992) - различные формализации, связывающие число видов и число особей в сообществах. Наиболее распространенными являются:

индекс Шеннона-Уивера (C.Shannon, W.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** (R.Fischer, A.Corbet, C.Williams) -

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

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

- **показатель Симпсона** (E.Simpson; у Р.Маргалефа - **Гайни—Симпсона**; C.Gini) -

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

- **индекс Макинтоша** (R.McIntosh) -

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

- **индекс Бриллюэна—Маргалефа** (L.Brillouin, R.Margalef) -

$$ED_5 = 1 / N * \{ \log_2(N! / [n_1! * n_2! * ... * n_S!]) \} ,$$

- **индекс Глисона** (H.Gleason) -

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

- **семейство средних степенных Хилла** (M.Hill) -

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

В последнем случае при разных значениях параметра **a** можно получить целый спектр индексов разнообразия. Так, **ED₇(0) = S**, **ED₇(1) = f(ED₁)** - экспоненциальный индекс Шеннона-Уивера, **ED₇(2) = 1 / ED₃**.

МОДЕЛИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗНАЧИМОСТИ ВИДОВ (Уиттекер, 1980)
- формализация кривых относительных оценок значимости видов в сообществе:

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

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

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

- гипотеза "перехвата" экологических ниш, или геометрический ряд И.Мотомуры (I.Motomura) -

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

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 о формировании видами оценок значимости в соответствии с логнормальным распределением Ф.Престона (F.Preston) -

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

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

где **S_r** - число видов в октаве, удаленной на **R** октав от модального интервала, содержащего **S₀** видов; **a** = const - постоянная, связанная со стандартным отклонением данного распределения, которая часто оценивается величиной **a** = 0,2 .

Модели распределения значимости видов, фактически, позволяют ответить на вопросы: как происходит деление пространства ресурсов (экологических ниш) между видами и каким образом формируются количественные соотношения между значимостями видов. На рис. 32 представлены три теоретические кривые, соответствующие моделям Мак-Артура, Мотомуры и Престона, заимствованные из работы Р.Уиттекера (1980, с. 100).

В той же работе Р.Уиттекера (1980, с. 105) 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.

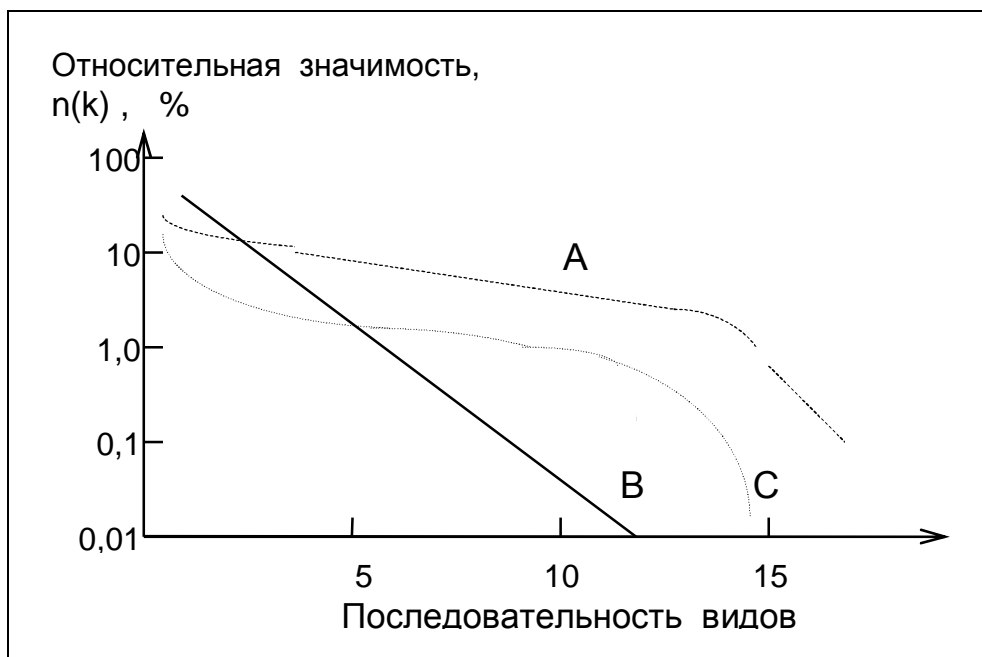


Рис. 32. Кривые значимости видов: А - модель Мак-Артура, В - модель Мотомуры ($C = 0,5$), С - модель Престона

ПОСТУЛАТЫ ВИДОВОГО ОБЕДНЕНИЯ (Реймерс, 1990) - 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 (*"незванный гость хуже..."*);
- 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 антропоцентрической 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 (B.Commoner) - природа "знает" лучше - nature knows best**).

ПРАВИЛО МОНОРА ОБ УСЛОВИЯХ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ РОДА ОДНИМ ВИДОМ (Дедю, 1990) - в однородных условиях и на ограниченной территории какой-либо род, как правило, представлен только одним видом. Правило сформулировано А.Монором (A.Monar) в 1919 г.

ПРАВИЛО КРОГЕРУСА О ДОМИНИРОВАНИИ ВИДОВ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ (Дедю, 1990) - в биотопах с экстремальными условиями, как правило, доминируют узкоспециализированные виды с относительно большим количеством особей. Это правило, сформулированное Р.Крогерусом (R.Krogerus) в 1932 г., "перекликается" с биоценотическими принципами Тинемана.

ПРАВИЛО ДЕ КАНДОЛЯ-УОЛЛЕСА (ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ; Дедю, 1990) - 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 снижением роли абиотических (для заполярных экосистем главную роль играет экстремальность факторов среды). Правило независимо друг от друга сформулировали А.Де Кандоль (A.De Candolle) в 1855 г. и А.Уоллес (A.Wallece) в 1859 г. Много убедительных примеров, подтверждающих справедливость этого правила, можно найти в монографии французского географа Э.Реклю (E.Reclus) "Земля. Описание жизни земного шара. Том X. Жизнь на Земле" (1872).

Еще одну особенность проявления этого правила подчеркивает Ю.И.Чернов (1991, 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 заложено 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 (Неронов и др., 1993): например, значительно различаются зоогеографические деления Земного шара, полученные по стрекозам (Белышев, Харитонов, 1981, 1983) и по фауне птиц и млекопитающих А.Уоллеса (Wallece, 1876).

ПРАВИЛО МИНИМУМА ВИДОВ Ремане (Дедю, 1990) - парадокс соленоватых вод, согласно которому минимум разнообразия морских и пресноводных видов животных наблюдается, как правило, в экотонной зоне (при солености 5-8‰); это правило известно и как "*эффект Ремане*" (A.Remane, 1948).

ПРАВИЛО ДАРЛИНГТОНА (СВЯЗИ РАЗМЕРОВ ОСТРОВА С ЧИСЛОМ ВИДОВ; Darlington, 1957; Реймерс, 1990) - уменьшение площади острова в десять раз, как правило, сокращает число живущих на нем животных (в частности, амфибий и рептилий) вдвое. В качестве подтверждения этого правила Ф.Дарлингтон (1966, с. 405) приводит следующую схему приблизительного со-

отношения площади островов Вест-Индии и числа видов амфибий и рептилий на них.

Приблизительная площадь, кв.миль	Теоретическое число видов	Действительное число видов
40000	80	76-84
4000	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 (1997, с. 23). Они исходят из того, что рост разнообразия (сложности) не является критерием эффективности развития биосистем в целом, их цель - "...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...". 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 (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): 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 (B.Walker): большинство видов в экосистеме "избыточны" и напоминают, скорее, пассажиров самолета, чем его заклепки. Эти модели стали предметом обсуждения на Международной конференции по оценке глобального биоразнообразия (27 февраля - 3 марта 1994 г., Калифорния, США).

На этой конференции приводились примеры как в пользу "модели заклепок" (в эксперименте была получена положительная корреляционная связь прироста фитомассы и числа видов в сообществе однолетних трав), так и "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).

5.7. ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ (СИНЭКОЛОГИЯ)

Термин "экосистема" был введен в 1935 г. английским экологом и геоботаником А.Тенсли (A.Tansley). **Экосистема** (от греч. oikos - дом, место и 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 (1975, с. 260):

экосистема = биотоп + биоценоз .

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*, или *экосистему* (Одум, 1975, с. 16). **Экосистема - основная функциональная единица в экологии.**

Один из основоположников экологии, профессор Московского университета К.Ф.Рулъе (1852, цит.по: 1954, с. 140) 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 непрерывно 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 (W.Pfeffer). Однако еще раз подчеркнем (см. разд. 1), что одним из первых, кто разделил эти группы организмов, был великий химик Антуан Л. Лавуазье (A.Lavoisier). Л.Пастер (L.Pasteur) еще в апреле 1862 г. в Докладе министру просвещения Франции об успехах химических и биологических наук "Роль брожения в природе" писал (цит. по: Барбье, 1978, с. 12): "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. - *Ремарка наша*)... 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 ске-

леты... Для того, чтобы он замкнулся (круг превращений жизни. - *Ремарка наша*), необходимо превращение органического вещества мертвого растения или животного в неорганические вещества...

Как происходят все эти превращения? Вот проблема, которая подразделяется 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 (1975, с. 16) для удобства описания выделяет в составе экосистемы следующие компоненты:

- *неорганические вещества* (С, N, P, CO₂, H₂O 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 представляют абиотическую часть экосистемы, остальные - биотическую.

Р.Вигерт и Д.Оуэнс (R.Wiegert, D.Owens, 1970) 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 микроконсументы), рассматриваются Р.Уиттекером (Whittaker, 1969) как "функциональные царства природы".

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

Синузия - пространственно и экологически обусловленная часть фитоценоза, отражающая внутрифитоценозическую ассоциированность, *синузия* - это “субфитоценоз” (Миркин и др., 1989, с. 165). Об объеме этого понятия продолжают множественные дискуссии. Наиболее удачным следует признать определение В.Н.Сукачева и А.П.Шенникова (цит. по: Работнов, 1983, с. 159): “Синузии - структурные части фитоценоза, ограниченные в пространстве или во времени (занимающие определенную экологическую нишу), отличающиеся одна от другой в морфологическом, флористическом, экологическом и фитоценозическом отношении”. Термин «синузия» был введен в 1917 г. Э.Рюбелем (E.Rübel), но стал активно пропагандироваться Х.Гамсом (H.Gams) с 1918 г., который выделял три порядка синузий (см.: Трасс, 1976, с. 182):

- группировки одного вида (соответствуют объему ценопопуляции или даже консорции, так как в синузию сосны Х.Гамс включал и омелу, и гусениц *Cnethocampa*);
- группировки многих видов, которые являются экологически гомогенными и принадлежат одной жизненной форме (понимание синузии, поддерживаемое большинством исследователей);
- группировки эколого-биоморфологически разных видов (*гиперсинузия*).

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

Полисинузиальность характерна для сложных многоярусных сообществ, сформированных организмами разных жизненных форм (например, леса); в этих случаях синузия опосредствуется как *ярус*. В этом контексте не риторически звучит вопрос Б.М.Миркина (1985, с. 55): “Но если строго подойти к оценке синузии как к синониму яруса в условиях сообщества с преобладанием дискретности над непрерывностью в вертикальной структуре, то возникает вопрос: а нужно ли современной фитоценологии понятие синузии и для разгрузки терминологии не опустить ли его как синоним яруса?”. Подчеркивают еще одно свойство синузий - “...их относительную автономность, выражающуюся в том, что синузии одного и того же типа могут сосуществовать с синузиями иных типов в разных комбинациях” (Ипатов, Кирикова, 1997, с. 167).

Наконец, Б.Н.Норин (1966, 1968) предложил различать четыре типа ассоциированности синузий:

- конгломеративные (сопряженные экотопически);
- агломеративные (к экотопической сопряженности добавляется слабое фитоценозическое взаимовлияние);
- комбинативные (ценотические связи устанавливаются между частью синузий);
- ассоциативные (все синузии ценотически связаны благодаря наличию мощной эдификаторной связи).

Схема Б.Н.Норина переусложнена, и сами названия синузий Т.А.Работнов (1983) считает неудачными; однако она демонстрирует еще одно важное свойство - синузиальную непрерывность, так как границы между данными типами синузий установить не просто.

Ценоячейка - элементарное ценотическое образование, объединяющее растения с индивидуальными топическими трофическими конкурентными отношениями (непосредственными взаимодействиями через среду); термин предложен В.С.Ипатовым в 1966 г. “Легче всего представить это образование (ценоячейку. - *Ремарка наша*) 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 ценочайки определяется рядом причин, в первую очередь возрастом древостоя» (Ипатов, Кирикова, 1997, с. 165). Можно констатировать, что ценочайка особи задается размерами фитогенного поля А.А.Уранова (1965).

Ценом. В.С.Ипатов выделяет ценочайки в пределах только одного яруса, а В.И.Василевич (1983) - в пределах всех ярусов по фитогенным полям наиболее ценотически мощных видов растений (по деревьям в лесу). Фактически, «ценочайка» В.И.Василевича оказывается синонимом другой единицы, которую В.С.Ипатов называет *ценомом* (эдификатор - ценочайка; Ипатов, Кирикова, 1997). Достаточно четко выраженные ценомы формируются на лугах в результате воздействия одиночно стоящих деревьев и групп кустарников. Такие структуры были предметом тщательного анализа Ю.И.Самойлова (1983, 1986, 1993) для ценомов дуба (*Quercus robur*), липы (*Tilia cordata*), сосны (*Pinus sylvestris*), березы (*Betula pendula*).

Гильдия - группа видов, которые делят один и тот же ресурс и потому связаны отношениями наиболее острой конкуренции. Термин предложен Р.Роутом (R.Root) в 1967 г. Примером могут служить кенгуру и овца - крупные травоядные животные, при совместном обитании питающиеся почти одной и той же пищей (Griffiths, Barker, 1966), шмели видов *Bombus appositus* и *B. kirbyellus* ("длиннохоботные"), предпочитающие растения с длинными венчиками, особенно *Delphinium barbeyi*, или видов *Bombus bifarius*, *B. sylvicola* и *B. frigidus* ("короткохоботные"), питающихся на всевозможных сложноцветных и на иван-чае (*Chamaenerion angustifolium*), у которых довольно короткие венчики (Рукс, 1982; Бигон и др., 1989, т. 2, с. 220).

Понятие «гильдия» чаще используется экологами-зоологами, так как в растительных сообществах виды делят одни и те же ресурсы (свет, элементы питания, воду и пр.). Тем не менее, по-видимому, как о гильдиях можно говорить и о синузиях, в которых популяции делят одно и то же пространство и потому наиболее интенсивно конкурируют за одни и те же ресурсы (например, ярус деревьев в лесу умеренной широты; синузия весенних эфемероидов в широколиственном лесу; синузия однолетников в пустыне, развивающаяся после осадков и т.д.; Миркин и др., 1989).

Консорция - см.далее гипотеза консортивных связей.

ГИПОТЕЗА ЭКОСИСТЕМЫ Тэнсли (Уиттекер, 1980; Федоров, Гильманов, 1980) - по определению А.Тэнсли (Tansley, 1935), под экосистемой понимается функциональная система, включающая в себя сообщество живых организмов и среду их обитания. Ф.Эванс (F.Evans) предложил расширить понятие экосистемы (см.: Дедю, 1990), использовав 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 определение-гипотеза А.Тэнсли более конкретна.

ГИПОТЕЗА БИОГЕОЦЕНОЗА Сукачева (Сукачев, 1942) - подробно обсуждается в разд. 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 сформулированы зоологом В.Н.Беклемишевым в 1951 г. и ботаником Л.Г.Раменским в 1952 г.

Большой теоретический и методический вклад в изучение консорций был сделан эстонским геоботаником В.В.Мазингом (1966). В частности, он различает 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 (см. рис. 33). Ядром *популяционной консорции* является вся популяция или вид в целом (см. рис. 34), *синузиальной консорции* - виды одной экобиоморфы (например, темнохвойные деревья). Кроме того, В.В.Мазинг различает 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 центра меняется соотношение его факультативных и облигатных элементов, что переводит консорцию из дискретных ячеек трансформации энергии в класс непрерывных явлений.

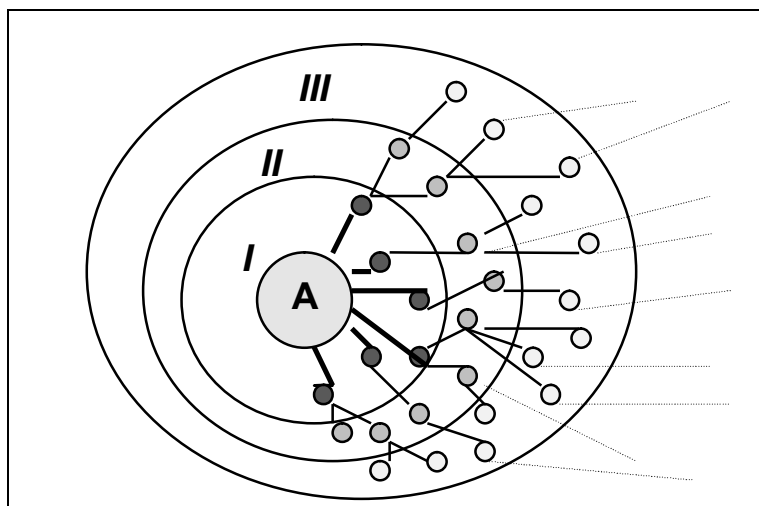


Рис. 33. Схема консорции (по В.В.Мазингу, 1966): А - ядро (детерминант) консорции, I, II, III - концентры; темные кружки в концентре I - фитофаги, фитопаразиты, симбионты, эпифиты; светлые кружки в других концентрах - в основном, зоофаги и зоопаразиты

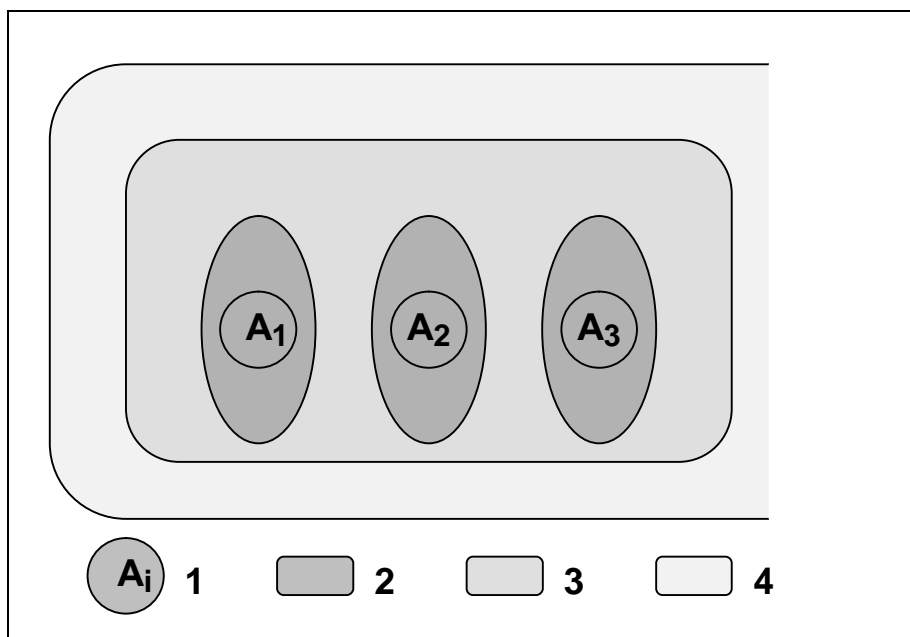


Рис. 34. Схема консорции (по: Мальцев, 1987): 1 - особь детерминант; 2 - консорты (аналог концентрам I, II, III на рис. 33); 3 - супраконсорты (или популяционная консорция по В.В.Мазингу); 4 - "посетители" (неконсортивные элементы)

Большинство дискуссий о структуре консорций, активно ведшихся в 60-70-х годах, сводилось к решению трех основных вопросов (Мальцев, 1987, 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, представленной на рис. 31 и отражающей положение того или иного вида в пищевой цепи).

На эти вопросы В.И.Мальцев (1987) 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 В.В.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 (1994, 1996), можно свести к следующему (см. табл. 20).

Таблица 20

Классификация консортивных связей растений с их консортами

Характер связей	Интерпретация
<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, микропочвенные особенности и пр.)
<i>Воздействие консортов на детерминант консорции</i>	
Фабрические	Использование детерминанта как места и 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 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 консортами
Форические	Перенос консортами пыльцы и диаспор
Патогенные	Выделение консортами-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, в известной степени, меньше подвержены его детерминирующему влиянию. Таким образом, консортивная сукцессия должна идти от преобладания топических связей над трофическими (превалирование супраконсортов над консортами) по направлению к росту трофических отношений (возрастание относительной доли собственно консортов). Этот вывод подтверждается данными Л.Н.Зимбалева (1966), показавшей, что по мере становления гидробиологического режима Кременчугского и Киевского водохранилищ наблюдалось уменьшение обилия прибрежно-фитофильных видов (в подавляющем большинстве - супраконсортов) и рост относительного обилия фитофильных видов (в основном - консортов).

А.А.Корчагин (1976) и Т.А.Работнов (1983) различают пять форм динамики консорций:

- сезонную (связанную с сезонными изменениями компонентов консорции),
- флуктуационную (разногодичные изменения численности и жизненного состояния консортов),
- сукцессионную (связанную с сукцессиями растительных сообществ),
- онтогенетическую (связанную с онтогенетическим развитием ядра консорции)
- 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” (Мальцев, 1987, с. 49-50).

ПРИНЦИП ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КОРРЕЛЯЦИИ (Реймерс, 1990) - 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 (рис. 31) 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 (Иогансен, Логачев, 1986; Дедю, 1990) - 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 - every-thing 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; разд. 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 несомненно на то, 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 (разрядка автора. - *Ремарка наша*)” (Рулье, 1954, 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” (Сеченов, 1952, с. 533).

При всей очевидности этого принципа, его судьба была не простой. Его взял на вооружение и манипулировал им Т.Д.Лысенко, говоривший о “диалектическом единстве организма и среды”. В период развенчания его положения многие биологи “шарахнулись” в другую крайность - *если “это” поддержано Лысенко, то “это” не верно по определению*. Столь крайняя позиция сделала принцип единства организма и среды не популярным в отечественной экологической литературе. Большое число примеров “за” и “против” этого закона приведено в брошюре Б.Г.Иоганзена и Е.Д.Логачева (1986). И все-таки это действительно один из важнейших принципов современной экологии, особую роль которого ощущал еще Ч.Дарвин: “По моему мнению, величайшая ошибка, которую я допустил, заключается в том, что я придавал слишком мало значения прямому влиянию окружающей среды, т.е. пищи, климата и т.д., независимо от естественного отбора” (из письма М.Вагнеру [M.Wagner], 1876 г.; Дарвин, 1950, с. 251).

Из многочисленных современных интерпретаций этого закона остановимся на его видении ихтиологом Г.В.Никольским (1972, 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 ДОПОЛНИТЕЛЬНОСТИ (Реймерс, 1990) - 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). В известном смысле, этот закон может рассматриваться как развитие принципа лимитирующих факторов Либиха—Шелфорда (разд. 5.1). При этом в качестве “нормы” экологического компонента Н.Ф.Реймерс 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 Мебиуса—Морозова (Реймерс, 1990) - 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 К.Мебиусом (K.Möbius) в 1877 г. (тогда же он предложил и понятие «биоценоз»). В 1912 г. Г.Ф.Морозов в книге "Учение о лесе" писал: "...в природе не существует полезных и вредных птиц, полезных и вредных насекомых, там все служит друг другу и взаимно приспособлено" (с. 392).

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. - *Ремарка наша*). К числу таких особенностей относятся диапауза насекомых, ежегодное сбрасывание листьев листопадными деревьями, суточные движения листьев, приливно-отливной ритм перемещений у литоральных крабов, годовой цикл функционирования репродуктивных систем и сезонный цикл изменения густоты меха у млекопитающих” (Бигон и др., 1989, 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.

5.8. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ (ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ, КОНТИНУУМ)

Соотношение дискретности и непрерывности в экосистемах - один из интереснейших и важнейших вопросов современной экологии. Косвенным свидетельством этого являются незатухающие дискуссии по этой проблеме.*

Первое противопоставление взглядов на природу экосистем (точнее, растительности, как автотрофной составляющей экосистем) сложилось в геоботанике. Представления о дискретности фитоценозов (организмистские аналогии) связаны с работами американского эколога Ф.Клементса: "Единица растительности климакс-формация является органическим энтитетом. Формация зарождается, растет, созревает и умирает как организм... Далее, каждая климакс-формация способна вновь самозарождаться, повторяя точно в более важных чертах ступени своего развития" (Clements, 1916, p. 124). Косвенным свидетельством "проникновения в умы" этой парадигмы может служить рассказ А.Конан-Дойля (писателя, всегда следившего за всеми новыми течениями научной мысли) "Когда Земля закричала", в котором организмистские аналогии доведены до предела - в качестве живого организма рассматривается сама Земля. Заметим, что Ф.Клементс продолжил философско-позитивистские аналогии английского философа Г.Спенсера (H.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 [G.Samuelsson]), которые были оформлены в 1910 г. трудами Л.Г.Раменского и американского эколога Г.Глисона (H.Gleason), а позднее континуум был описан итальянцем Г.Негри (G.Negri, 1914 г.) и французом Ф.Леноблем (F.Lenoble, 1926 г.). Однако идеи континуума "пробили себе дорогу" лишь в 50-60-х годах, когда были выполнены оригинальные исследования Р.Уиттекера (Whittaker, 1956) и школы американского фитоценолога и эколога Дж.Кертиса (Curtis, 1959), исследовавших растительность штата Висконсин (США).

Третий этап "внедрения континуальных представлений" связан с бурным развитием количественных методов в 60-70-х годах и дискуссией, проведенной журналом "The Botanical Review" в 1967-1968 гг. Из девяти участников дискуссии шесть высказались в пользу концепции континуума - В.И.Василевич (СССР), К.Гаймингем (C.Gimingham, Великобритания), американцы Дж.Кэнтлон (J.Cantlon), Х.Лит (H.Lieth), К.Монк (C.Monk) и Р.Томазелли (R.Tomaselli, Италия); против выступили М.Гуно (M.Guinochet, Франция), Ф.Иглер (F.Egler, США) и Р.Робинс (R.Robbins, Новая Гвинея). Правда, противники представлений о непрерывности растительного покрова признавали сам факт наличия переходов, но считали возможным выбраковывать такие переходные сообщества в ходе их описания в поле.

Можно констатировать, что после третьего этапа концепция континуума стала основополагающей в фитоценологии. Однако, ее "внедрение" в экологию продолжается - фактически, четвертым этапом дискуссии стало обсуж-

* Наиболее полный и интересный обзор истории, становления и современного состояния концепции континуума приведен в последней монографии Б.М.Миркина и Л.Г.Наумовой "Наука о растительности" (1998).

дение дилеммы холизм - редукционизм в "Журнале общей биологии" в 1988-1989 гг., в которой приняли участие А.М.Гиляров, Б.М.Миркин и А.К.Тимонин, и в "Ботаническом журнале" (Норин, 1987; Миркин, 1989).

Вопросам единства непрерывности и дискретности экосистем (в частности, растительных сообществ) посвящена обширная литература, из которой здесь отметим только работу В.Д.Александровой (1966), в которой весьма аргументировано обосновывается объективность этих явлений. Подробный анализ смены парадигмы "организмизма" парадигмой "континуумализма" в различных разделах фитоценологии сделал Б.М.Миркин (1985, 1989, 1990; Mirkin, 1994), поэтому здесь остановимся лишь на статье В.С.Ипатова и Л.А.Кириковой (1985), вошедшей и в их монографию (Ипатов, Кирикова, 1997, с. 222-232), которые 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; Ипатов, Кирикова, 1997, с. 228) позволяет выделить среди них взаимоисключающие пары (см. табл. 21).

Таблица 21

Причины непрерывности и дискретности растительности

Причины непрерывности	Причины дискретности
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 ("растекание" видов в пространстве)	3. Катастрофическое воздействие на среду и растительный покров природных факторов
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 $2^5 = 32$ 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, в известной мере, отражают разные стороны одной комплексной причины, связанной с характером воздействия среды на растения, эту схему можно редуциро-

вать 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 "несовпадение 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 (влияние снежного покрова на растительность тундры - по данным В.Д.Александровой; см.: Ипатов, Кирикова, 1985, с. 892; 1997, 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 табл. 22 (по: Миркин и др., 1989). Здесь особо подчеркнем "разное видение" динамики сообществ в сравниваемых парадигмах - в дальнейшем этот вопрос будет обсуждаться специально (см. разд. 5.10 и 5.11). Важным является и последний элемент сравниваемых парадигм, касающийся возможности построения естественной классификации сообществ.

Приведем еще одну, достаточно пространную, цитату из работы Л.Г.Раменского (1925, с. 26-27):

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

Таблица 22

Сравнение основных элементов парадигм организмизма и континуализма (по: Миркин и др., 1989, с. 133 с дополнениями)

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 разнокачественности популяций в сообществе	Фитоценоотипы - типы популяций по характеру отношений друг к другу	Типы эколого-ценотических 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
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 климакс-мозаикой (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

Как и физико-химик, синэколог и биоценолог должен не расчленять своего объекта (растительность) на иерархию условных единиц (формации, ассоциации, субассоциации и т.д.), но соединять, спаивать все разрозненные анализы ценозов в единую координатную схему (разрядка автора. - *Ремарка наша*). Работа в этом отношении не игнорирует возможных случаев скачков в сменах растительного покрова, подобных точкам инверсии физико-

химических систем (вода - лед - пар, два гидрата глауберовой соли в одном растворе и т.п.).

Координатный метод универсален и в нем одинаково полно отразятся и непрерывность и возможные (но мне лично неизвестные) скачки, переломы экологических рядов”.

Эта цитата (если не принимать несколько прямолинейную аналогию растительного сообщества с некоторыми однофазными и гетерогенными химическими равновесиями в силу системного видения проблемы; см. разд. 2) лишний раз свидетельствует о глубочайшем понимании Л.Г.Раменским одного из коренных свойств растительности и, в более широком плане, существа экосистем. С современных позиций континуум представляет собой сложное и иерархическое явление (Миркин и др., 1989; Миркин, Наумова, 1994). 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, 1982; Миркин, Наумова, 1994, 1996): виды расклассифицированы по двум параметрам - широте амплитуды их распространения и обилию (см. табл. 23). 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 в 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.

Таблица 23

Классификация видов по И.Хэнски (Hanski, 1982)

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

Причины возникновения непрерывности (дискретности) подробно рассмотрены выше. Здесь лишь еще раз подчеркнем зависимость степени непрерывности растительного покрова от наличия доминантов и видового разнообразия (табл. 24 ; Миркин, Розенберг, 1983, с. 48).

**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 какого-либо аналитического обобщения - это "вотчина" эмпирико-статистического моделирования (Розенберг, 1984). 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 (Александрова, 1966, 1969). Именно здесь происходит единение *экстенсивных* и *интенсивных* методов исследования (Розенберг, 1980, 1983): 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.

КОНЦЕПЦИЯ КОНТИНУУМА (Миркин и др., 1989; Дедю, 1990) - концепция, отражающая одно из коренных свойств экосистем и позволяющая рассматривать их как непрерывную мозаику популяционных распределений, связанных условиями среды.

ИНДИВИДУАЛИСТИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА Раменского-Глисона (Миркин и др., 1989) - 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. - *Ремарка наша*) 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" (Раменский, 1925, с. 15).

ГИПОТЕЗА ГРАДИЕНТОВ ВИДОВ (эко-, топо-, хроноклины) **И СООБЩЕСТВ** (ценоэко-, ценотопо-, ценохроноклины) (Уиттекер, 1980; Миркин и др., 1989) - предположения о закономерно распределенных характеристиках видов и сообществ вдоль отдельных факторов среды или комплексных градиентов. В известном смысле является развитием индивидуалистической гипотезы Л.Г.Раменского.

ГИПОТЕЗА СООБЩЕСТВ-ЕДИНИЦ (Дедю, 1990) - предположение, 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 (Миркин и др., 1989) - 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 *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 связи между видами), *одномерную* (ординация ведется вдоль одного фактора или одной оси) и *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) *ординации.*

Существует очень большое число методов ординации (см.: Миркин, Розенберг, 1978; Миркин и др., 1989). Далее 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 (1924) и исландского геоботаника Х.Хансена (Hansen, 1930). В дальнейшем метод получил развитие в работах американских исследователей - Р.Уиттекера (Whittaker, 1952) и Дж.Кертиса (Curtis, 1959; справедливости ради отметим, что метод Кертиса правильнее отнести к "полупрямым"). В данном контексте интересно письмо Р.Уиттекера Т.А.Работнову, написанное 9 марта 1960 г.: "...сходные подходы были разработаны в США совершенно независимо доктором Кертисом из Висконсинского университета и мною. При изучении европейской и русской литературы (последнее главным образом по переводам на немецкий язык и рефератам) я обнаружил, что Раменский, опубликовав ряд блестящих работ, опередил нас на целое поколение" (Работнов, 1963, с. 148). Монография Дж.Кертиса, подводющая итог 20-летней работы по изучению им и его сотрудниками растительности штата Висконсин, на долгие

годы стала настольной книгой американских экологов и фитоценологов; свидетельством признания заслуг Дж.Кертиса стало издание в 1993 г. сборника работ "Пятьдесят лет Висконсинской школе экологии растений" и публикация в этом сборнике большой статьи одного из ведущих современных экологов Р.Макинтоша (R.McIntosh) "Континуум продолжается: влияние (influence) идей Дж.Т.Кертиса на экологию". Наконец, два больших обзора, посвященных технике и результатам прямого градиентного анализа, опубликовал в 1973 г. Р.Уиттекер.

Строгую статистическую форму прямому градиентному анализу придали исследования уфимских геоботаников под руководством Б.М.Миркина (1974; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, Наумова, 1983; Миркин и др., 1989). Количественный прямой градиентный R-анализ складывается из следующих этапов:

- разбиение интересующего исследователя прямо измеренного фактора X на классы (градации - x_i);
- построение графика эмпирического распределения встречаемости (обилия, биомассы и пр.) некоторого вида в зависимости от градаций фактора среды (p_i);
- проверка достоверности одновершинного характера этого распределения с использованием статистического критерия Стьюдента (см. далее модель колоколовидного распределения и разд. 5.1);
- 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 (η^2) или критерия хи-квадрат (χ^2);
- если влияние на выровненное распределение встречаемости вида оценено (например, по критерию Фишера) как достоверное, то проводится определение *средневзвешенной напряженности фактора и ее дисперсии*:

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

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

При этом положение средневзвешенной напряженности фактора для данного вида на оси градиента будет свидетельствовать о "принадлежности" вида к минимальным или максимальным значениям исследуемого фактора, а величина дисперсии - о степени эвритопности (большая дисперсия) или стенопотности вида (маленькая дисперсия). Примеры прямого градиентного анализа приведены в табл. 25 и 26 и на рис. 35.

Висконсинская (полярная, сравнительная) ординация. Метод полярной ординации был предложен Б.Бреем и Дж.Кертисом (B.Bray, J.Curtis) в 1957 г. Суть метода сводится к следующему (Cottam et al., 1973; Orloci, 1975; Миркин, Розенберг, 1978, с.73-75).

Таблица 25

Прямой градиентный анализ распределения некоторых видов степей Тэвшрулэха (МНР) по высоте над уровнем моря с учетом экспозиции (Кашапов и др., 1975, с. 51; Миркин, Розенберг, 1978, с. 71)

Виды	Сила влияния фактора		Средневзвешенные напряженности фактора и дисперсии			
	η^2_c	$\eta^2_{ю}$	X_c	σ_c	$X_{ю}$	$\sigma_{ю}$
<i>Sanguisorba officinalis</i>	0,61	0,71	1820	103	1870	85
<i>Phlomis tuberosa</i>	0,10	0,09	1740	94	1840	118
<i>Trifolium lupinaster</i>	0,25	0,39	1780	100	1850	99
<i>Arenaria capillaris</i>	0,18	0,08	1610	129	1660	164
<i>Cymbaria daurica</i>	0,27	0,38	1510	76	1530	105
<i>Agropyron cristatum</i>	0,23	0,12	1500	68	1610	153
<i>Trigonella ruthenica</i>	0,46	0,38	1480	52	1500	95

Примечание. Все значения силы влияния достоверны для уровня значимости $p = 0,95$; с - склоны северной экспозиции, ю - склоны южной экспозиции; распределение некоторых видов по градиенту см. на рис. 40.

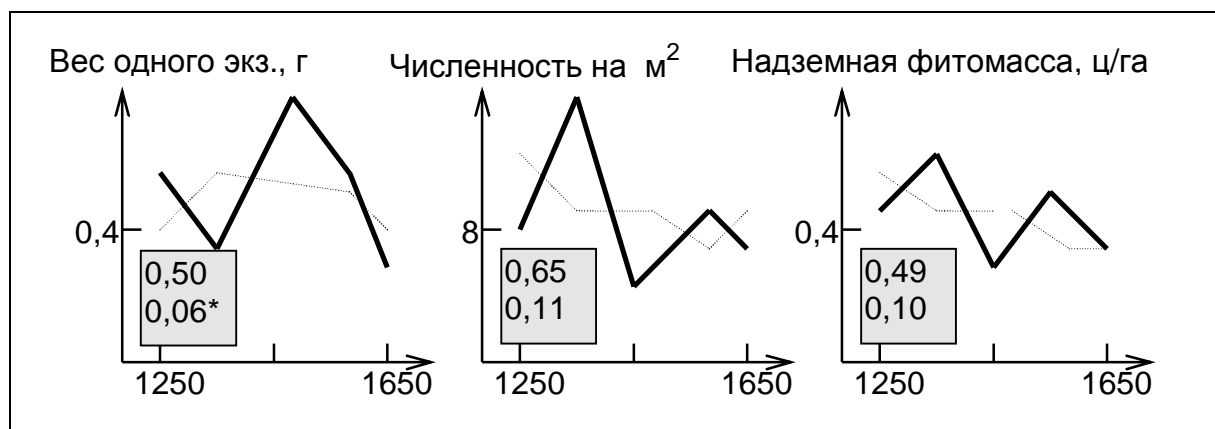


Рис. 35. Изменение некоторых количественных показателей распределения *Stipa gobica* в зависимости от высоты над уровнем моря (Розенберг, 1976, с. 94); сплошная линия - до выравнивания, пунктирная - после; в квадратах - сила влияния фактора до (сверху) и после выравнивания

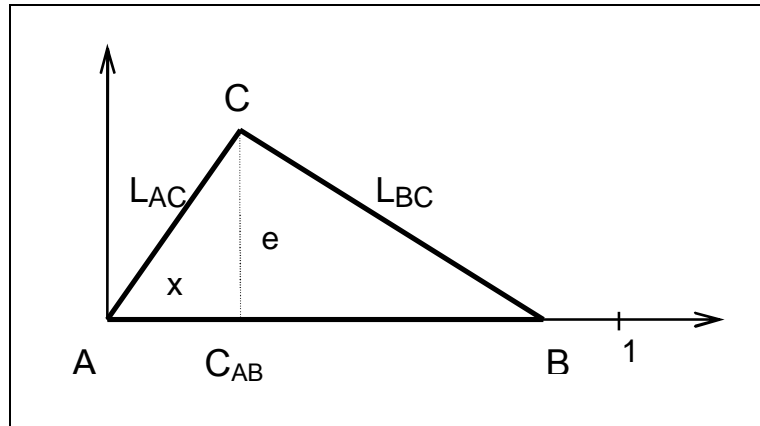
Таблица 26

Прямой градиентный анализ распределения некоторых видов орибатид вдоль катены на р.Большая Глушица (Самарская область) по высоте над меженью (Смелянский, 1994, с. 179)

Виды	Сила влияния фактора η^2	Средняя численность орибатид по классам градиента, экз./пробу				
		1	2	3	4	5
<i>Punctoribates hexagonus</i>	0,253	1,05	0,70	0	0	0
<i>Scutovertex sculptus</i>	0,211	0	0	0,50	0	0
<i>Peloptulus gibbus</i>	0,163	0	0,05	2,30	0,65	0,10
<i>Tectoribates ornatus</i>	0,104	0	0	0,50	0,10	0,10
<i>Plesiodamaeus glaber</i>	0,402	0	0	0,10	0,95	0,15
<i>Punctoribates astrachanicus</i>	0,284	0	0	0,60	2,05	0,40
<i>Peloribates longipilosus</i>	0,193	0	0	0	0,70	0,05
<i>Pedrocortesia fissurata</i>	0,181	0	0	0	0,25	1,35
<i>Eupelops nepotulus</i>	0,167	0	0	0	0	0,50
<i>Zugoribatula exarata</i>	0,098	0	0	0	0	0,65
<i>Simkinia turanika</i>	0,135	0	0,10	0	0,25	0
<i>Scutovertex minutus</i>	0,127	0	0,30	0	0,95	0,15
<i>Tectocephus velatus</i>	0,060	0	1,30	0,70	1,40	0,70
Перепад высот, м		0,09	2,32	8,85	16,80	7,17
Протяженность по склону, м		5	260	649	607	609

Примечание. Все значения силы влияния достоверны для уровня значимости $p = 0,95$; выделены группы видов с одной или двумя вершинами в распределении по градиенту.

Первоначально рассчитывается матрица сходства между всеми сообществами, участвующими в анализе. В качестве индекса сходства может быть выбран любой показатель (см. ниже); пусть это будет коэффициент сходства Сьеренсена (K_S). На следующем шаге 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 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 (С) ранжируются между этими концевыми точками (А и В), и их координаты на первой оси (C_{AB}) определяются по теореме Пифагора.



$$x = (L_{AB}^2 + L_{AC}^2 - L_{BC}^2) / (2 * L_{AB}^2) ,$$

$$e = (L_{AC}^2 - x^2)^{1/2} .$$

Заметим, что в качестве концевых точек **A** и **B** могут быть выбраны сообщества с заведомо резко различающимися условиями среды (например, с сухих и увлажненных местообитаний); в этом случае висконсинская ординация будет характеризоваться как "полупрямая" ординация и носить название *композиционной ординации*.

Пара концевых точек для второй оси должна отвечать следующим требованиям: сообщества должны находиться в средней части первой оси (т.е. быть примерно одинаково удаленными от концевых 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 концевых точек второй оси выбираются те, для которых наибольшее значение имеет вертикальная дистанция (**e**); фактически, эти условия соответствуют требованиям независимости первой и второй оси.

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. В качестве примера в табл. 27 приведены некоторые результаты композиционной ординации, использованной для изучения растительности пойменных лугов Белорусского Полесья (Сапегин, Онищенко, 1982, с. 96-99). В анализ были включены 300 описаний растительности пойм рек Днепра, Сожа, Ипути и Беседи. Композиционная ординация позволила авторам сделать вывод о значительной мезофильности остепненных лугов в поймах Полесья и расширения диапазона распределения гидрофильных видов за счет благоприятности климата.

Таблица 27

Результат композиционной ординации пойменных лугов
Белорусского Полесья по фактору увлажнения почвы

В и д ы	η^2	Х	σ^2	Постоянство видов в классах градиента			
				P ₁	P ₂	P ₃	P ₄
<i>Trifolium montanum</i>	0,309	1,00	0	0,34	0	0	0
<i>Veronica spicata</i>	0,255	1,00	0	0,28	0	0	0
<i>Thymus ovatus</i>	0,125	1,00	0	0,14	0	0	0
<i>Koeleria delavignei</i>	0,594	1,06	0,06	0,79	0,05	0	0
<i>Potentilla argentea</i>	0,575	1,07	0,07	0,79	0,06	0	0
<i>Poa angustifolia</i>	0,369	1,14	0,13	0,68	0,12	0	0
<i>Rumex thyrsiflorus</i>	0,464	1,72	0,46	0,68	0,78	0,21	0
<i>Thalictrum lucidum</i>	0,068	2,00	0	0	0,12	0	0
<i>T. flavum</i>	0,050	2,00	0	0	0,09	0	0
<i>Galium rubioides</i>	0,116	2,35	0,23	0	0,25	0,14	0
<i>Veronica longifolia</i>	0,100	2,58	0,46	0	0,30	0,21	0,06
<i>Poa palustris</i>	0,346	2,70	0,42	0	0,67	0,82	0,17
<i>Equisetum palustre</i>	0,156	3,78	0,27	0	0,01	0,03	0,25
<i>Carex vesicaria</i>	0,573	3,88	0,12	0	0	0,07	0,69
<i>Glyceria maxima</i>	0,979	3,96	0,03	0	0	0,03	1,00
<i>Polygonum amphibium</i>	0,235	4,00	0	0	0	0	0,29
<i>Glyceria fluitans</i>	0,166	4,00	0	0	0	0	0,20

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 (см., например, Харман, 1972) позволяет не только выделять такие факторы (оси максимального варьирования переменных), но и определять их число и вклад каждого фактора в общее варьирование. Факторный анализ был создан в начале нашего века трудами К.Пирсона (K.Pearson), Ч.Спирмена (C.Spearman) и Г.Хотеллинга (H.Hotelling) для решения ряда задач психологии. Активное использование методов факторного анализа в экологии началось в 60-х годах (у нас в стране - в 70-х).

Одним из наиболее часто используемых (в том числе и в экологии) методов факторного анализа является *метод главных компонент* (англ. principal component analysis; PCA). Основная идея этого метода состоит в предположении, что все разнообразие коэффициентов корреляции между **N** параметрами **A_i** объясняется наличием небольшого числа $n \leq N$ простых, линейно незави-

симых факторов X_j , через которые эти переменные выражаются следующим образом:

$$A_i = \sum a_{ij} * X_j ,$$

где a_{ij} - факторные нагрузки признака A_i на ось X_j , 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, ORDIFLEX, 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. 36 показан результат непрямо́й ординации методом главных компонент (**Q**-анализ) малых рек Самарской области по гидробиологическим показателям (сообществам хирономид; Шитиков, Зинченко, 1997, с. 52). Первая ось интерпретируется как фактор разнообразия хирономид, вторая - биомассы.

Еще один пример использования метода главных компонент (**R**-анализ) представлен на рис. 37 - положение 15 видов горных луговых степей Северо-Восточного Хангая (МНР) в осях, интерпретируемых как факторы скелетности почвы (40,2%) и гумусированности почвы (31,3%; Миркин, Розенберг, 1977, с. 33).

МЕТОДЫ (ЗАКОНЫ) КЛАССИФИКАЦИИ (Миркин и др., 1989) - 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).

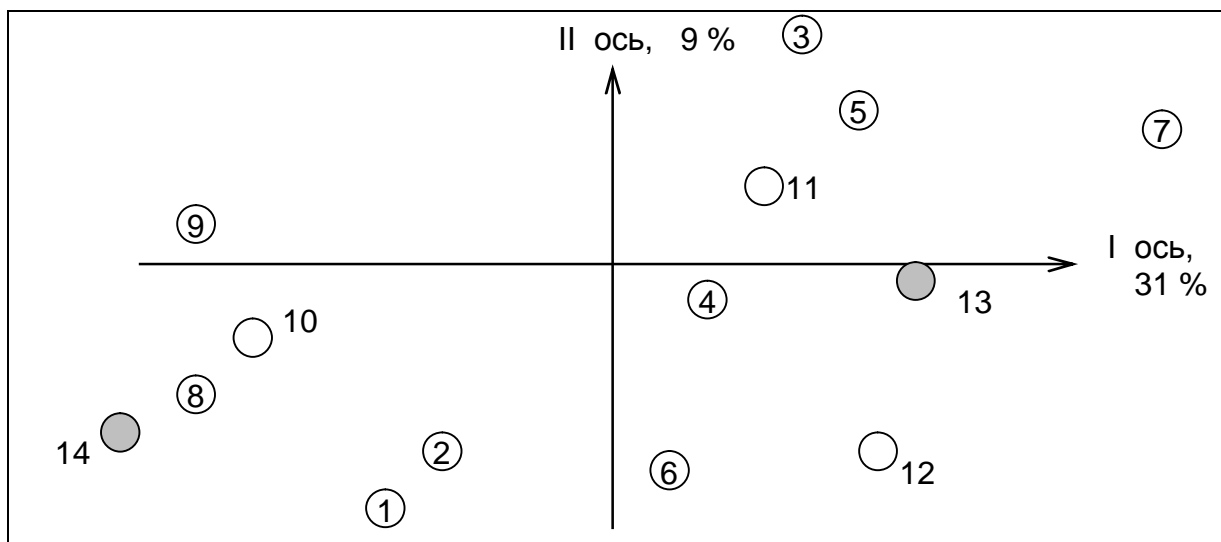


Рис. 36. Положение малых рек Самарской области в пространстве двух главных осей максимального варьирования, полученных методом главных компонент по матрице корреляции видов сообществ хирономид; реки: 1 - Уса, 2 - Б.Черемшан, 3 - Камышла, 4 - Сосновка, 5 - Черновка, 6 - Хорошенькая, 7 - Б.Кинель, 8 - Маза, 9 - Тайдаков, 10 - Муранка, 11 - Сок, 12 - Байтурган, 13 - Чапаевка (верховья), 14 - Чапаевка (низовья); верховья р.Чапаевки тяготеют к сравнительно чистым и биопродуктивным рекам области, низовья (после г.Чапаевска) отличаются сильным угнетением биомассы и видового разнообразия, превзойдя в этом отношении другие грязные реки Самарской области (Зинченко, 1994)

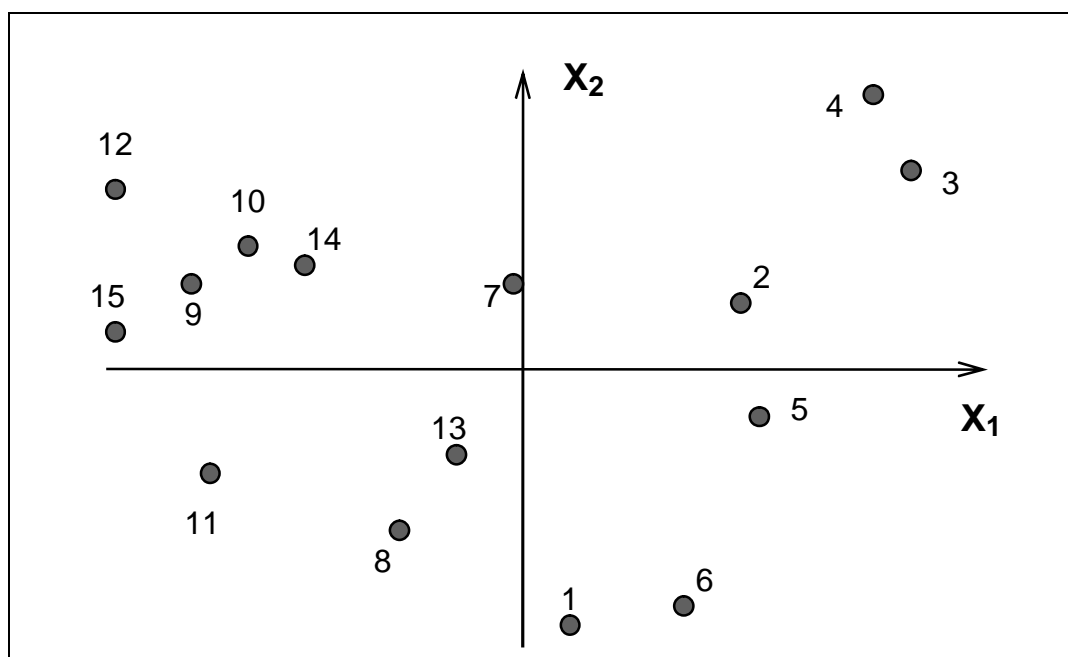


Рис. 37. Положение видов горных луговых степей Северо-Восточного Хангая в плоскости двух главных компонент: X_1 - фактор скелетности почвы, X_2 - гумусированности почвы; 1 - *Rhaponticum uniflorum*, 2 - *Veronica incana*, 3 - *Thermopsis lanceolata*, 4 - *Elymus chinensis*, 5 - *Helictotrichon schellianum*, 6 - *Scutellaria scordiifolia*, 7 - *Agropyron cristatum*, 8 - *Polygonum angustifolium*, 9 - *Thymus gobicus*, 10 - *Festuca lenensis*, 11 - *Peucedanum hystrix*, 12 - *Orostachys spinosa*, 13 - *Pedicularis flava*, 14 - *Ptilotrichum canescens*, 15 - *Arctogeron gramineum*

Классификация является неотъемлемой частью практически любой науки, выполняя систематизирующую, объяснительную и прогностическую функции теории. Не случайно С.В.Мейен (1978; Meуen, 1988) рассматривал классификацию (таксономию, мерономию) как раздел теоретической биологии. Систематизирующая функция классификации заключается в упорядочении имеющегося знания об объекте [“Никакое изучение сущностей невозможно для всех объектов; изучается модель, а области экстраполяции определяются в ходе классификации по признакам проявления. Без «свертки информации» (это тоже редукция) в определенное число типов изучение бесконечного разнообразия биологических систем невозможно...” (Миркин, 1989, с. 707)], объяснительная - в определении и оценке связей и сходства между объектами, прогностическая - в способности на основе выявленных закономерностей предсказывать существование новых объектов и связей [“Достаточно строго и четко проведенная классификация, как показывает история, одновременно подытоживает результаты предшествующего этапа развития и вместе с тем означает начало нового этапа развития. Такая классификация обладает большой эвристической силой, позволяя предсказывать существование неизвестных ранее объектов или вскрыть новые связи и зависимости между уже существующими объектами” (Мейен, Шрейдер, 1976, с. 67). Аналогичные мысли высказывал на VI Всесоюзном совещании по классификации растительности (г.Уфа, 1981 г.) и В.В.Мазинг (1981, с. 6): “...общая цель классификационной теории - стремление объективно охватить и систематизировать все знания о разнообразии материального мира. Практически эта задача всегда решается частичным приближением к определенному идеалу, который меняется со временем”].

[Для понимания различий между классификацией и ординацией по соотношению дискретности и континуальности исследуемого объекта приведем следующие примеры. Пусть мы имеем кусок сыра и плитку шоколада, которые необходимо разделить. Первый объект является примером превалирования непрерывности над дискретностью и его "классификация" может быть осуществлена только по "принципу договоренности" - для званого ужина будем резать сыр тонкими и аккуратными кусочками, для своего ужина в общепитии сойдут и крупные шматки... В плитке шоколада наблюдается и непрерывность, и дискретность, причем, вторая превалирует, так как разламывая плитку шоколада, мы чаще всего будем получать его намеченными дольками.

Еще один пример приводит Л.Г.Наумова (1995, с. 114): можно классифицировать людей по росту, разделив их на группы по классам высоты (например, через каждые 10 см), а можно их ординировать, построив в шеренгу по ранжиру от самого низкого к самому высокому.]

А.Пуанкаре (1983, с. 292) подчеркивал, что “...мы должны сосредоточить свое внимание, главным образом, не столько на сходствах и различиях, сколько на тех аналогиях, которые часто скрываются в кажущихся различиях”.

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 опираются, в основном, на пространство используемых для классификации признаков. Наиболее полно развиты методологические и методические подходы к классификации растительности - назовем лишь несколько обзорных работ (Whittaker, 1962, 1973; Александрова, 1969; Василевич, 1972; Миркин, Розенберг, 1978; Gauch, 1982; Миркин, 1987, 1989).

Р.Уиттекер (Whittaker, 1962), 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 - Россия, США, Швеция (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, Б.А.Быкова и др.;
- использование в качестве критерия *всех видов* с отбором из общего числа тех, которые индицируют различные экологические условия (такой подход называется *эколого-флористическим*); этот наиболее популярный в мире подход к классификации (в числе ее сторонников не менее 80% фитоценологов мира; Миркин, 1985, с.111) был разработан в 20-х годах нашего столетия Ж.Браун-Бланке (J.Braun-Blanquet); в развитие и использование этого метода большой вклад внесли Р.Тюксен (R.Тьхен), Э.Ван-дер-Маарел (E. van der Maarel), у нас в стране - Б.М.Миркин.

В.С.Ипатов и Л.А.Кирикова (1997, с. 303) 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 пойменные, расположенные в разных частях поймы, и классификация лесов и лесостепи украинско-белорусского Полесья, построенную П.С.Погребняком;
- методы *эколого-динамической классификации* (отражение в классификации смены растительности во времени; примером могут служить типы леса Б.П.Колесникова).

Б.М.Миркин с соавторами (1989) еще больше расширяют 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 (Миркин, Розенберг, 1978, 1979):

- 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 *i*-го ранга целиком входит в группу (*i+1*)-го ранга) и *неиерархические* (все группы выделяются одновременно);
- по объему классифицируемой совокупности - тип **A** (размерность задачи измеряется десятками объектов) и тип **B** (размерность измеряется сотнями и тысячами объектов); для задач типа **A** можно использовать процедуры полного перебора и вариационные алгоритмы, для типа **B** 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 (Миркин, Розенберг, 1979; Миркин и др., 1989).

Существует несколько классификаций коэффициентов связи, предложенных Д.Гудоллом (D.Goodall), В.И.Василевичем, Э.Пилу (E.Pielou) и др. Различают *коэффициенты корреляции* и *меры расстояния* (определяются по количественным признакам) и *коэффициенты сопряженности* (по качественным признакам: присутствие - отсутствие видов), *симметричные* (связь видов **A** и **B** равна связи видов **B** и **A**) 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; см. далее) и собственно *коэффициенты межвидовой сопряженности* (испытывают влияние **d**-эффекта). Четырехпольная таблица имеет следующий вид:

Объект	A	-A	
B	a	b	a + b
-B	c	d	c + d
	a + c	b + d	N = a+b+c+d

где **N** - общее число наблюдений за встречаемостью видов **A** и **B**, **a** - число случаев совместной встречаемости видов **A** и **B**; **b** и **c** - число случаев встречаемости только видов **B** или **A**; **d** - число случаев совместного отсутствия видов **A** и **B** в **N** описаниях (**-A** и **-B** - отсутствие видов).

Коэффициент линейной корреляции - центрированный, симметричный, абсолютный индекс межвидовой сопряженности (для качественных данных иногда называется *коэффициентом Бравэ*):

$$r = (ad - bc) / \sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)} ,$$

$$S_r^2 = (1 - r^2) / (N - 2) ,$$

где S_r - 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 низкой.

Трансформированный коэффициент Дайса - центрированный, не-симметричный, полный индекс перекрытия:

$$TKD = [a - \min(b,c)] / [a + \min(b,c)] ,$$

$$S_{TKD}^2 = 4 \{ a - \min(b,c) / [a + \min(b,c)]^{3/2} \} .$$

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:

$$\rho = 1 - [6 \sum d_i^2 / \{N(N^2 - 1)\}] ,$$

$$S_\rho^2 = (1 - \rho^2) / (N - 2) ,$$

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):

$$ED = D_E(A,B) = \left[\sum_{i=1}^N (A_i - B_i)^2 \right]^{1/2} ,$$

$$ED = D_{0,1}(A,B) = \sqrt{(b + c)} ,$$

где первый коэффициент - для количественных признаков, второй - для качественных.

В настоящее время известно около 40 коэффициентов связи и в самом полном на начало 70-х годов обзоре Д.Гудол (Goodall, 1973, p. 114) замечал, что "...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 (1972, с. 18), "...сопряженности между видами интересуют геоботаников (добавим - и экологов. - *Ремарка наша*) 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, 1968) 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 (Миркин и др., 1989, с. 78):

- *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:

$$K_J = N_{A+B} / (N_A + N_B - N_{A+B}) ,$$

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. французским флористом П.Жаккардом (P.Jaccard).

Коэффициент сходства Сьеренсена:

$$K_S = 2 N_{A+B} / (N_A + N_B) .$$

Для количественных данных этот коэффициент иногда носит название *коэффициента Чекановского*:

$$K_S = \sum_{i=1}^N \min(A_i, B_i) / \left(\sum_{i=1}^N A_i + \sum_{i=1}^N B_i \right) ,$$

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**).

Мера расстояния Евклида для качественных данных (учитывая только присутствие - отсутствие видов) $D_{0,1}(A,B)$, рассмотренная выше, позволяет установить связь между разными показателями сходства (Миркин, Розенберг, 1978, с. 168-169):

коэффициент Жаккара: $K_J = 1 - D^2 / (a+b+c)$,

коэффициент Сьеренсена $K_S = 1 - D^2 / (2a+b+c)$,

парный коэффициент сходства

Сокэла-Мичинера $K_{S-M} = 1 - D^2 / (a+b+c+d) = 1 - D^2 / N$,
модифицированный коэффициент сходства

Жаккара-Малышева $K_{J-M} = 1 - 2 * D^2 / (a+b+c)$,

коэффициент Гамана $K_H = 1 - 2 * D^2 / (a+b+c+d) = 1 - 2 * D^2 / N$

коэффициент Сокэла-Снита $K_{S-S} = 1 - 2 * D^2 / (a+2b+2c)$.

Так же в общей форме ($K = a / m$) для разных m может быть записан еще ряд показателей:

коэффициент Жаккара (K_J) $m = (a+b+c)$,

коэффициент Рассела-Рао (K_{R-R}) $m = N = (a+b+c+d)$,

коэффициент Кульчинского (K_K) $m = (b+c)$,

коэффициент сходства Охаи (K_O) $m^2 = (a+b)(a+c)$.

Представление коэффициентов сходства в некоторой общей форме позволяет легко записать ряд связывающих их неравенств:

$$K_K > K_O > K_S > K_J > K_{R-R} , \\ K_{S-M} > K_H > K_{J-M} , \quad K_{S-M} > K_J > K_{S-S} .$$

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 (Семкин, 1972; Дыренков, 1974); а также для этого показателя разработаны таблицы и номограммы (Falinski, 1958) и ошибка выборочности (Freu, 1966).

Описанию конкретных методов классификации и их результатов посвящены монографические работы, но в настоящем учебном пособии мы не имеем возможности их воспроизвести из-за ограниченности его объема. Поэтому в

качестве примера ограничимся лишь одним небольшим результатом автоматической классификации

Метод построения дендрита - один из простейших эвристических, объединяющих, политетических и неиерархических методов, разработанный в 1951 г. польскими экологами К.Флорекем (K.Florek), Я.Лукашевичем (J.Lukaszewicz), Я.Фалинским (J.Falinski) и другими и являющийся модификацией метода П.В.Терентьева, разработанного еще в 1928 г. Построение дендрита начинается с выбора наиболее сходных (тесно связанных) объектов (Василевич. 1969; Миркин и др., 1989). В дальнейшем 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). Р.Макинтош (R.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. 38) и выделение корреляционных плеяд для описания мозаичности растительности пойменных лугов р.Лены (Кононов, Розенберг, 1978, с. 173).

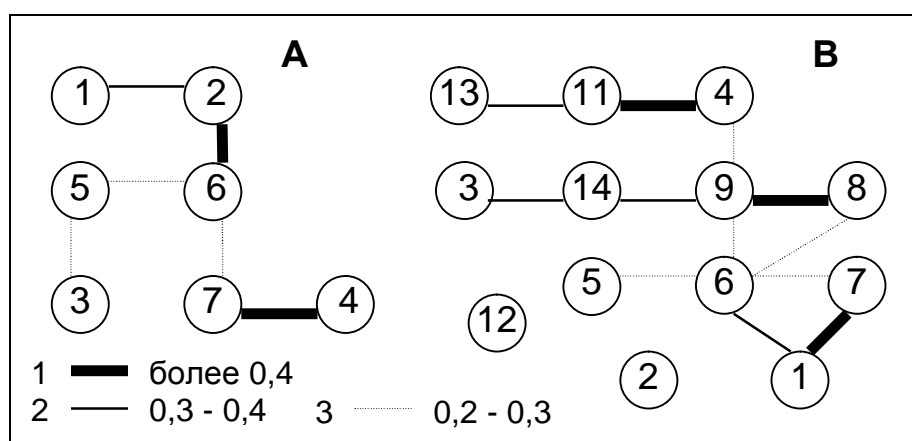


Рис. 38. Корреляционные плеяды основных видов трех типов лугов поймы р.Лены: А (остепненный луг) 1 - *Cerastium maximum*, 2 - *Stellaria dahurica*, 3 - *Bromus ircutensis*, 4 - *Pulsatilla flavescens*, 5 - *Koeleria gracilis*, 6 - *Poa stepposa*, 7 - *Kobresia filifolia*; В (влажный луг) 1 - *Carex lithophila*, 2 - *C. wiluica*, 3 - *C. orthostachys*, 4 - *Heleocharis intersita*, 5 - *Poa subfastigiata*, 6 - *P. palustris*, 7 - *Achillea cartilaginea*, 8 - *Sanguisorba officinalis*, 9 - *Equisetum arvense*, 10 - *Caltha palustris*, 11 - *Iris setosa*, 12 - *Calamagrostis neglecta*, 13 - *Alopecurus arundinaceus*; 1, 2, 3 - уровень связи видов

ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ СООБЩЕСТВ (Foucault, 1994; Соломещ, 1994, 1995) - синтаксоны как близких, так и отдаленных типов растительных сообществ, характеризуются параллельными рядами изменчивости флористического состава. 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 (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:

1. состоят 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 (единица систематики растительных сообществ. - *Ремарка наша*). В синтаксономии под общим планом строения мы будем понимать участие во флористическом составе близких синтаксонов одних и тех же групп диагностических видов, индицирующих определенный набор факторов среды. Группы диагностических видов в данном случае выступают в качестве однотипных, повторяющихся в разных синтаксонах и более простых по отношению ко всему флористическому составу синтаксонов элементов. Если в двух или более синтаксонах имеется не одна, а несколько повторяющихся групп видов, то изменчивость таких синтаксонов может быть представлена в виде рядов с параллельно меняющимся флористическим составом, которые мы будем называть *гомологическими рядами изменчивости растительных сообществ*” (Соломещ, 1995, с. 427).

В качестве примера (табл. 28) рассмотрим гомологические ряды изменчивости у трех ассоциаций сфагновых болот (две первые - из Западной Европы, последняя - из северо-западных районов России; Соломещ, 1995, с. 429-430) класса *Scheuchzerio-Caricetea*, порядка *Sheuchzerietalia Nordh.* 1936, союзов *Rhynchosporion albae* Koch 1926 и *Caricion lasiocarpae* Van. Bergh. in Lebr. et al. 1949. Каждая из трех ассоциаций имеет сходный набор субассоциаций, выделяемых по доминированию сфагновых мхов и образующих параллельные ряды изменчивости.

Представленный результат достаточно нагляден, и здесь прокомментируем только одно свойство гомологических рядов - прогностическую роль, т.е. способность предсказывать существование новых, еще не описанных типов

Таблица 28

Гомологические ряды изменчивости у трех ассоциаций сфагновых болот

Ассоциация	<i>Sphagno-Rhynchosporium</i>							<i>Caricetum limosae</i>						<i>Caricetum lasiocarpae</i>						
Число описаний	77	11	11 0	76	20	92	57	66	153	146	338	110	70	23	4	3	6	19	3	
Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
Диагностические виды ассоциаций и субассоциаций																				
<i>Rhynchospora alba</i>	V	V	V	V	V	V	V	II	I	II	II	II	II							
<i>Carex limosa</i>	I	IV	I	III	I	I	II	V	V	V	IV	V	V	I	I	II	I			
<i>Carex lasiocarpa</i>	I		I	I		I	II	II	I	II	I	II	II	V	V	V	V	V	V	
<i>Sphagnum pulchrum</i>	V							V	I	I	I									
<i>Sphagnum lindbergii</i>		V						I	V	I			I							
<i>Sphagnum fallax</i>			V					I	I	V	I		I	V					II	
<i>Sphagnum majus</i>	I	I		V					III	II	II	III	I		V					
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	III	I	I	I	III	II	I	I	I	I	V		I	I		V				
<i>Sphagnum balticum</i>	I	III	I	II	V	I			II	I	I	II	I			III	V		I	
<i>Sphagnum papillosum</i>	III	III	II	I	I	V	I	II	I	I	I	V	I					V		
<i>Sphagnum subsecundum</i>	I		I	I			V	I	I				V							
<i>Sphagnum angustifolium</i>																		III		V

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

растительных сообществ. Выявив в классификационной системе в одной из ассоциаций полный ряд изменчивости, следует ожидать, что и другие близкие к ней ассоциации будут иметь такие же ряды. Так, в сообществах олигомезотрофных болот (см. табл. 28) ассоциации *Caricetum limosae*, описанных в Центральной и Северо-Западной Европе (Dierssen, 1982), отсутствуют субассоциации (в таблице они отмечены пунктирным овалом) *sphagnetosum maji* и *shp. baltici*, а в ассоциации *Sphagno-Rhynchosporietum* - субассоциация *sph. cuspidati*. “Возникает вопрос: связано отсутствие этих субассоциаций с какими-либо экологическими или фитосоциологическими ограничениями, или объясняется неполнотой данных? Поиск сообществ для заполнения пустующих мест в данных рядах показал, что такие синтаксоны были описаны на северо-западе России... и на Южном Урале. Основанием для прогноза служит предположение, что близкие синтаксоны подчинены одному закону преобразования” (Соломещ, 1995, с. 434).

Заметим, что в синтаксономии с конца 80-х годов (Мейен, 1989, Миркин и др., 1989, 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 полным аналогом гомологических рядов в понимании А.И.Соломеща.

МЕТОДЫ (ЗАКОНЫ) КООРДИНАЦИИ Координация - это ординация вдоль некоторых факторов или абстрактных осей не отдельных видов или сообществ, а групп видов (*корреляционных плеяд*; R-анализ) или синтаксонов (Q-анализ). Методы координации практически ни чем не отличаются от ординационных, если не считать того, что для координации стараются привлечь самые простые и наглядные алгоритмы.

В качестве примера координации на рис. 39 представлено положение нескольких растительных ассоциаций, выделенных в долине р. Чапаевки (Самарская область) с использованием методов классификации Ж.Браун-Бланке (Ужамецкая, 1997, с. 63). Оценка местообитаний была проведена с помощью экологических шкал Л.Г.Раменского. Шкала увлажнения (У) охватывала на территории исследования четыре ступени увлажнения: среднестепное (СС), луговостепное (ЛС), сухолуговое (СЛ) и влажнолуговое (ВЛ). Шкала богатства и засоления почвы (БЗ) включала три градации: довольно богатые почвы (ДБ), богатые (Б) и слабо солончаковые (С). Кстати, как непрямую координацию можно рассматривать рис. 36.

Классической координационной схемой является так называемый "крест Сукачева" - эдафо-фитоценоотические ряды типов еловых лесов (Сукачев, 1928; Воронов, 1973, с. 340), показанный на рис. 40. “Ряды, изображенные пересекающимися линиями, показывают изменения условий существования растительности. Так, ряд **А** характеризуется увеличением сухости и уменьшением богатства почвы. ряд **В** - увеличением увлажнения и ухудшением почвенной аэрации, ряд **С** - увеличением почвенного богатства и аэрации, **Д** - увеличением увлажнения проточной водой, **Е** - переходный ряд от застойного увлажнения к проточному” (Воронов, 1973, с. 341). В каждой группе ассоциаций, выделенных на доминантной основе, выделяются наиболее типичные “представители” (например, в группе ельников-зеленомошников - *Piceeta hylocomiosa* таковым является ельник-кисличник).

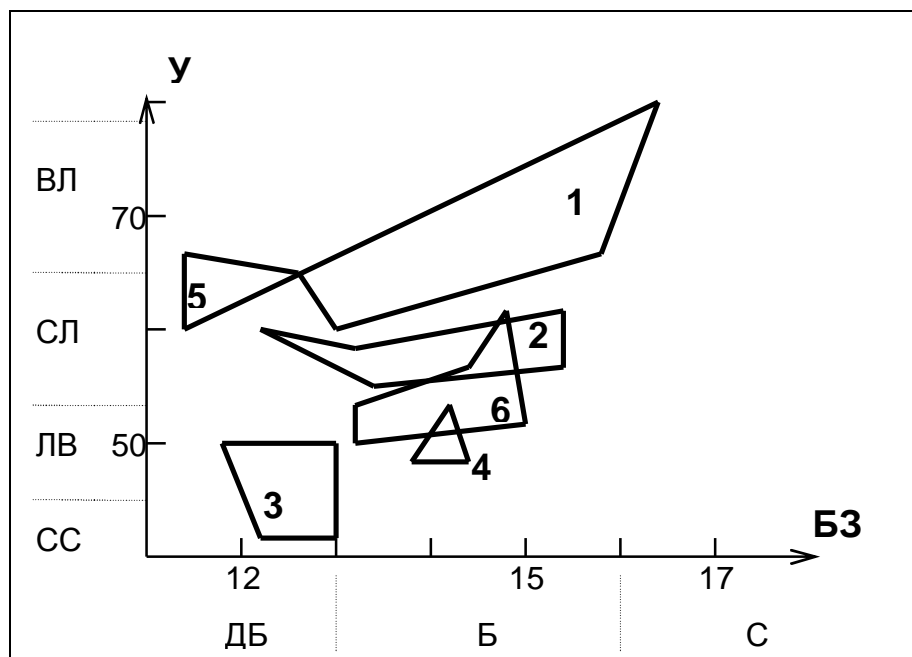


Рис. 39. Положение растительных ассоциаций долины р. Чапаевка в осях увлажнения (У) и богатства и засоления почвы (БЗ);

- 1 - асс. *Heracleo sibirici-Geranium collinae*
- 2 - асс. *Diantho deltoidi-Equisetum arvensis*
- 3 - асс. *Lavatero thuringiacaе-Poetum pratensis*
- 4 - асс. *Salvio-Festucetum valesiacaе*
субасс. *S.-F.v. stellarietosum gramineaе*
- 5 - сообщ. *Artemisia vulgaris-Carduus acanthoides*
[*Galietaalia veri / Onopordetalia acanthii*]
- 6 - асс. *Gypsophilo paniculatae-Astragalium onobrychis*

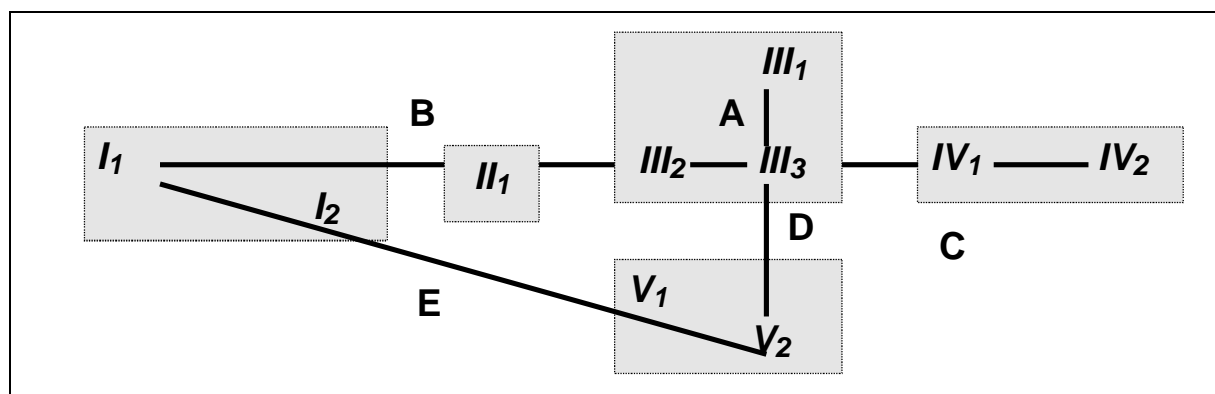


Рис. 40. Координация типов еловых лесов ("крест Сукачева"); I - *Piceeta sphagnosa* (I₁ - ельник сфагновый, I₂ - ельник осоково-сфагновый), II - *Piceeta polytrichosa* (II₁ - ельник-долгомощник), III - *Piceeta hylocomiosa* (III₁ - ельник-брусничник, III₂ - ельник-черничник, III₃ - ельник-кисличник), IV - *Piceeta composita* (IV₁ - ельник липовый, IV₂ - ельник дубовый), V - *Piceeta herbosa* (V₁ - ельник сфагнуво-травяной, V₂ ельник приручьевой)

МОДЕЛЬ КОЛОКОЛОВИДНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДА ВДОЛЬ ГРАДИЕНТА СРЕДЫ (Уиттекер, 1980) - одна из формализаций нормальной (Работнов, 1983) или равновесной (Злобин, 1989) реакции популяций на изменения окружающей среды вдоль одного фактора, проявление принципа лимитирующих факторов (разд. 5.1). Данная модель используется как основа ряда методов ординации (*гауссова ординация*). Она также широко используется при описании взаимодействия популяций (разд. 5.4) и при формализации представлений об экологической нише (разд. 5.5; см., например, рис. 23).

ПОСТУЛАТ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ НЕЗАВИСИМОСТИ АДАПТАЦИИ (Дедю, 1990) - 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" (Злобин, 1989, с. 60). Более того, естественные ценопопуляции (включая сформированные под воздействием человека виды рудеральных и сеgetальных сообществ) состоят из неодинаковых особей, также по-разному адаптированных не только к различным, но и к одному фактору. Эта неоднородность (Наумова, 1995) 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 (Dakshini, Sabina, 1981). Такого рода неоднородность ценопопуляций повышает их устойчивость в сообществе, так как они более полно используют ресурсы среды и легче переносят неблагоприятные условия. В табл. 29 в качестве иллюстрации приведена сравнительная экологическая характеристика нескольких видов растений по шкалам Л.Г.Раменского (Раменский и др., 1956; Наумова, 1995, с. 144): легко видеть высокое сходство этих видов по фактору "переменности увлажнения" и существенное различие (независимая

Таблица 29

Сравнительная экологическая характеристика некоторых массово (более 8%) представленных видов растений (Раменский и др., 1956)

В и д	Шкала (число градаций)			
	увлажнение (120)	богатство и засоленность почвы (30)	пастбищная дигрессия (10)	переменность увлажнения (20)
<i>Festuca valesiaca</i>	21-53	10-22	4-6	9-12
<i>Agrostis alba</i>	56-71	12-17	1-3	10-13
<i>Phalaroides arundinacea</i>	89-94	11-17	2-3	10-13
<i>Carex gracilis</i>	95-103	10-17	2-4	10-11

адаптация) по самому фактору "увлажнения". [Справедливости ради следует отметить, что шкала "увлажнения" содержит 120 ступеней, а шкала "пере-

менности увлажнения" в 6 раз меньше - всего 20 ступеней (Раменский и др., 1956). Детальный анализ этих шкал, выполненный Ю.И.Самойловым (1973), убедительно продемонстрировал их неоправданную дробность.]

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 (*жизненным формам*) * . Классификаций жизненных форм существует большое количество: каждая из них отражает ту или иную особенность и среды обитания организмов, и их приспособленности к ней. Далее рассмотрены некоторые примеры классификации организмов по жизненным формам. Само понятие «жизненная форма» было предложено в 1884 г. датским ботаником Э.Вармингом (E.Warming).

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 амебы, 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 пленки, моллюски-янтиниды передвигаются на особых пенистых плотиках из слизи и пр.; Стебаев и др., 1993).

Почвенные организмы, исходя из размеров, подразделяются на три группы жизненных форм (Fenton, 1947; цит. по: Одум, 1975):

- *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, 1905) - 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.; Одум, 1975; Уиттекер, 1980):

- *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 микрофанерофиты*);
- *хамефиты* (различные растения с почками возобновления, расположенными на высоте до 25 см; зимой они могут быть защищены снежным покровом);

* Наиболее подробно соотношение понятий «жизненная форма», «форма роста» и «функциональный тип» рассмотрены в монографии Б.М.Миркина и Л.Г.Наумовой (1998). 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.

- *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” (Трасс, 1976, 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 (Серебряков, 1962):

- *деревья*;
- *кустарники*;
- *травянистые поликарпики* [стержнекорневые, кистекарневые, короткокорневищные, дерновые (в том числе - рыхлокустовые, длиннокорневищные, столонообразующие, корнеотпрысковые, ползучие)];
- *травянистые монокарпики* (однолетники).

Классификация жизненных форм по Р.Уиттекеру (R.Whittaker) - популярная система, основанная на физиономических особенностях (*формах роста*) растений (Уиттекер, 1980):

- *деревья* (крупные древесные растения - иглолиственные, широколиственные вечнозеленые и листопадные, вечнозеленые склерофильные, колючие, розеточные, бамбуковые);
- *лианы* (древесные лазящие 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. 41) для пихтово-ельников липовых южной тайги Низменного Заволжья (Широков, 1998, с. 66).

АКСИОМА АДАПТИРОВАННОСТИ Дарвина (Дедю, 1990) - 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 (Раменский, 1925). Эти особенности распределения видов задают специфику сообществ, что требует применения для их исследования и теоретического описания и специфических методов.

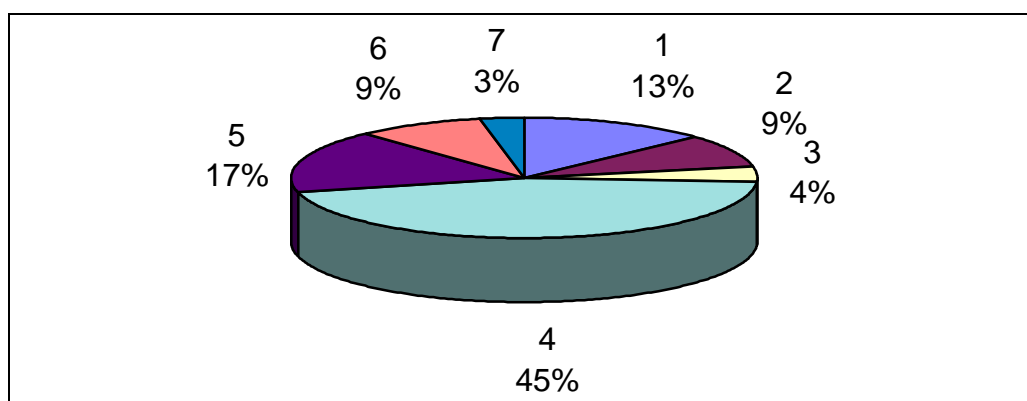


Рис. 41. Спектр жизненных форм пихтово-ельников липовых; 1 - макрофанерофиты, 2 - микрофанерофиты, 3 - нанофанерофиты, 4 - гемикриптофиты, 5 - геофиты, 6 - хамефиты, 7 - терофиты

5.9. 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.Милюкова, Ю.И.Чернова и других естествоиспытателей, на ранних этапах выступало "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 (1975, 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 в разных территориях. В настоящее время наибольшей популярностью пользуется "радиационный индекс сухости" М.И.Будыко, предложенный в 1948 г. и имеющий, по мнению многих географов, наиболее общий биогеографический смысл:

$$K_B = R / (L \cdot r) ,$$

где R - годовой радиационный баланс; L - скрытая теплота испарения; r - годовая сумма осадков. Если $K_B = 1$, то это свидетельствует о соразмерности между количеством тепла и влаги, что характеризует наиболее благоприятные для биологических компонентов ландшафта условия. Значения $K_B < 1$ указывают на избыток влаги, $K_B > 1$ - на повышенную сухость.

Близким по смыслу индексу Будыко является коэффициент, предложенный В.В.Докучаевым (1900) и Г.Н.Высоцким (1909) и модифицированный Н.Н.Ивановым (1949):

$$K_{DVI} = r / E ,$$

где E - возможная годовая испаряемость (с открытой водной поверхности); иными словами, $E = E(R)$. Тогда $K_{DVI} = 1$ 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.Кривошукский для анализа зонального

распределения панцирных клещей, - "показатель благоприятствования условий":

$$K_K = R * \frac{(F + L) \cdot r}{F \cdot E_m} ,$$

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 широкое трактование.

Завершая это вступление, еще раз процитируем Ю.И.Чернова (1975, 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".

КОНЦЕПЦИЯ ПЕРИОДИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ Григорьева—Будыко (Реймерс, 1990) - 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** (Криволицкий, 1967; цит. по: Чернов, 1975, с. 157), представленное на рис. 42.

ПРИНЦИП ПРИРОДНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ Гумбольдта—Докучаева (Дедю, 1990) - закон, согласно которому распределение растений и животных на земной поверхности закономерно зависит от температуры и климата.

ПРИНЦИПЫ "МОЗАИЧНОСТИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ" ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ (ГАР-ПАРАДИГМА) - современные представления о структуре и динамике естественных лесных сообществ тропических и умеренных широт. Основы этих принципов были заложены А.Уаттом (Watt, 1925, 1947). В соответствии с обзором В.Н.Короткова (1991, с. 7-8) выделяются следующие основные положения этой парадигмы:

- вне зависимости от географического положения и флористического состава естественные леса имеют сходные принципы мозаично-ярусной организации;

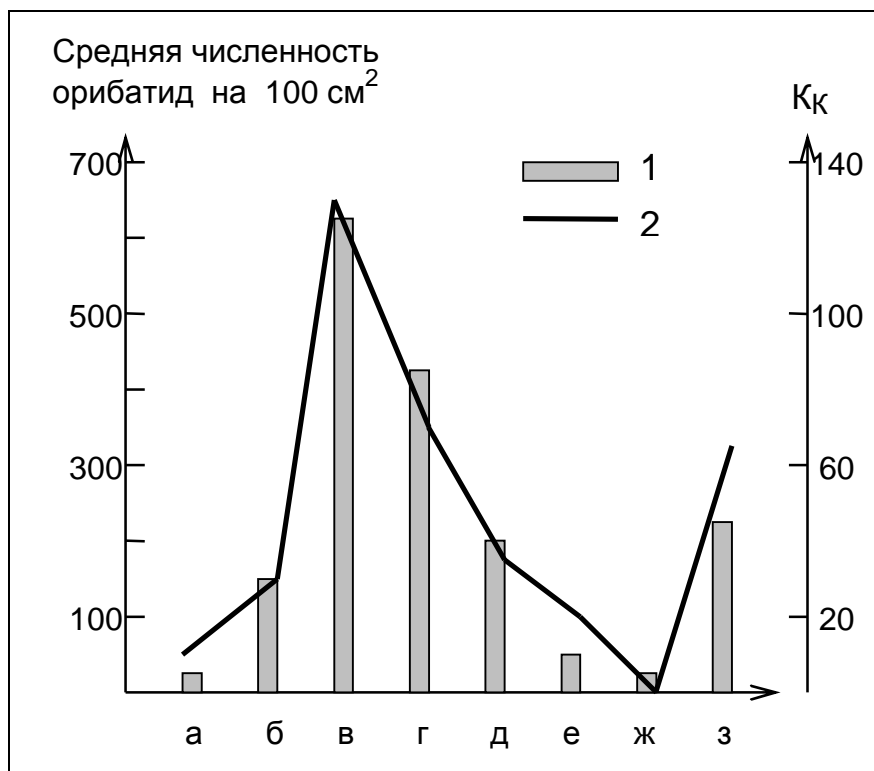


Рис. 42. Соотношение численности панцирных клещей (1) и "показателя благоприятствования условий" (2) в разных географических зонах: а - арктическая пустыня, б - тундра, в - тайга, г - широколиственный лес, д - луговая степь, е - сухая степь, ж - пустыня, з - субтропический лес (Криволицкий, 1967)

- 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 пологом леса;
- размеры прорывов (gaps, "окон") в пологом 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 синузид 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 GAP-парадигмы осуществляется на ценоотическом и внутривидовом уровнях (см. модели разд. 5.3).

ЗАКОН ВЕРТИКАЛЬНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ (Дедю, 1990) - 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). Иллюстративный пример опять позаимствуем из монографии французского географа Э.Реклю (E.Reclus) "Земля. Описание жизни земного шара. Том X. Жизнь на Земле" (1872) в переводе Д.А.Коропчевского 1895 г. (с. 43-44):

“Во Франции, среди высоких гор, выше всего над равнинами поднимается Канигу (Пиренеи, юг Франции. - *Ремарка наша*); на его склонах, вполне заметных с открытого моря, Эме Массо и другие ботаники могли с полнейшею 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 1640 метр., где бук, сосна, ель и береза уже страдают от ветров и холодных зим. Ель останавливается на высоте 1250 метр.; береза не осмеливается расти выше 2000 метр.; более смелая сосна лепится по обрывистым склонам до высоты 2430 м., подходя близко к вершине горы. Еще выше, растительность составляют лишь альпийские или полярные виды. Рододендрон, первые кустики которого показываются на высоте 1320 м., достигает предельной высоты на 2640 метр. Можжевельник, стелясь по земле и на половину пряча в ней свои ветки, доходит до самой вершины, возвышающейся на 2785 метр. и остающейся под снегом ежегодно в течении трех месяцев”.

МОДЕЛИ ГРАДИЕНТНОГО АНАЛИЗА (топо- и ценотопоклины; Миркин и др., 1989) - 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. 43 представлен результат прямой ординации вдоль фактора "высота над уровнем моря" для растительности степей Тэвшрулэх (Монголия; Кашапов и др., 1975; Миркин, Розенберг, 1978, с. 70).

Ценотопоклин описывается уравнением регрессии показателя сходства от значений фактора. Расчеты таких уравнений (Миркин, Розенберг, 1978), выполненные для явлений вертикальной поясности и широтной зональности, позволили количественно измерить интенсивность изменений растительности по выбранным градиентам. Так, например, изменения растительности при переходе от пустынь к полупустынным степям (в МНР) описываются следующим уравнением гиперболического типа:

$$y = 0,356 - 0,0012 \cdot x + 3,114 / x ,$$

где y - коэффициент сходства по Сьеренсену между трансектами; x - расстояние между трансектами (в км).

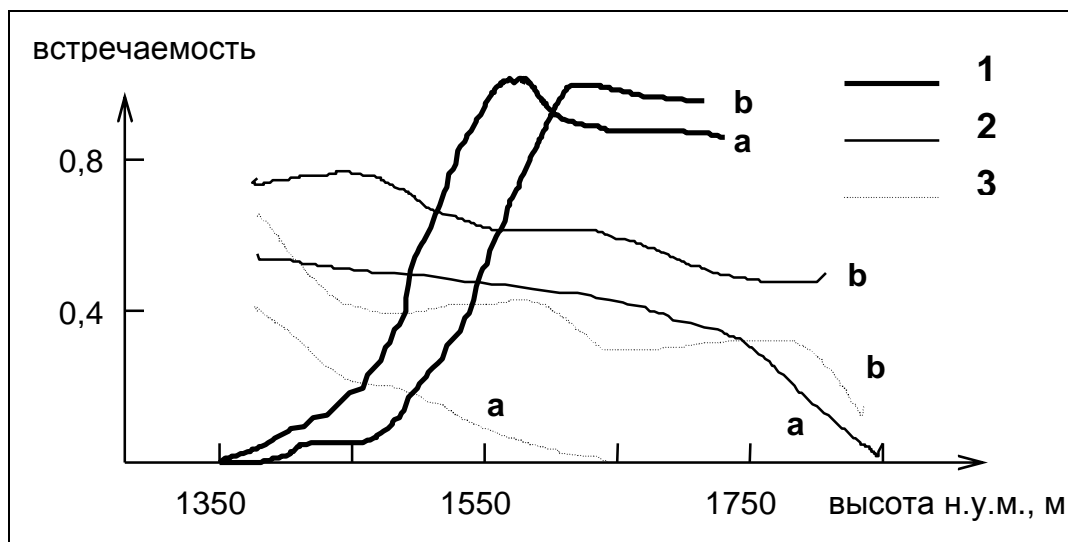


Рис. 43. Высотный топоклин трех видов степей Северо-Восточного Хангая (МНР),
 а - северная экспозиция, б - южная экспозиция;
 1 - *Sanguisorba officinalis*, 2 - *Arenaria capillaris*, 3 - *Agropyron cristatum*

Аналогичные уравнения для характеристики смены пустынных степей сухими имели следующий вид (Миркин, Розенберг, 1978, с. 72):

$$y_1 = 0,448 - 0,0029 \cdot x \quad ,$$

$$y_2 = 0,525 - 0,0015 \cdot x \quad .$$

Из этих уравнений по коэффициентам регрессии можно сделать вывод о том, что интенсивность изменений растительности в южной части профиля (y_1) в 2 раза выше по сравнению с северной (y_2) .

ПРАВИЛО ПРЕДВАРЕНИЯ Вальтера—Алехина (Вальтер, 1982; Миркин и др., 1989; Дедю, 1990) - 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.

Для иллюстрации процитируем еще Э.Реклю (1895, 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 склоны свойственны особые древесные породы: на южном мы находим оливковые деревья, на северном - орешники и ели".

Справедливость этого правила подтверждают и рассмотренные выше данные высотных топоклинов некоторых видов степей Монголии (см. рис. 40 и

табл. 24): встречаемость видов на северных склонах ниже, и виды по этим склонам поднимаются на меньшую высоту (*Agropyron cristatum* на южном склоне встречается на 200 м выше, чем по северному склону).

ПРАВИЛО ВИКАРИАТА Вагнера – Джордана (Дедю, 1990; Реймерс, 1990) - 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 (M.Wagner) в 1868 г. и переоткрыто американским ихтиологом и биогеографом Д.Джорданом (D.Jordan) в 1906 г.

5.10 ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ (СУКЦЕССИИ, КЛИМАКС)

Как отмечалось выше (см. разд. 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 (Уиттекер, 1980; Работнов, 1983; Миркин, 1985; Миркин и др., 1989; Наумова, 1995):

- *обратимые* (суточные, сезонные, флуктуации);
- *необратимые* (сукцессии, эволюция сообществ, нарушения).

Один из вариантов классификации необратимых изменений экосистем приведен на рис. 44.

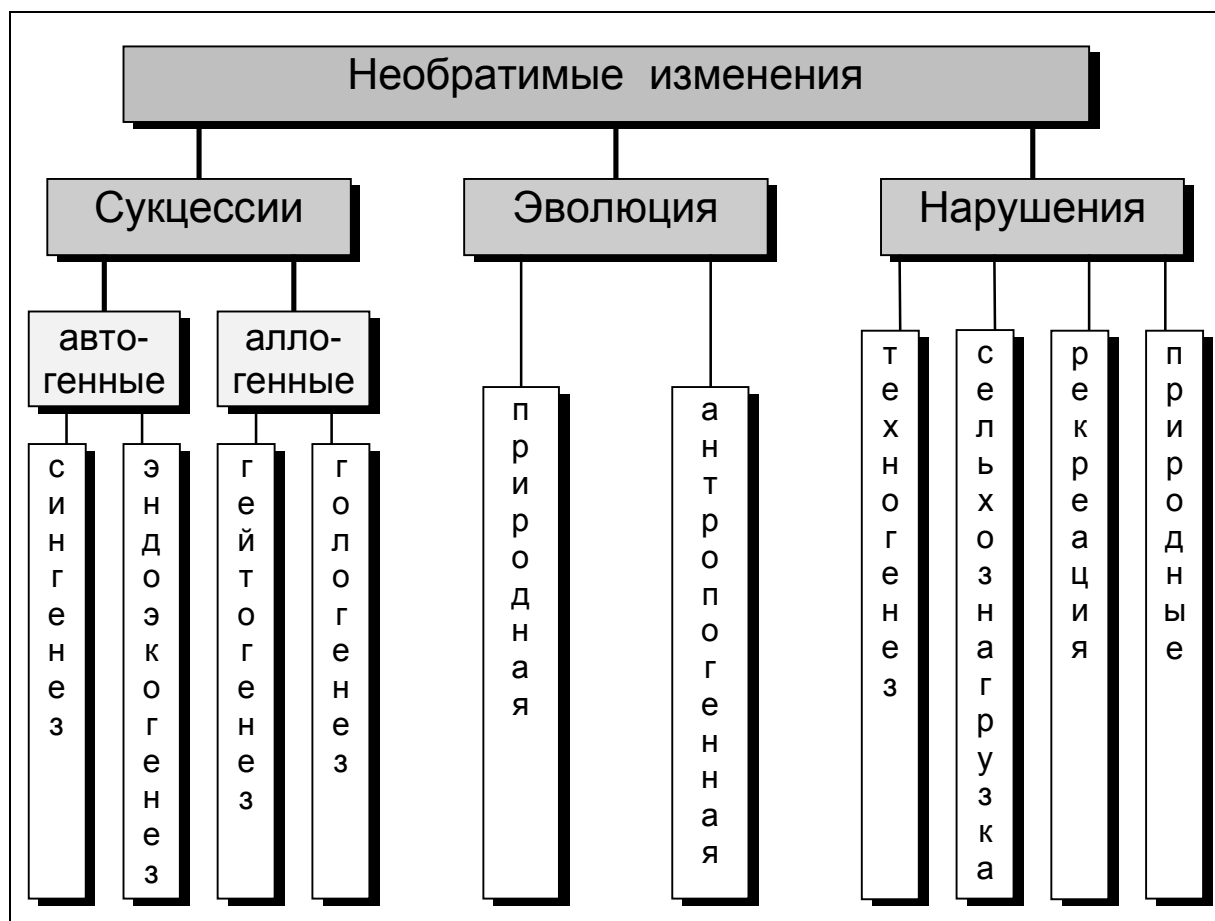


Рис. 44. Классификация необратимых изменений экосистем
(Миркин, 1985; Наумова, 1996)

Суточные изменения сообществ связаны с ритмикой многих природных процессов, когда температура, освещенность и некоторые другие факторы имеют четко выраженную суточную (сезонную и годичную) циклику. На побережьях океана существуют сложные ритмы жизни, связанные со сменой приливов и отливов. Много примеров суточных ритмов активности млекопитающих можно найти в монографии В.Е.Соколова и Г.В.Кузнецова (1978).

Интересную картину суточной динамики сообществ коралловых рифов рисует Р.Уиттекер (1980, 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, ища укрытие 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 разных 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, - красные. 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, приспособленных 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 (см. рис. 45) приведем данные В.И.Попченко с соавторами (1983, с. 17), которые исследовали динамику эпифитона в Саратовском водохранилище в зарослях рогоза узколистного (*Typha angustifolia*). Эта картина отличается от "классических" иллюстраций суточной вертикальной миграции планктона (см., например, Уиттекер, 1980, с. 85) учетом не только освещенности, но и трофических особенностей данного сообщества. С восходом солнца начинается фотосинтетическая деятельность низшей и высшей растительности; водоросли при этом держатся у поверхности воды (слой 0-20 см). За ними, с некоторым опозданием по времени, мигрируют беспозвоночные (преимущественно, фильтраторы и седиментаторы). Это создает утренний пик численности у поверхности в период с 6 до 10 часов.

Днем, когда солнце достигает зенита, в связи с угнетающим действием прямых солнечных лучей, активность фотосинтеза снижается, альгофлора перемещается ко дну (слой 20-60 см); следуя за водорослями как кормовыми объектами у дна скапливаются и беспозвоночные, образуя дневной пик (с 10

до 14 часов). По мере наступления сумерек водоросли, а за ними и животные, постепенно поднимаются вверх, равномерно распределяясь по стеблям рогоза и толще воды от дна до поверхности.

Вечером (с 18 часов) и водоросли, и зоопланктон медленно перемещаются в слой воды 60-80 см, а с заходом солнца (с 22 часов) сосредотачиваются у самого дна, образуя ночной пик численности гидробионтов.

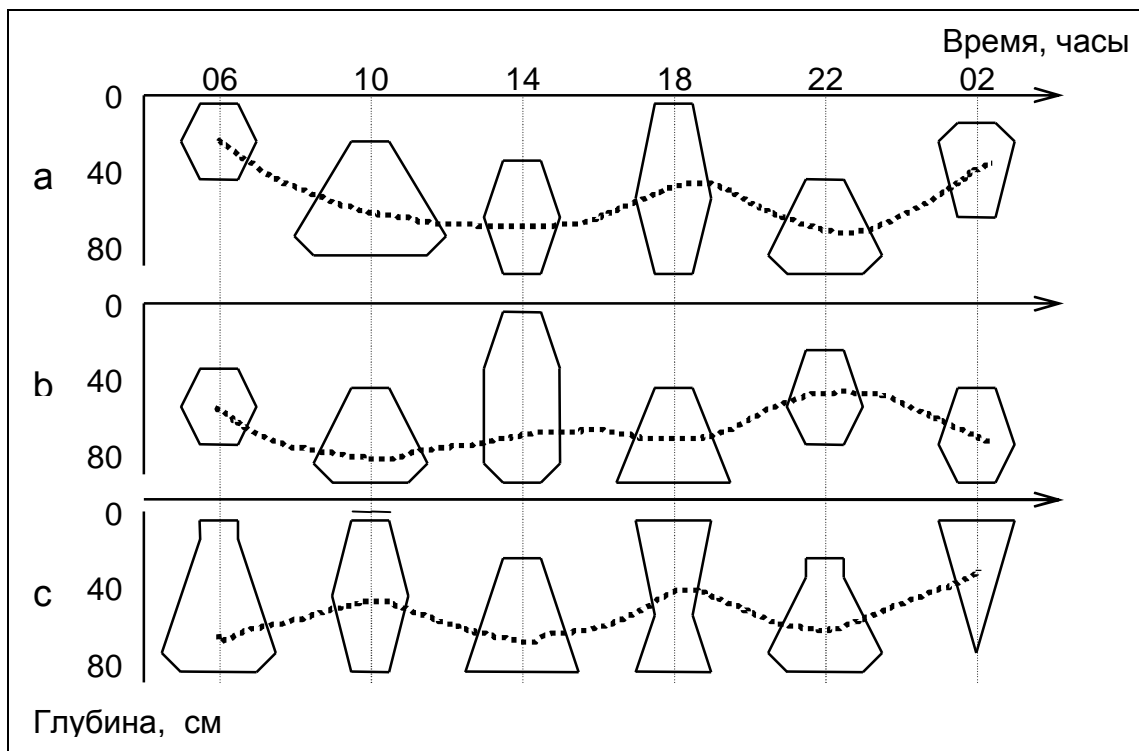


Рис. 45. Суточная вертикальная динамика фитопланктона (а), микро- (б), мезо- и макрозоофитоса (с) в июле 1979 г. в фитоценозе рогоза узколистного в Саратовском водохранилище (Попченко и др., 1983, с. 16-17)

“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, коловратки, 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. - *Ремарка наша*)” (Попченко и др., 1983, 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), и насекомых (яркая окраска и неопределенность траектории полетов у дневных бабочек и тусклая окраска и медленный полет под защитой сумерек или темноты у молей; Уиттекер, 1980).

Еще один пример суточной динамики, тесно связанный с суточным ходом тепла солнечной энергии, демонстрируется (рис. 46) на примере транспирации двух видов растений пойменных лугов р.Лены (Кононов, 1978, с. 11).

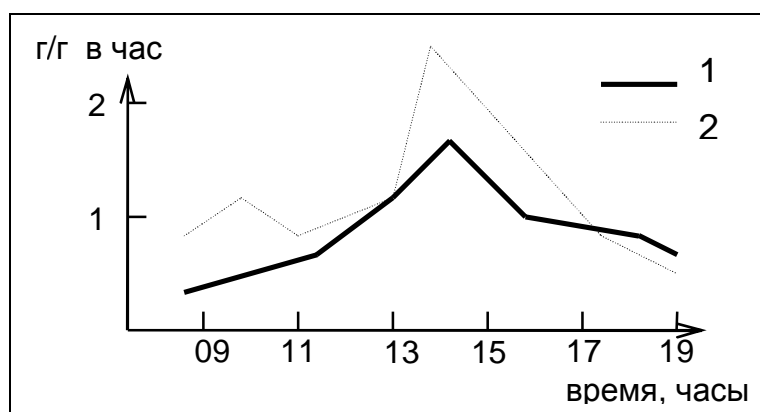


Рис. 46. Суточный ход интенсивности транспирации 7 июля 1972 г.:
1 - *Hordeum brevisubulatum*, 2 - *Poa pratensis*

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* (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 (Алехин, 1986; Наумова, 1996), поочередно зацветают сон-трава (*Pulsatilla patens*) с фиолетовыми цветами, желтым цветом горичвет весенний (*Adonis vernalis*) и синим - шалфей 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). В качестве примера рассмотрим динамику надземной массы в травяном покрове дубравы в лесостепи (липо-дубняк снытевый; Горышина, 1969, с. 176), представленную на рис. 47.

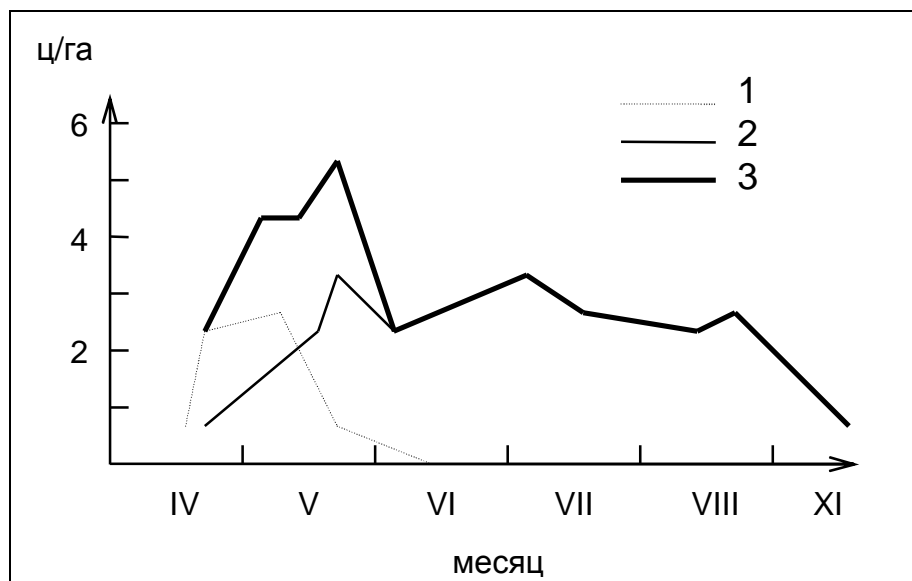


Рис. 47. Динамика надземной фитомассы травяного покрова лесостепной дубравы: 1 - эфемероиды, 2 - виды летней синузии, 3 - общая фитомасса.

В данном случае характер сезонной динамики надземной фитомассы определяется изменением светового режима в толще растительного покрова. В лесостепной дубраве большинство видов ускоренно накапливают фитомассу до момента полного развития листьев деревьев (в условиях достаточной освещенности). При этом значительный вклад в образование весенне-раннелетнего пика фитомассы вносят эфемероиды (*Scilla sibirica*, *Corydalis halleri*, *Anemone ranunculoides*, *Gagea lutea*, *Ficaria verna* и др.) и некоторые другие виды, цветущие немного позднее эфемероидов (в частности, *Lathyrus vernus*, *Carex pilosa*, *Asarum europaeum* и др.; Горышина, 1969).

В качестве еще одного примера на рис. 48 приведена сезонная динамика содержания хлорофилла "а" (показателя биомассы фитопланктона) в Куйбышевском водохранилище (Паутова, Номоконова, 1994; Паутова, 1997, с.32). Как и для всех волжских водохранилищ, в сезонной динамике биомассы фитопланктона Куйбышевского водохранилища характерны ранне- и поздневесенние максимумы содержания хлорофилла "а", наличие 2-3-летних пиков и некоторое позднеосеннее увеличение его количества (поздневесенние и позднеосенние максимумы не столь выражены и регистрируются значительно реже). Четкого совпадения максимумов и средней концентрации хлорофилла "а" в сезонной динамике нельзя и ожидать в силу многогодичной вариабильности климатических, гидрологических и гидрохимических условий. Во многом это обусловлено искусственным характером этих водоемов и специфическими типами гидрологических режимов заполнения и сработки уровня воды, что было убедительно показано, в частности, В.В.Жариковым (1989, 1997) на сообществах планктонных инфузорий.

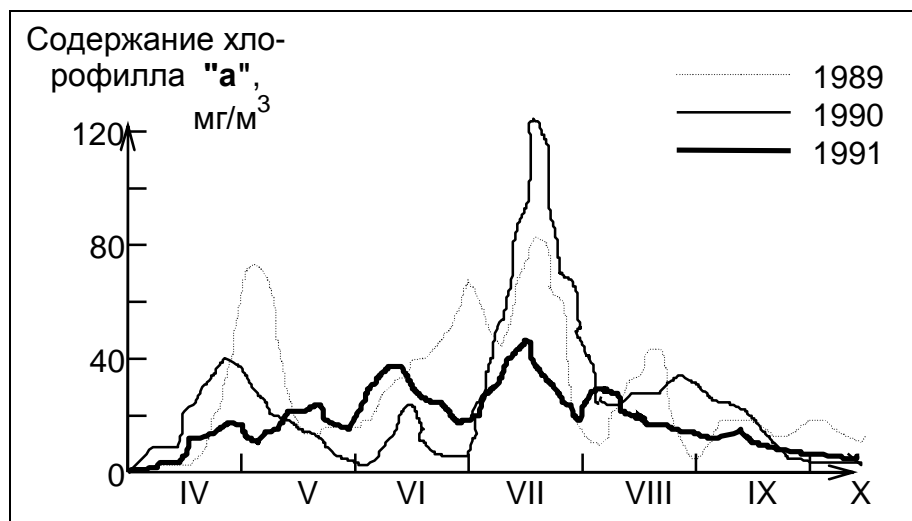


Рис. 48. Сезонная динамика содержания хлорофилла "а" в Куйбышевском водохранилище на р.Волга

Оригинальной иллюстрацией сезонной динамики представляется исследование частоты столкновений самолетов с птицами, проведенное в 1985 г. в районе аэродрома "Ульяновск" (Бородин, 1990). В районе аэродрома 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, достаточно обычны были 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 (см. рис. 49) объясняется, естественно, сезонными миграциями. Количество столкновений в конце июня, июле и августе заметно увеличивается, что объясняется разными авторами (Якоби, 1974; Рогачев, Лебедев, 1984; Бородин, 1990), в основном, двумя причинами:

- повышением активности птиц, совершающих послегнездовые кочевки (численность их 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.

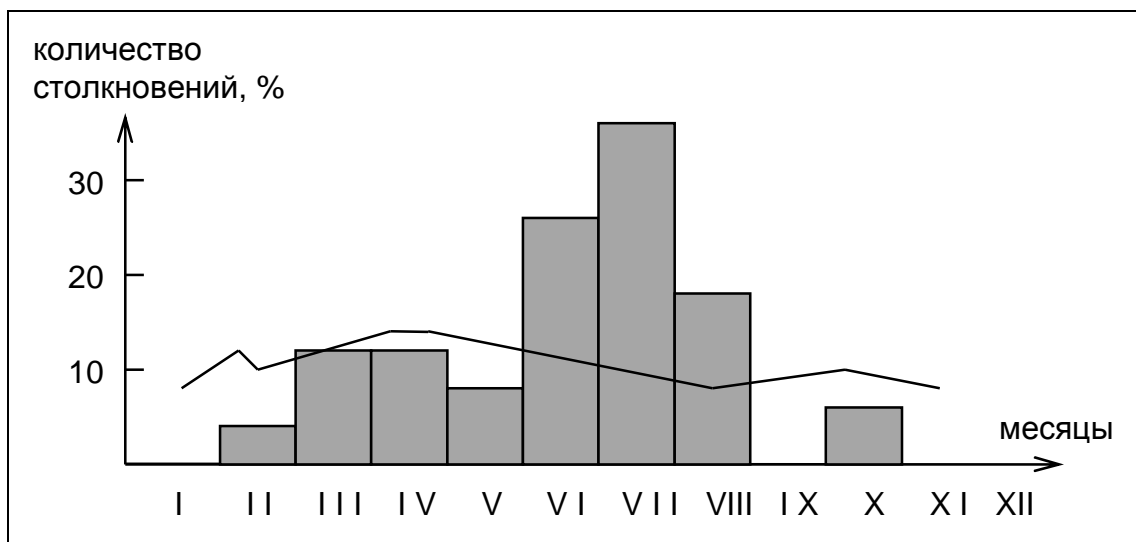


Рис. 49. Частота столкновений самолетов с птицами (гистограмма) и интенсивность полетов воздушных судов (кривая) в районе аэропорта "Ульяновск" в 1985 г. (Бородин, 1990, с. 77)

Флуктуации (от лат. fluctuatio - колебание) - ненаправленные, различно ориентированные или циклические (с циклом не более 10 лет; Работнов, 1983) разногодичные изменения сообществ, завершающиеся возвратом к состоянию, близкому к исходному. Термин «флуктуация» в этом контексте одним из первых использовал в 1939 г. американский фитоценолог Г.Глизон (G.Gleason). Флуктуации порождаются либо колебаниями климата, либо ритмами развития биотических компонент экосистемы. По амплитуде и длительности флуктуации подразделяются (Миркин и др., 1989, с.202) на следующие типы:

- *скрытые* (изменения визуально не улавливаются);
- *осцилляции* (обнаруживаются при непосредственном наблюдении);
- *дигрессионно-демутационные* (амплитуда и длительность изменений превышает "среднеаспирантский" интервал наблюдений, то есть больше 5-6 лет).

Т.А.Работнов (1983) различает следующие типы флуктуаций по воздействию факторам.

- *Экотопические (климатогенные) флуктуации* - наиболее распространенный тип флуктуаций. Разногодичная изменчивость параметров экосистемы (например, численность, продуктивность или биомасса) может достигать порядков. Так, количество зайцев за 80 лет наблюдений (классическая система "зайцы - рыси"; см. рис. 20) 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.), в существенной степени изменяющим всю экосистему.
- *Антропогенные флуктуации*. Эти изменения связаны с кратковременными и ненаправленными воздействиями человека на экосистемы. Например, перевыпас может привести к значительному изменению структуры травостоя пастбищ (Наумова, 1996).

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. - Ремарка наша), 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*” (Одум, 1975, с. 324).

“Последовательность изменений, происходящих в нарушенном местообитании, называется *сукцессией*, а достигаемая в конечном счете растительная формация - *климаксом* (курсив автора. - Ремарка наша)” (Риклефс, 1979, 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)*” (Уиттекер, 1980, с. 176).

“Сукцессия - постепенные необратимые... изменения состава и структуры сообщества, вызываемые внутренними (автогенная сукцессия) или внешними (аллогенная сукцессия) причинами” (Миркин и др., 1989, с. 178).

“Изменения растительности (растительных сообществ), имеющие необратимый последовательный характер, называются *сукцессиями* (курсив авторов. - Ремарка наша). Движущей силой сукцессий являются внутренние процессы (эндогенез) и внешние воздействия (экзогенез). Сукцессии идут непрерывно... В чистом виде автогенные и аллогенные сукцессии не существуют в силу того, что внутренние и внешние причины всегда сопутствуют друг другу” (Ипатов, Кирикова, 1997, с. 254).

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 характеристик изменений.

Соотношение разных видов сукцессии хорошо иллюстрирует табл. 30, которая с некоторыми незначительными модификациями взята из работ Б.М.Миркина (1985, с. 77) и Л.Г.Наумовой (1996, с. 95).

Таблица 30

Классификация сукцессий сообществ

Варианты	Типы и подтипы сукцессий			
	автогенные		аллогенные	
	сингенез	эндоэкогенез	гейтогенез	гологенез
По масштабу времени:				
быстрые (10-летия)	+		+	+
средние (100-летия)		+	+	+
медленные (1000-летия)		+		+
очень медленные (десятки 1000-летий)		+		+
По обратимости:				
необратимые	+	+	+	+
обратимые (циклические сукцессии)			+	+
По степени постоянства процесса:				
постоянные	+	+	+	+
непостоянные			+	
По происхождению:				
первичные	+	+		
вторичные	+	+		
По тенденции изменения продуктивности и видового богатства:				
прогрессивные	+	+	+	+
регрессивные	+	+	+	+
По антропогенности:				
антропогенные	+	+	+	+
природные	+	+	+	+
По биоэнергетике развития:				
автотрофные	+	+	+	+
гетеротрофные		+	+	+

Сингенез - изменения происходят под влиянием взаимоотношений между видами сообщества, дифференциации экологических ниш без существенного изменения видами условий местообитания. Основная роль сингенеза отмечается для начальных стадий и для очень быстрых по масштабу времени сукцессий. Соотношение P/R (P - первичная продукция, R - дыхание) больше единицы. 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), 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 тыс. раз!). Наконец, сингенез - природный процесс, но его "пусковым механизмом" могут быть и антропогенные факторы (Миркин, 1985, с. 77).

Против выделения сингенеза в отдельный тип сукцессии высказываются ряд фитоценологов (Шенников, 1964; Василевич, 1983; Ипатов, Кирикова, 1997), считая его просто одним из механизмов сукцессии вообще. Правда, В.С.Ипатов и Л.А.Кирикова (1997, с. 255) выделяют тип *унициальной сукцессии*, которая по своему содержанию идентична сингенезу. Действительно, граница между сингенезом и эндоэкогенезом достаточно эфемерна, и все же сингенез не сопровождается кумулятивным влиянием на среду. Иными словами, при "остановке" сингенеза среда имеет шансы вернуться в исходное состояние (отмершие растения не будут затенять почву и друг друга, дожди вернут влагу и пр.; Миркин, 1985), а вот "остановка" эндоэкогенеза (например, процесс зарастания озера; см. Уиттекер, 1980, с. 177) оставит свои следы (слой органических отложений на дне и т.д.). Думается, что кроме чисто эстетического "принципа симметрии" (по два типа сукцессии в рамках автогенных и аллогенных сукцессий) следует согласиться и с Б.М.Миркиным (1985, с. 78), который считает, что "...если эту категорию сукцессий (сингенез. - *Ремарка наша*) Сукачева—Александровой не следует абсолютизировать, то нет необходимости от нее отказываться. Существование переходных ситуаций от сингенеза к эндоэкогенезу должно восприниматься как совокупное проявление действия обоих процессов".

Примерами сингенеза могут служить первые стадии зарастания новых субстратов (песчаных отмелей, скальных осыпей, лавовых потоков - первичные и природные сукцессии) и восстановление растительности на нарушенных человеком территориях (зарастание насыпей дорог, залежей и пр. - первичные и вторичные антропогенные сукцессии).

Эндоэкогенез - изменение сообщества путем изменения условий среды, *сукцессия в классическом (узком) смысле*. Рассматриваемые далее модели сукцессий дают достаточно полное описание этого типа автогенных сукцессий.

Примерами эндоэкогенеза являются процессы зарастания стариц, переход низинных болот в верховые и т.д. (природная сукцессия) и изменения под воздействием разного рода деструкций (полное или частичное разрушение сообщества в результате воздействия антропогенных факторов - рубки ухода за лесом). Большое число примеров эндоэкогенеза приведено в учебнике В.С.Ипатова и Л.А.Кириковой (1997).

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 Дансеро). Необратимый характер гейтогенеза может наблюдаться, как правило, в экологически ранимых ландшафтах экстремальных условий 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; см. табл. 31) и хозяйственную деятельность человека (пастбищная дигрессия, воздействие мелиорации и пр. - антропогенные смены).

Таблица 31

**Использование надземной фитомассы млекопитающими
в экосистемах открытых пространств
(Абатуров, 1984; цит. по: Ипатов, Кирикова, 1997, с. 282)**

Местообитание	Млекопитающие	Использование надземной фитомассы, %
Степь (Монголия)	полевка Брандта	25-75
Поля люцерны (Болгария, Польша)	обыкновенная полевка	21-32
Полупустыня (Северный Прикаспий)	малый суслик	10-25
	суслик и домашние овцы	57
Степь (Украина)	степной сурок	1-6
	сельскохозяйственные копытные и сурки	11-48
Полупустыня (Калмыкия)	сайгак	18-45
Луга (Австралия)	кролик	25-50
Саванна (Уганда, Африка)	водяной козел	10
Кустарниковые заросли (Калифорния, США)	олени и домашние овцы	70
Тропические луга (Африка)	грызуны и дикие копытные	20-34
Саванна (Африка)	дикие копытные	60-80

Гологенез - изменения целых ландшафтов с более или менее параллельным изменением растительных сообществ и экосистем разных урочищ. Природный гологенез - это процесс масштаба тысячелетий (например, развитие ильменей в низовьях Волги), антропогенный (в результате, например, строительства гидротехнических сооружений, вызывающих подтопление, затопление, засоление и пр.; Миркин, 1985) - протекает значительно быстрее. На рис. 50 приведены данные по смене ассоциаций растительного покрова поймы р.Волги в результате возрастания водного стока (Голуб, Лысенко, 1997, с. 67).

Природный гологенез всегда постоянен и необратим, а вот антропогенный может оказаться обратимым процессом, если его последствия не зашли слишком далеко (третий закон Дансеро).

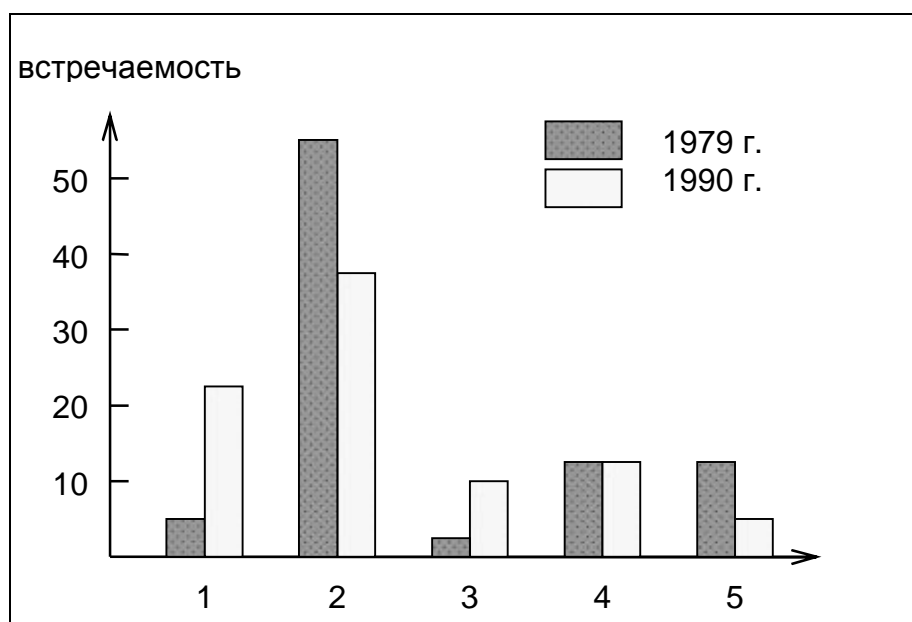


Рис. 50. Встречаемость растительных ассоциаций на профиле в пойме р.Волги: 1 - асс. *Sparganio erecti-Typhetum angustifoliae*, 2 - асс. *Phalaroido-Scirpetum*, 3 - асс. *Bolboschoeno-Inuletum*, 4 - асс. *Aeluropodetum pungentis*, 5 - асс. *Argusio-Phragmitetum*

КОНЦЕПЦИЯ КЛИМАКСА (Миркин и др., 1989) - 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. [Правильная транскрипция английского слова *climax* должна быть "клаймэкс", но по установившейся традиции используется термин «климакс» (аналогично, пианист Ван Клиберн вместо Ван Клайберн).] Изменения, происходящие в основных структурных и функциональных характеристиках экосистем, представлены в табл. 32.

Таблица 32

Тенденции, которые следует ожидать в процессе сукцессии экосистем
(Одум, 1975, с. 325; с добавлениями)

Признаки экосистемы	Стадии сукцессии	
	начальные (развивающиеся)	климаксовые (зрелые)
Энергетика сообщества <i>P/R</i> (отношение валовой продукции к дыханию) <i>P/B</i> (отношение валовой продукции к биомассе) <i>B/E</i> (отношение биомассы к единице потока энергии) Чистая продукция сообщества Пищевые цепи	$> 1 <$ высокое низкое высокая линейные (пастбищные)	≈ 1 низкое высокое низкая ветвящиеся (детритные)
Структура сообщества Общее органическое вещество Неорганические биогенные вещества Видовое разнообразие Биохимическое разнообразие Структурное разнообразие (ярусность и пространственная гетерогенность)	мало экстрабиотические мало мало мало	много интрабиотические велико велико велико
Жизненный цикл Специализация по нишам Размеры организмов Жизненные циклы	широкая небольшие короткие и простые	узкая крупные длинные и сложные
Круговороты биогенных веществ Круговороты минеральных веществ Скорость обмена биогенных веществ между организмами и средой Роль детрита в регенерации биогенных веществ	открытые высокая незначительная	замкнутые низкая значительная
Изменения "вперед" Изменения "назад" (ретрогрессия)	медленные быстрые	
Давление отбора Характер роста Продукция	быстрый (r-отбор) количество	медленный (K-отбор) качество
Всеобщий гомеостаз Внутренний симбиоз Стабильность Энтропия	не развит низкая высокая	развит высокая низкая

ГИПОТЕЗА МОНОКЛИМАКСА Клементса (Одум, 1975; Уиттекер, 1980; Миркин, 1985; Дедю, 1990) - признание возможности существования в каждой природной зоне (исключительное значение климатических факторов) одного устойчивого климаксового состояния вне зависимости от того, где бы ни началась сукцессия - на скальных осыпях, песчаных дюнах или при зарастании пруда. Гипотеза была предложена Ф.Клементсом (F.Clements) в 1904 г.

Сущность гипотезы климатического моноклимакса Клементса сводится к четырем положениям, три из которых Р.Уиттекер (Whittaker, 1974) считал обязательными - устойчивость, конвергенция (сближение признаков сообщества в ходе сукцессии) и превалирование (преобладание этих климаксов по площади). Четвертое положение - аналогии климаксового сообщества организму - факультативное. Кроме основных климаксов, Ф.Клементс допускал существование большого числа вспомогательных климаксов - отклонений под воздействием того или иного существенного в территории фактора: *субклимакс* ("задержавшаяся" сукцессионная стадия - растительность речной поймы; Миркин, 1974), *дисклимакс* (нарушенный климакс - пастбищные сообщества), *постклимакс* (климакс более высокой по уровню организации жизненной формы - лес в степи), *преклимакс* (обратный постклимаксу - степь в лесу). [Представления о постклимаксе и преклимаксе, в известной степени, отражали представления В.В.Алехина и Г.Вальтера, сформулированные в виде правила предварения; см.разд. 5.9]. 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 несопряженными и потому ей на смену пришли представления о поликлимаксе. Таким образом, гипотеза моноклимакса сегодня представляет чисто исторический интерес (Миркин, 1985, 1986; Миркин и др., 1989, с. 120). Но следует отдать должное Ф.Клементсу, который был предан этой гипотезе и "...пронес ее, как знамя, через всю свою научную биографию" (Миркин, 1986, с. 140). Интересен и такой факт: в одной из последних своих работ Ф.Клементс (Clements, 1949) еще раз подтвердил приверженность гипотезе моноклимакса и назвал статью «"Сезам, открой дверь" для фитоценологии», на что восходящая звезда экологии и фитоценологии Р.Уиттекер (Whittaker, 1953) едко отреагировал - "в пустую комнату". Заметим также, что в монографии С.М.Разумовского (1981) имеет место "возврат" к этим представлениям в связи с отстаиванием автором представлений о дискретности растительного покрова.

ГИПОТЕЗА ПОЛИКЛИМАКСА Нихолса—Тенсли (Уиттекер, 1980) - признание существования в одном климатическом районе нескольких климаксов, различающихся эдафически. Представления о поликлимаксе были развиты путем критики концепции моноклимакса американским геоботаником Г.Нихолсом (G.Nichols) в 1917 г. и английским экологом А.Тенсли (A.Tansley) в 1920 г.

Английская геоботаника начала века стояла против преувеличения формальной физиономии сообществ, и при изучении растительного сообщества подчеркивалось три обязательных положения (сравни с положениями Ф.Клементса) - развитие, состав и экология (Трасс, 1976, с. 115). Особо следует подчеркнуть теоретические представления А.Тенсли - одного из крупнейших экологов того периода. Так, А.Тенсли отрицал прямолинейную аналогию Ф.Клементса между сообществом и организмом: "...из того, что еди-

ницы 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, 1920, 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 (Дедю, 1990) - признание наличия непрерывно варьирующих под воздействием эдафических факторов климаксов в однородной в климатическом отношении территории; климакс в каждой точке признается индивидуальным и трактуется как мозаика видовых популяций, совмещенных условиями среды.

Начав свою научную деятельность с достаточно язвительной полемики с Ф.Клементсом, уже в 1953 г. Р.Уиттекер (Whittaker, 1953, 1970; Уиттекер, 1980) 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*). Он считал, что между климаксовыми сообществами существуют переходы и количество климаксов в поликлимаксе стремится к бесконечности, т.е. в каждой точке - свой индивидуальный климакс (см. рис. 51).

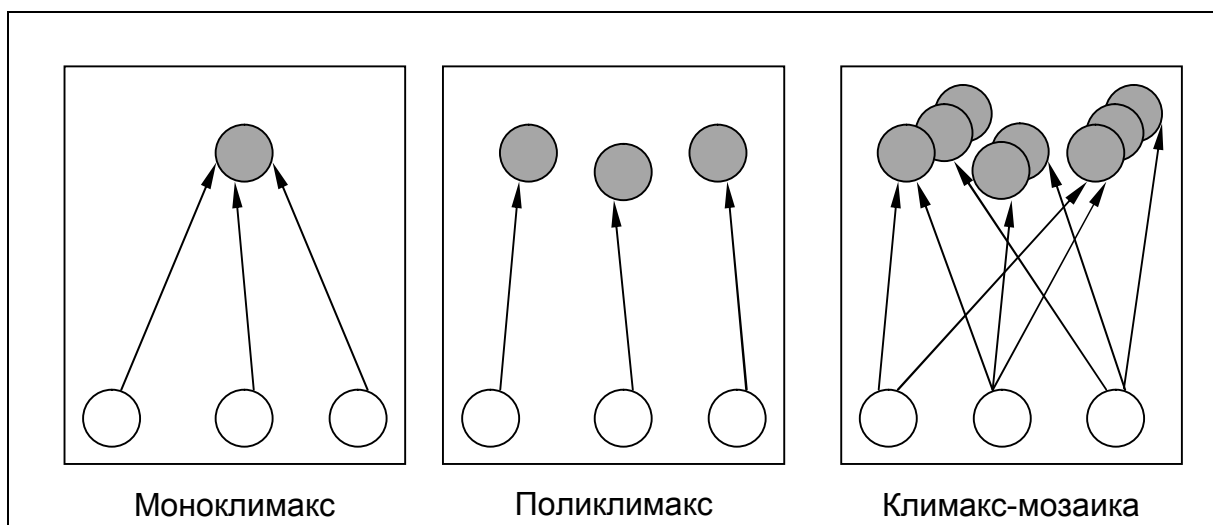


Рис. 51. Схемы, иллюстрирующие гипотезы достижения климакса

ГИПОТЕЗА ПОДВИЖНОГО РАВНОВЕСИЯ Еленкина (Дедю, 1990) - согласно ей 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 (базировавшаяся на взглядах Г.Спенсера) была предложена в 1906 г. А.А.Еленкиным для объяснения сущ-

ности симбиоза у лишайников. В дальнейшем, А.А.Еленкин считал, что "...эта теория (подвижного равновесия. - *Ремарка наша*) объединяет в одно целое и объясняет противоречивые факты, примиряет противоположные теории и дает единое научное мировоззрение, а также позволяет приблизиться к математической формулировке законов, обуславливающих все явления совместной жизни организма в сообществах в сообществах" (Трасс, 1976, с. 69).

Представления о подвижном равновесии развивал и отечественный ботанико-географ А.П.Ильинский (1921, 1937). Так, он писал: "Мои наблюдения на лугах Тверской губ. еще в 1912 г. привели меня... к тому, что единственный язык, при описании луговых сообществ, отвечающий сути явления, - язык учения о равновесии" (Ильинский, 1921, с. 152). При этом предлагалась следующая формализация подвижного равновесия:

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

где y - параметр, характеризующий состояние организма (например, его встречаемость в определенном месте в момент времени t , p - сумма наследственных потенций вида, q - условия данного местообитания, ограничивающие осуществление последних, a - амплитуда колебаний внешних условий (или условий, находящихся в минимуме в соответствии с законом Либиха), $x(t)$ - функция времени. Если $x = 0$, то $y = p / q$ представляет собой "тип" данного местообитания, выраженный через среднюю величину интересующего нас параметра (встречаемости).

Таким образом, в рамках данной гипотезы процесс управления сукцессией и достижения климаксового состояния "отдан" абиотическим компонентам экосистемы (в отличие от рассмотренных выше гипотез, где основным моментом сукцессионного развития признается взаимодействие между биотическими компонентами). По-видимому, в этом и слабость, и сила данной гипотезы, которая подвергалась критике с момента ее появления.

ПРИНЦИП СУКЦЕССИОННОГО ЗАМЕЩЕНИЯ - в процессе сукцессии формируется ряд экосистем, ведущий к наиболее устойчивой в данных условиях климаксовой экосистеме. Еще раз напомним (см. табл. 1), что термин «климакс» был предложен в 1901 г. американскими исследователями Г.Уитфордом (H.Whitford) и Г.Каулесом (H.Cowles). Последний проводил свои исследования, по образному выражению Ю.Одума (1975, с. 333), в "природной лаборатории сукцессии" - на песчаных дюнах оз.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" (Одум, 1975, с. 324). В известном смысле, этот принцип является "продолжением" и развитием принципа "плотной упаковки" экологических ниш (см. разд. 5.5, рис. 21). Этот процесс П.Дансеро (Dansereau, 1954) образно назвал *relais* (фр. - смена почтовых лошадей, эстафета).

ЗАКОН СИСТЕМОГЕНЕТИЧЕСКИЙ (Реймерс, 1990) - 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 (Cowles, 1901, р. 79): "...растительное сообщество не является продуктом лишь современных условий, в нем содержится и прошедшее". Этот закон (онтогенез повторяет филогенез) по Р.Маргалефу (1992, с. 195) "...является статистическим результатом многократно повторяющихся эволюционных шаблонов".

ЗАКОН СУКЦЕССИОННОГО ЗАМЕДЛЕНИЯ (Реймерс, 1990) - процессы, идущие в зрелых (климаксовых) экосистемах, находящихся в устойчивом состоянии, проявляют тенденцию к замедлению. Подтверждение этого закона см. выше (табл. 32) - отношение P/B , 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" (Бигон и др., 1989, т. 2, с. 158). 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" (Наумова, 1995, с. 106). Стабилизация энергетики сукцессии леса показана на рис. 52.

Чисто механической аналогией (и не более того!) можно считать представления Э.Кернера (Kerner, 1957, 1959) о "горячих системах" (начальные стадии сукцессии с высоким обменом энергией и под воздействием внешней среды) и "холодные системы" (климаксовые сообщества, контролируемые изнутри); в данном контексте нормальная сукцессия - процесс "остывания".

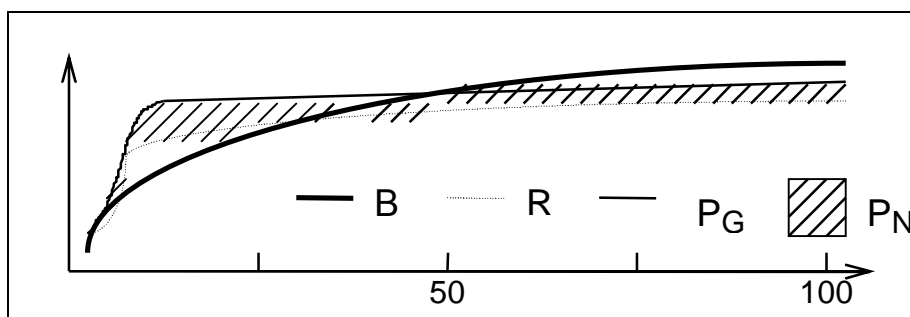


Рис. 52. Энергетика сукцессии лесной экосистемы (Kira, Shidei, 1967; цит. по: Одум, 1975, с. 328): B - общая биомасса, R - полное дыхание сообщества, P_G - валовая продукция, P_N - чистая продукция

ЗАКОНЫ ДАНСЕРО (Дедю, 1990) - 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 известной степени, в этом проявляется общесистемный принцип контринтуитивного поведения сложных систем Дж.Форрестера (см.разд. 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 (P.Dansereau) в 1957 г.

МОДЕЛИ СУКЦЕССИЙ (Миркин и др., 1989; Смелянский, 1993) - идеализированные схемы **автогенных сукцессий**, предложенные Дж.Коннелом (J.Connell), Р.Слейтиером (R.Slatyer) в 1977 г. и развитые Д.Боткиным (D.Botkin) в 1981 г. (обозначаются **C+S**-модели):

- **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; разд. 5.2) без заметного воздействия на среду.

Достаточно подробный анализ механизмов сукцессии был осуществлен И.Э.Смелянским (1993), различившем шесть типов механизмов:

- Ф.Клементса (концепция моноклимакса);
- В.Н.Сукачева (сингенез, эндозоогенез, гейтогенез и гологенез);
- Дж.Коннела и Р.Слейтиера (**C+S**-модели; см. рис. 53);
- процесс дифференциации экологических ниш (разд. 5.5);
- С.М.Разумовского (организмистская смена ассоциаций);
- системный подход (информационный характер сукцессии).

Кроме того, существует большое число математических моделей сукцессионных изменений экосистем.

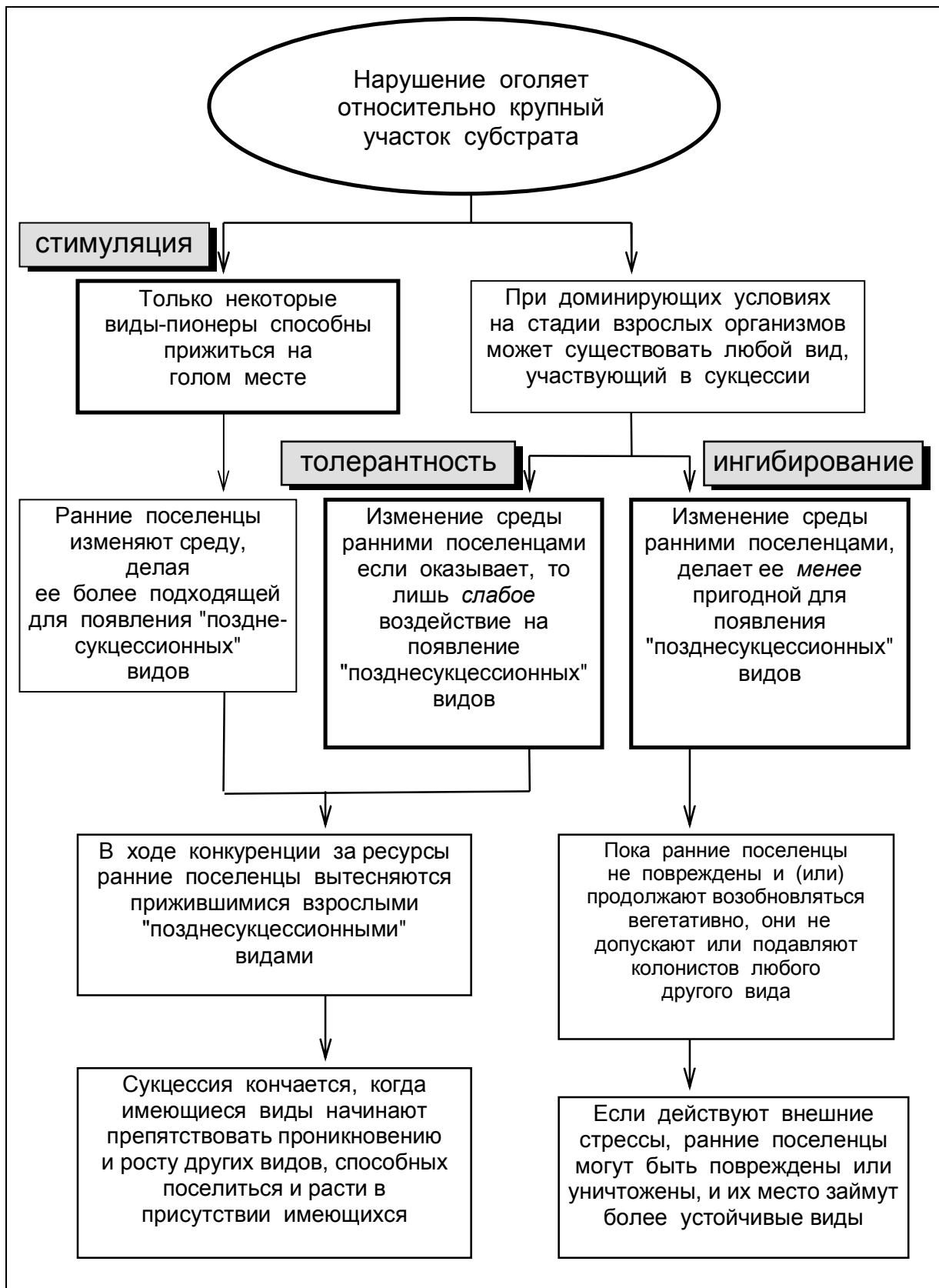


Рис. 53. Три основные модели сукцессий (Connell, Slatyer, 1977; цит. по: Бигон и др., 1989, т. 2, с. 154)

ВЕРОЯТНОСТНАЯ МОДЕЛЬ НАСТУПЛЕНИЯ КАТАКЛИЗМОВ (Брусиловский, Розенберг, 1979; Розенберг, 1984) - формализация представлений Р.Уиттекера (R.Whittaker) о сукцессии как о вероятностном процессе "взаимодействия" времени генерации доминантов сообщества и времени между нежелательными для экосистемы воздействиями.

По степени устойчивости Р.Уиттекер (1980; Миркин и др., 1989) различал следующие формы климакса:

- *аклимакс* - неустойчивое состояние сообщества, возникающее в случае, когда время генерации доминантов меньше, чем время изменения условий среды, флуктуации сообщества беспрестанны, серийные и климаксовые сообщества неразличимы (пример - сообщества фитопланктона);
- *циклоклимакс* - малоустойчивый вариант климакса, когда цикл генерации доминантов примерно совпадает с колебаниями условий среды, серийные и климаксовые сообщества плохо различимы (например, сообщества однолетников в пустыне);
- *катаклимакс* - малоустойчивый вариант климакса, когда генерация доминантов происходит в период между повторяющимися воздействиями факторов среды, серийные и климаксовые сообщества более или менее различимы (сообщества под воздействием регулярных пожаров, наводнений и пр.);
- *суперклимакс* - устойчивый вариант климакса в экстремальных условиях (тундры, пустыни); бета-разнообразие сообществ минимально, серийные и климаксовые сообщества практически неразличимы;
- *эуклимакс* - классическая, "кLEMENTСОВАЯ" форма климакса, серийные и климаксовые сообщества хорошо различимы.

Если случайное время генерации доминанта обозначить через X , а случайное время между двумя воздействиями факторов среды - через Y , то условием достижения климаксового состояния будет $X < Y$. Модель наступления катаклизмов состоит в определении вероятности этого события:

$$P = P(X < Y) .$$

УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ - специальный раздел математической экологии.

ПОСТУЛАТ "НУЛЕВОГО" МАКСИМУМА Маргалефа (Свирижев, Логофет, 1978; Реймерс, 1990) - экосистема в сукцессионном развитии стремится к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности (практически, нулевой). Этот постулат был сформулирован испанским экологом и гидробиологом Р.Маргалефом (R.Margalef) в 1963 г.

Из этого постулата "вытекает" закон сукцессионного замедления (см. выше; рис. 49).

ПРАВИЛО ОПТИМИЗАЦИИ Реммерта (Дедю, 1990) - 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 от первичной продукции (консументы разных уровней получают энергию, потребляя растительное вещество либо прямо, либо опосредовано - поедая друг друга). Действительно, такая положительная корреляция наблюдается для целого ряда экосистем (см. рис. 54). В данном случае, отношение X / Y (в силу линейности данной зависимости) будет примерно равно 10.

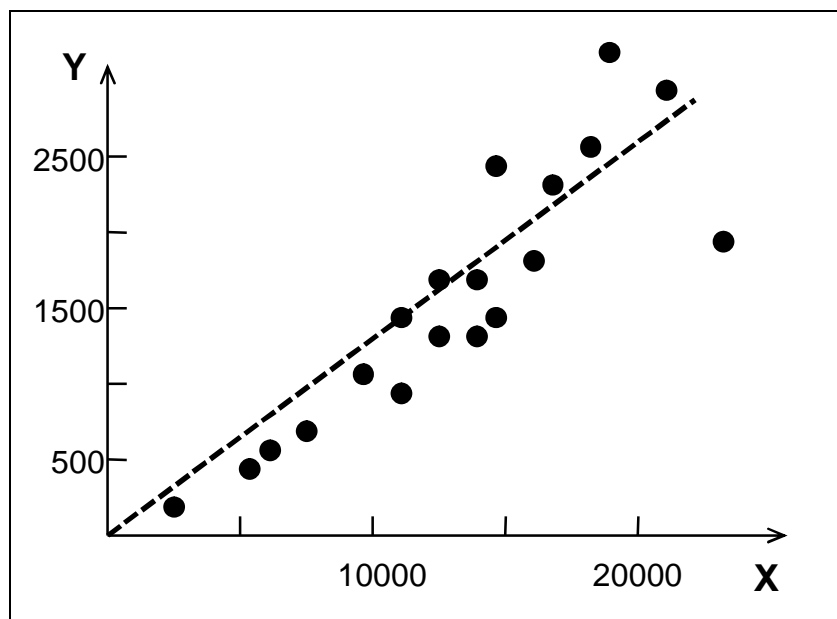


Рис. 54. Зависимость между первичной (X - продукция фитопланктона за сезон роста, $\text{кДж}/\text{м}^2$) и вторичной продукцией (Y - продукция зоопланктона, $\text{кДж}/\text{м}^2$) в выборке озер, расположенных в разных частях Земли (Brylinsky, Mann, 1973; цит. по: Бигон и др., 1989, т. 2, с. 187)

Завершая рассмотрение сукцессий, заметим, что этот аспект изучения экосистем очень многогранен и целый ряд специфических типов сукцессий остался за рамками нашего обсуждения (*циклические сукцессии* - с возвратом к исходному состоянию при цикличности больше 10 лет [гологенез растительности речных пойм; Миркин, 1974], *ландшафтные сукцессии* [саморазвитие целых ландшафтов на примере формирования островов в водохранилищах Днепра; Зимбалевская, 1998], *программированные сукцессии* [при создании искусственных экосистем; Миркин и др., 1989] и др.).

Наконец, приведем слова Р.Маргалефа (1992, 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”.

5.11. ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ (ЭВОЛЮЦИЯ)

Эволюция экосистем (син. *филоценогенез*; по-видимому, не верно считать филоценогенез синонимом только экологии фитоценозов, как это принято у геоботаников - Сукачев, 1954; Василевич, 1985; Миркин и др., 1989) - это процесс возникновения новых типов экосистем.

В соответствии с двумя основными представлениями о структуре и функционировании экосистем ("организмизмом" и непрерывностью; см. разд. 5.8) различают две модели эволюции - эволюция экосистем как целостностей (параллельная) и сетчатая модель эволюции (см. рис. 55).

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 ими как следствие процесса "гибридизации" исходных типов, называемых *вкладчиками* (Миркин, 1985; Наумова, 1995).

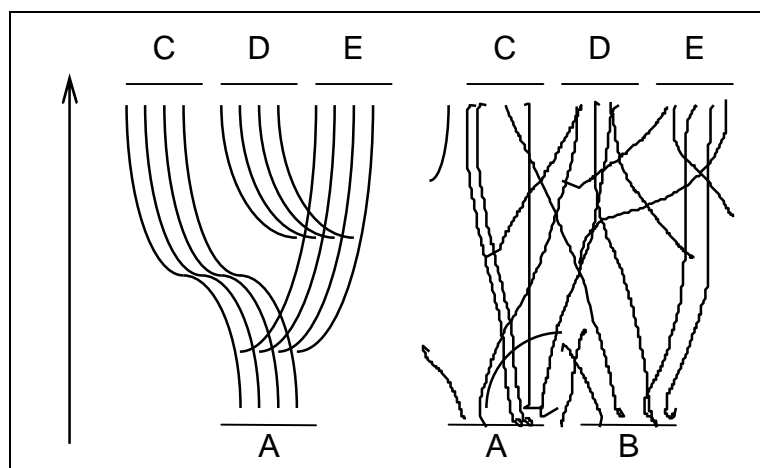


Рис. 55. Графическое изображение двух направлений в ассоциации видов в процессе эволюции (каждая линия представляет один вид; Уиттекер, 1980, с. 320):

слева - параллельная эволюция, три сообщества (C, D и E) происходят от исходного, древнего сообщества A;

справа - сетчатая модель эволюции; центры популяций древних видов распределены вдоль градиента окружающей среды, A и B - древние типы сообществ; через эволюционное время виды произвольно изменяют распределение по градиенту, часть из них эволюционирует параллельно, некоторые разделяются на 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 (C, 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 ассоциации с другими видами

КОНЦЕПЦИЯ СЕТЧАТОЙ ЭВОЛЮЦИИ СООБЩЕСТВ Уиттекера (Уиттекер, 1980; Миркин, 1985) - современное представление об эволюции, как сеткообразном процессе, когда распределения видов вдоль градиента эволюционного времени также 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 происходит дифференциация экологических ниш и плотная упаковка видов сообщества в эти ниши (см. разд. 5.5).

Закономерности эволюции сообществ можно выразить следующими основными принципами (Уиттекер, 1980, с. 324):

- видовое разнообразие увеличивается при добавлении видов, отличающихся от других по нише и местообитанию;
- 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, приспособленные 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 (выделено нами).** Сообщества - это живые системы, которые существенно отличаются от организмов, поскольку принципы эволюции сообществ иные и более ограничены по сравнению с законами эволюции организмов”; Уиттекер, 1980, 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; см. рис. 44). Кроме того, Ю.Одум (1975) различает *аллогенную эволюцию* (под воздействием внешних сил - геологических, климатических изменений и пр.) и *автогенную эволюцию* (под воздействием

внутренних процессов, обусловленных активностью живых компонентов экосистемы).

Интересную классификацию антропогенной эволюции предлагает Б.М.Миркин (1985, с. 74):

- **целенаправленная эволюция:**
 - ◇ замена естественных сообществ на искусственные (например, создание искусственных травосмесей, которые по устойчивости и продуктивности не уступают или превосходят естественные кормовые угодия);
 - ◇ интродукция видов и включение их в состав сообществ (классический пример - 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 году, а злаки Трансильвании заглушаются русским терновником, с тех пор как семена этого растения были перенесены туда в гривах русских лошадей”; Реклю, 1895, с. 56);
 - ◇ уничтожение видов или снижение их генетического разнообразия за счет уничтожения части 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 - сведение 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 самозарастания (антропогенная эволюция на техногенных отвалах - возникают сочетания видов, которые отсутствовали в природе в этих зонах).

Нельзя не согласиться с выводом Б.М.Миркина (1985, 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*; Реймерс, 1990) - 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 в 1962 г. английским биологом В.Уини-Эдвардсом (V.Wynne-Edwards).

Связь скорости размножения и направляемых на это ресурсов хорошо иллюстрируется на примере развития одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*) из клонов разных биотипов (Solbrig, Simpson, 1974, 1977; Бигон и др., 1989). Биотип **А** - растения росли на тропинке (смертность взрослых расте-

ний самая неизбирательная), биотип **В** - старое огороженное пастбище (наиболее сильна конкуренция), биотип **Б** - промежуточное положение между биотипами **А** и **В**. На рис. 56 (цит. по: Бигон и др., 1989, т. 2, с. 30) хорошо видно, что биотип, преобладавший на тропинке (**А**), направлял на размножение ресурсов больше (вне зависимости от местообитания), т.е. имеет место прямая корреляционная зависимость скорости размножения с количеством ресурсов.

В монографии М.Бигона с соавторами (1989, т. 2, с. 6-30) приведено много примеров как отрицательной, так и положительной корреляции репродуктивных трат от ресурсов среды.

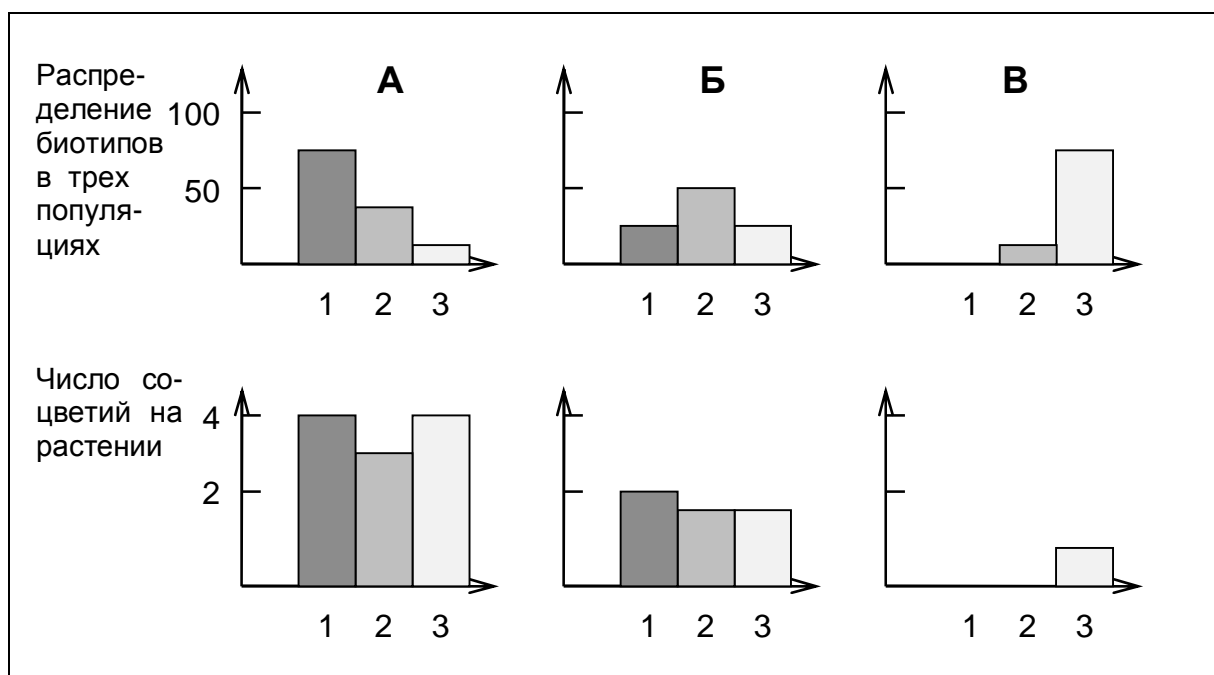


Рис. 56. Развитие одуванчика лекарственного:
вверху - распределение трех биотипов *Taraxacum officinale* по трем популяциям (1 - сильная, 2 - средняя, 3 - слабая степень нарушения);
внизу - число соцветий на растении (т.е. направляемые на размножение ресурсы)

ГИПОТЕЗА КРАСНОЙ КОРОЛЕВЫ (*The Red Queen*; примат биотических факторов в эволюции; Абросов, Боголюбов, 1988) - 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" (1978, с. 138): "Какая медлительная страна! - сказала Королева. - Ну, а здесь, знаешь ли, приходится бежать со всех ног, чтобы только остаться на том же месте! Если же хочешь попасть в другое место, тогда нужно бежать по меньшей мере вдвое быстрее!" Гипотеза Красной Королевы была выдвинута в 1973 г. в работах Л.Ван Валена (L.Van Valen) и М.Розенцвейга (M.Rosenzweig) и получила свое развитие в целом ряде исследований (May-

nard Smith, 1976, 1984; Stenseth, Maynard Smith, 1984; Lewin, 1985; Абросов, Боголюбов, 1988).

Таким образом, “...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” (Абросов, Боголюбов, 1988, с. 125).

Гипотеза Красной Королевы предполагает, что “...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, 1985, p. 399). И еще одна цитата: “...и хотя гипотеза (Красной Королевы - *Ремарка наша*) во многом спорна, ей нельзя отказать в привлекательности, в блестящем выборе названия, в способности завоевывать сторонников и держать в боевой готовности противников” (Абросов, Боголюбов, 1988, с. 6). Конкретизирует эту гипотезу (по отношениям к бинарным ко-эволюционирующим системам) модель Тома и Джерри (см. ниже).

ГИПОТЕЗА ОБУСЛОВЛЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ СУКЦЕССИЕЙ 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)*... 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 (см. табл. 32. - *Ремарка наша*) - большая система устанавливает постепенно сдвигающиеся рамки для действия естественного отбора видов...” (Маргалеф, 1992, с. 187).

СТАЦИОНАРНАЯ ГИПОТЕЗА (*примат абиотических факторов в эволюции*; Абросов, Боголюбов, 1988) - альтернативная гипотезе Красной Королевы, согласно которой 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, 1984; Wei, Kennett, 1985; Lewin, 1985) дало свидетельства как в пользу одной, так и другой гипотезы. 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 некоторым высококачественным палеонтологическими данными обещает в будущем более полное понимание этого явления” (Lewin, 1985, p. 400).

ПРИНЦИП ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НЕОБРАТИМОСТИ (Реймерс, 1990) - экосистема, потерявшая часть своих элементов или сменявшаяся другой в результате сукцессии, не может вернуться к первоначальному своему состоянию, если в ходе изменений произошли эволюционные (микрорезволюционные) 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" (Маргалеф, 1992, с. 139).

МОДЕЛИ ЭВОЛЮЦИИ - специальный раздел математической экологии. Число моделей эволюции огромно.

ПРАВИЛО «AGE AND AREA» - положение, высказанное еще А. Де Кандолем (A. De Candolle) в 1855 г., обсуждавшееся Ч.Дарвиным (Ch.Darwin), Дж.Виллисом (J.Willis) и совсем недавно ставшее предметом рассмотрения в статьях А.И.Кафанова (1987) и Ю.И.Чернова (1988): чем древнее таксон, тем, как правило, обширнее его ареал. Фактически, в развитие этого правила могут использоваться еще два правила биогеографии - **ПРАВИЛО ОТТЕСНЕНИЯ РЕЛИКТОВ** А.Уоллеса (A.Wallace) и **ПРАВИЛО ТРОПИЧЕСКОГО ДАВЛЕНИЯ** Ф.Дарлингтона (F.Darlington), главным общим моментом которых является "...положение об «оттеснении» архаичных примитивных форм более молодыми продвинутыми" (Чернов, 1988, с. 1445).

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 примитивные (Цвелев, 1976). Та же закономерность, по данным Д.П.Жужикова (1979), просматривается и в распространении видов отряда термитов (*Isoptera*). Еще более яркую картину дают амфибии, и, в частности, высокую приспособленность к экстремальным условиям севера демонстрирует сибирский углозуб (*Hynobius keyserlingii*) - примитивнейшая форма хвостатых земноводных (Чернов, 1988). Заметим, что действие этих правил накладывается на глобальный градиент тепловых условий и природно-климатическую зональность.

Вопрос о том, какова роль тропических сообществ в процессах фауно- и флорогенеза, рассматривался С.В.Мейеном (1987) в "бинарном аспекте": "тропики-музей" и "тропики-колыбель". На палеонтологическом материале С.В.Мейен дал веские аргументы в пользу второй точки зрения, дав ему образное название «экваториальная помпа»: тропическая биота - законодатель макроэволюции и, как подчеркивает Ю.И.Чернов (1988, с. 1453), это "...вполне можно принять в качестве рабочей гипотезы".

АКСИОМА НЕОБРАТИМОСТИ ЭВОЛЮЦИИ Дарвина—Долло (Дедю, 1990) - 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 (1996, с. 37-43).

1. Эволюция сообществ организмов складывается из длительных периодов их направленной самоорганизации и кратких (в геологическом масштабе времени) экологических кризисов, сопровождающихся деструкцией прежних сообществ (*перемежающееся равновесие*).
2. Применительно к сообществам справедливо важнейшее следствие кибернетического *принципа порогового реагирования* У.Р.Эшби - дискретность есть выражение устойчивости; экологические сообщества - открытые системы с механизмами поддержания устойчивости, основанными на процессах саморегуляции, и в этих условиях простейший природный регуляторный механизм - принцип "строптивости" Ле Шаталье—Брауна (см. разд. 5.12) - заменяется более усложненным механизмом - *принципом эволюции Пригожина—Гленсдорфа*.
3. 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"; Раутиан, Жерихин, 1996, с. 38).
4. 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.
5. Эволюция сообществ и биосферы в целом начинается тогда, когда мощности отрицательных обратных связей оказывается недостаточно для погашения эффектов внешних воздействий и/или внутренних возмущений.
6. 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].
7. Резонансные эффекты саморазрушения экологических сообществ ведут в эпохи экологических кризисов к массовому вымиранию организмов (в первую очередь, наиболее специализированных форм, участвующих в выполнении наиболее уникальных функций в глобальных геохимических круговоротах, что, естественно, делает их "замену" крайне сложной или даже невозможной задачей).
8. Резонансные эффекты, разрушая структуру сообществ в эпоху экологического кризиса, ослабляют биоценотические ограничения филоценогенеза и вызывают смену доминирующих групп организмов [в соответствии с гипотезой константности (см. разд. 5.12) и с антропоцентрических позиций будет идти процесс *синантропизации*].
9. Темп эволюционной адаптации человека как биологического вида к новым, им же вызванным условиям жизни, не поспевает за темпом перемен в окружающей его природной среде, что ведет к распаду нашей собственной

адаптивной нормы (Шмальгаузен, 1968; Раутиан, 1988) и, как следствие, экспоненциальному росту затрат на реабилитацию окружающей среды и поддержку здоровья населения.

10. 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 устраивают *Homo sapiens*. “Единственно реалистическая стратегия - вращение хозяйственной деятельности человека в исторически сложившуюся биосферу” (Раутиан, Жерихин, 1996, с. 43). Описанию одного из вариантов именно такой стратегии посвящена глава 6 настоящего учебного пособия.

Завершая этот раздел, приведем слова С.С.Шварца (1969, 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. - Ремарка наша)*”.

5.12. ЭКОЛОГИЯ БИОСФЕРЫ (ЭНЕРГЕТИКА, ПРОДУКТИВНОСТЬ)

Понятия «биосфера» и «ноосфера» совершенно справедливо ассоциируются с именем выдающегося ученого В.И. Вернадского - «Биосфера - термин, введенный в науку В.И.Вернадским» (Гумилев, 1990, 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» (Соколов, 1988, с. 6). И если в отношении приоритета термина «ноосфера» практически нет разногласий (это понятие введено французским философом Э.Леруа в 1927 г. и до В.И.Вернадского активно разрабатывалось П.Тейяром де Шарденом), то по термину «биосфера» наблюдаются разночтения. Основная часть естествоиспытателей сходится в том, что термин «биосфера» был введен в 1875 г. австрийским геологом Э.Зюсом * (E.Suess; см., например, Миркин и др., 1989, с. 28).

В процессе работы над "Календарем экологических событий" (Розенберг, 1992; Розенберг, Мозговой, 1992; см. главу 1), авторы столкнулись со статьей М.Я.Лемешева (1986), в которой приоритет в ведении термина «биосфера» отдавался французскому географу Э.Реклю (E.Reclus). Все это заставило подойти к вопросу более внимательно и обратиться к первоисточникам.

Географические исследования Э.Реклю собраны в три его основные работы: "Земля. Описание жизни земного шара" в 12 т. (1868-1872 гг.), "Всеобщая география - Земля и Люди" в 19 т. (1876-1892 гг.) и "Человек и Земля" в 6 т. (1893-1905 гг.). Первая из этих работ несколько раз переводилась в России (в 1872, 1895, 1911 и 1914 гг.). Самыми полными переводами X тома "Жизнь на Земле", представляющим наибольший интерес в данном контексте, являются перевод Д.А.Коропчевского (с дополнениями А.В.Ме-зьера, Д.Д.Струнина, Н.М.Книповича и Н.А.Рубакина) 1895 г. (Реклю, 1895) и перевод Н.К.Лебедева 1914 г. (Реклю, 1914). К сожалению, эти два перевода имеют различия, прежде всего касающиеся понятия «биосфера». В переводе 1895 г. это понятие отсутствует, а вот в переводе 1914 г. находим следующие высказывания Э.Реклю:

“Вся совокупность живых существ на поверхности планеты образует как бы своего рода тонкую оболочку или покров. Этот слой живых существ - растений и животных, - облегающий поверхность почвы, носит название *биосферы* (курсив автора. - *Ремарка наша*), то есть живой оболочки Земли” (Реклю, 1914, с. 4).

“...мы должны признать, что жизнь на Земле едина. Как бы далеко растения, животные и люди не расходились друг от друга, как бы они не 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” (Там же, с. 6).

“...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” (Там же, с. 8).

* А.Гумбольдт в 1845 г. в своем фундаментальном труде "Космос" одноразово использовал понятие «жизнесфера» (Лапо, 1987, с. 14).

Перевод 1914 г. представляется более полным и аккуратным - хотя бы потому, что в нем сохранена структура работы Э.Реклю из 12-и томов. Десятый том «Жизнь на Земле» писался Э.Реклю в 1871 г. в Версальской тюрьме, где он находился в ручных кандалах после поражения Коммуны (Лебедев, 1921) и вышел в свет в 1872 г., т.е. понятие «биосфера» было определено Э.Реклю на три года раньше Э.Зюсса.

Э.Реклю знал о работах Э.Зюсса, о чем свидетельствует ссылка в первом томе (1868 г.) его работы «Земля. Описание жизни земного шара» (Реклю, 1914); можно предположить, что и Э.Зюсс был осведомлен о трудах Э.Реклю.

Косвенным свидетельством того, что появление нового термина было не случайным, служит высокая степень «экологичности» всех географических работ Э.Реклю. Он приводит большое число примеров, которые стали (некоторые из них использованы в этой книге) и могут стать хрестоматийными в экологии - увеличение богатства растительности в направлении от полюсов к экватору (Реклю, 1895, с. 27), многочисленные примеры вертикальной поясности растительности (Реклю, 1895, с. 43-46), оценки видового разнообразия растительного и животного мира (Реклю, 1914, с. 9, 50), первые примеры биогеохимических круговоротов в природе (в первую очередь, воды). Наконец, следует учитывать и тот огромный авторитет, которым пользовался Э.Реклю среди естествоиспытателей (см., например, Кропоткин, 1905; Лебедев, 1921, 1925). *

Геохронологическая шкала. История развития жизни на Земле подразделяется на 6 эр и 17 систем или периодов (см. табл. 33), охватывающих промежутки времени в 3,5 млрд. лет (Вологдин, 1963; Камшилов, 1974). 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 (Кальвин, 1971; Одум, 1975).

Таким образом, до тех пор, пока атмосферного кислорода и озона ("экран" от воздействия ультрафиолета) было мало, жизнь могла развиваться только под защитой воды. По-видимому, 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, 1975, с. 351). Эти представления соответствуют гетеротрофной теории возникновения жизни

* Все эти рассуждения, основанные на сравнении переводов работы Э.Реклю, "разбились" после знакомства с первоисточником: как ни хотелось авторам настоящего пособия совершить пусть маленькое, но открытие, мы вынуждены признать приоритет Э.Зюсса в введении понятия «биосфера».

Таблица 33

Периоды развития жизни на Земле

Эра	Система	Абсолютный возраст, млн. лет назад	Развитие органического мира, виды живых организмов
Катархейская	Не расчленена	2700-3500	Возраст первых бактериообразных организмов, найденных в Южной Африке, оценен в 3,1 млрд. лет
Архейская	Не расчленена	1900-2700	Водорослевые известняки найдены в Южной Родезии; остатки нитей водорослей и бактериоподобных организмов найдены около оз.Онтарио
Протерозойская	Саян	1500-1900	Одноклеточные водоросли и бактерии
	Енисей	1200-1500	Первые многоклеточные водоросли
	Синий	650-1200	Появились красные и зеленые водоросли, первые многоклеточные животные (медузы, губки, черви, археоциаты), обнаруженные в Южной Австралии
	Венд	570-650	
Палеозойская	Кембрий	480-570	Вся жизнь сосредоточена в море: красные и синезеленые водоросли, почти все типы животных с доминированием первых членистоногих - трилобитов
	Ордовик	420-480	К морским лилиям, звездам и голотуриям из иглокожих добавились морские ежи; появились панцирные рыбы - первые представители позвоночных животных
	Силур	400-420	Массовое завоевание суши растениями - псилофитами
	Девон	320-400	Развитие наземной растительности: папоротники, хвощи, семенные папоротники; необычайное развитие получили рыбы; в ископаемых остатках встречаются насекомые, клещи, скорпионы

1	2	3	4
	Карбон	270-320	Расцвет растительной жизни (древовидные плауны - до 30 м, хвощи, первые хвойные); сходят трилобиты и панцирные рыбы, развиваются фораминиферы; появляются первые пресмыкающиеся, насекомые начинают завоевание воздушной среды
	Пермь	225-270	Резкие контрасты климата и усиление тектонической деятельности; вымирание трилобитов, развитие головоногих моллюсков - аммонитов
Мезозойская	Триас	185-225	Развитие голосеменных растений; появились настоящие костистые рыбы; развитие динозавров; в конце триаса появились первые млекопитающие
	Юра	140-185	Развитие покрытосеменных растений, появление диатомовых водорослей; время динозавров: диплодок - до 30 м в длину, стегозавр - более 6 м в высоту, летающие рептилии, появляются первые птицы - археоптериксы
	Мел	70-140	В морях процветают костистые рыбы, акулы и ихтиозавры; в конце мела вымирают все динозавры
Кайнозойская	Третичная система (палеоген, неоген)	25-70 1-25	Поверхность Земли приблизилась к современной; в морях появились китообразные и ластоногие; на суше продолжалось развитие лиственных деревьев, появились злаки
	Четвертичная система (антропоген)	0-1	Оледенение северного полушария и появление человека

А.И.Опарина (1960, с. 97): "...исходным источником энергии и строительных материалов для первичных живых существ служили абиогенно возникшие органические вещества окружающей организм внешней среды". Но следует указать и точку зрения В.И.Вернадского (1940, с. 205-207): "...среди миллионов видов нет ни одного, который мог бы исполнять один все геохимические функции жизни, существующие в биосфере изначально... 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; Иванов, 1968; Шульман, 1973) после того, когда 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" (Камшилов, 1974, с. 53).

К началу девона потребление кислорода сравнялось с его образованием и 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 книге "Химическое строение биосферы Земли и ее окружения", вышедшей в 1922 г., В.И.Вернадский выделил 7 типов земного вещества, из которых складывается биосфера; с учетом замечаний Н.Б.Вассоевича (1976) эти типы представлены в табл. 34 (Лапо, 1987, с. 40).

Согласно расчетам (естественно, очень приблизительным; см. Камшилов, 1974, с. 47) 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; Мей, 1994); иными словами, КПД эволюции биосферы не сильно отличается от 1%. По своей массе живое вещество составляет очень малую часть биосферы - равномерно распределенное по всей поверхности она покрывает Землю слоем всего в 2 см. Но именно живому веществу, по Вернадскому, и принадлежит главная роль в формировании земной коры.

Биогенное вещество создано в результате жизнедеятельности организмов (например, речной рак за 20 лет жизни сбрасывает 50 панцирей); подразделяется на **необиогенное вещество**, образованное существующим в настоящий момент живым веществом, и **палеобиогенное вещество**, сохранившееся в составе горных пород ("жизнь, превращенная в камень").

Примером **абиогенного вещества земного происхождения** могут служить продукты вулканизма и газы, выделяющиеся из недр Земли. По современным оценкам (Лапо, 1987, с. 44) ежегодный "...приход абиогенного вещества в биосферу составляет около 3 млрд.т в год".

Типы вещества биосферы Земли

Характер вещества	Градации по исходному веществу	Типы вещества	
		земного происхождения	внеземного происхождения
Живое	биогенное	живое вещество (синонимы: биос, биота)	неизвестно
	абиогенное	неизвестно	неизвестно
Неживое	биогенное	биогенное вещество а) небиогенное б) палеобиогенное (синоним: органогенное вещество)	?
	абиогенное	абиогенное вещество земного происхождения (синоним: косное вещество)	абиогенное вещество внеземного происхождения (синоним: вещество космического происхождения)

Метеориты, о которых слышали все, - это пример **абиогенного вещества внеземного происхождения**. Однако явление это весьма редкое. По данным А.В.Лапо (1987, с. 45) с XV века до наших дней наблюдалось и было подобрано 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..."

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, существенно перемешавшись с компонентами земного вещества).

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. Один из авторов настоящего пособия 23 марта 1998 г. на Сессии Общего собрания Отделения общей биологии РАН слушал доклад директора Палеонтологического института РАН А.Ю.Розанова "Астробиология и палеонтология", в котором было приведено очень большое число убедительных примеров исследований метеоритов, подтверждающих факт присутствия в них биогенного вещества (см. также статью С.И.Жмур и др. в журнале "Природа", 1997, № 8). Думается, что становление и развитие астробиологии принесет еще много открытий, способных поколебать и перевернуть наши представления о процессах возникновения жизни на Земле...

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 циркуляция вещества происходит во много раз быстрее: вся масса живого вещества обновляется за 33 дня, в то время как фитомасса океана - каждый день! Процесс 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 не только в течение геологического времени (миллионы и миллиарды лет), но ясно выражен даже в пределах времени исторического (тысячи лет и менее)” (Лапо, 1987, с. 23).

Прежде чем перейти к рассмотрению теоретических конструкций в рамках концепции биосферы, рассмотрим основополагающие представления В.И.Вернадского о пространственном распределении живого вещества биосферы. В зависимости от занимаемой площади В.И.Вернадский различал (см. табл. 35) **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.: “С рассветом встретил столько травы, что море, казалось, покрылось ею как льдом. Траву несло с запада”; цит. по: Лапо, 1987, с. 88).

Таблица 35

Классификация форм концентрации жизни в биосфере

Формы концентрации жизни	Суша (включая континентальные водоемы)	Океан
Жизненные пленки	Наземная Почвенная	Планктонная Донная
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 в табл. 40 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 гипотезу абиссальных сгущений жизни).

КОНЦЕПЦИЯ БИОСФЕРЫ (Вернадский, 1926) - представление о самой крупной экосистеме как взаимосвязанном единстве живого, биогенного, биокосного и косного веществ. Самая существенная особенность биосферы - биогенная миграция атомов химических элементов (см. далее аксиому биогенной миграции атомов).

ГИПОТЕЗА АБИССАЛЬНЫХ СГУЩЕНИЙ ЖИЗНИ. Абиссаль - глубоководная (свыше 2000 м) зона Мирового океана, характеризующаяся постоянной температурой (ниже 2°C) и бедностью животного мира. Сгущения жизни в этой огромной по территории, 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 2540 м. Вот как описывает это событие один из его участников Дж.М.Эдмонд (J.Edmond): "Типичный базальтовый ландшафт выглядел довольно уныло: монотонные поля бурых «подушек» (излившаяся под водой лава. - *Ремарка наша*) разбиты многочисленными трещинами; на площади 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 расселины, каждого отверстия в морском дне" (цит. по: Лапо, 1987, с. 92-93; см. также фотографии в журнале "Природа", 1985, № 8). Откуда в царстве вечного мрака на глубине 2,5 км такое буйство жизни?

Ответ оказался и 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 на эндогенную энергию* - это главная особенность абиссальных сообществ.

Другими особенностями являются (Лапо, 1987):

- 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 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 (Одум, 1986; Дедю, 1990) - представление о биологическом "контроле" на биосферном уровне факторов абиотической среды и существовании сложной, живой, саморегулирующейся системы поддержания на Земле условий благоприятных для жизни. Атмосфера Земли, создающая стабильные и благоприятные условия для жизни, сама пребывает в крайне неустойчивом состоянии с точки зрения законов химического равновесия: ее равновесие поддерживается самой жизнью, которая ранее создала современную атмосферу (см. выше). Гипотеза Геи была предложена английским химиком Дж.Лавлоком (J.Lovelock) и американским микробиологом Л.Маргулис (L.Margulis) в 1975 г; у нас в стране представления о биологической регуляции окружающей среды в эти же годы развивает В.Г.Горшков (1980, 1982, 1988). Проблемы гомеостаза на уровне популяций, сообществ и биосферы в целом являются предметом рассмотрения и И.А.Шилова (1977, 1982, 1985, 1988).

На рис. 57 представлены данные о связи в ходе эволюции первичной продукции биосферы и содержания в ней кислорода.

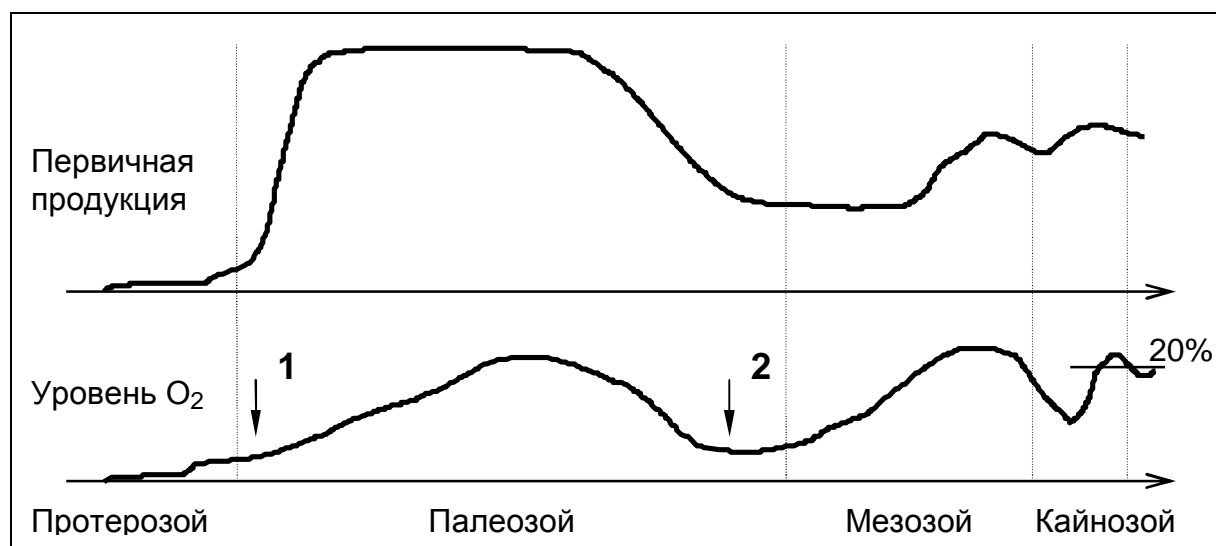


Рис. 57. Связь в ходе эволюции первичной продукции биосферы и кислородного режима (по: Одум, 1975, с. 352):
1 - возникновение многоклеточных организмов,
2 - формирование запасов ископаемого топлива

Рассматривая гипотезу Геи с биологической точки зрения, Л.Маргулис предположила, что жизнь на Земле представляет собой "сеть обратных связей", позволяющих планете выступать в качестве саморегулирующейся и самопроизводящей системы. Особая роль при этом отводится процессам симбиоза организмов. [Заметим, что именно Л.Маргулис была первой, кто еще в 60-х годах предположил, что эукариотические клетки произошли в результате симбиоза простых прокариотических клеток (таких как бактерии). Сегодня эти представления уже не выглядят так убедительно и критикуются (Шульман, Евланов, 1995). В частности, симбиогенетическое происхождение эукариот не

объясняет сохранения индивидуальности отдельных симбионтов (примером могут служить лишайники), "запрет" на увеличение размеров прокариот, слабую проницаемость мембран для симбионтов и пр.]

В пользу гипотезы Геи свидетельствуют данные, приводимые в табл. 36 (Lovelock, 1979; цит. по: Одум, 1986, т. 1, с. 37).

Таблица 36

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 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. Лавлок и 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” (Одум, 1986, т. 1, с. 37).

Заметим, что отечественные специалисты (Будыко и др., 1985; Заварзин, 1986) не склонны принимать эту гипотезу, считая в противоположность 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, разрабатываемые с начала 80-х годов 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)*, ибо случайная связь величин с такой точностью в течение миллионов лет невероятна” (Горшков, 1988, с. 1016).

Эти процессы синтеза и распада могут совпадать со столь высокой точностью только в условиях отсутствия значимых флуктуаций этих потоков. Именно этот факт с учетом рассматриваемого ниже *правила десяти процентов* (переход энергии по трофической пирамиде) позволили В.Г.Горшкову предложить свое *правило одного процента* для оценки глобальной стабилизации окружающей среды.

ГИПОТЕЗА ОДНОНАПРАВЛЕННОСТИ ПОТОКА ЭНЕРГИИ (Реймерс, 1990) - 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. В известном смысле, данная гипотеза представляет собой "экологическую интерпретацию" второго начала термодинамики: любой вид энергии в конечном счете превращается в тепло - форму энергии, наименее пригодную для превращения в работу и наиболее легко рассеивающуюся.

Именно гипотеза однонаправленности 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 Г.Одум (H.Oдум, 1971; цит. по: Ю.Одум, 1975, с. 55) и на этом основана критика (Краснощевков, Розенберг, 1990; Розенберг, 1994) ряда эколого-экономических исследований (например, Моисеенкова, 1989).

ГИПОТЕЗА КОНСТАНТНОСТИ Вернадского (Реймерс, 1990) - количество живого вещества биосферы для данного геологического периода есть величина постоянная (оценки биомассы организмов Земли, см. табл. 37).

Таблица 37

Биомасса организмов Земли (Базилевич и др., 1971, с. 48)

Сухое вещество	Континенты			Океан			Всего
	зеленые растения	животные и микроорганизмы	итого	зеленые растения	животные и микроорганизмы	итого	
Тонны сух. 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 видовой обедненности (разд. 5.6) высокоразвитые виды и экосистемы чаще всего будут заменяться эволюционно (сукцессионно) объектами более низкого уровня. Кроме того, в соответствии с разными типами эколого-ценотических стратегий (разд. 5.2)

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 (см. табл. 38).

Таблица 38

**Процентное соотношение промыслового вылова рыб в
Куйбышевском водохранилище (Лукин и др., 1968;
Розенберг, Краснощеков, 1996)**

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 (Реймерс, 1990) - 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) высококачественной энергии;
- затрачивает [определенное количество] 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" (Г.Одум, Ю.Одум, 1978, 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—БРУНА (Реймерс, 1990) - 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 значительно больше должны быть энергетические затраты для ослабления противодействия экосистем этому отклонению.

По-видимому, приоритет в применении принципа Ле Шаталье—Брауна (Le Chatelier—Brown), представляющего собой удачное толкование III закона Ньютона, на уровне аутоэкологии принадлежит американскому физиологу Ф.Пайку (Pike, 1915), а на уровне экологии сообществ - Д.И.Кашкарову (1917, 1922, 1926). "Согласно правилу le Chatelier удерживается равновесие в «биоценозах»... Если в биоценозе, напр[имер] в биоценозе прерии, под влиянием внешней силы, внешнего фактора: антропоического, биотического, эдафического, климатическо-

го и т.д. меняется состав, напр[имер], уменьшается в числе какой-либо член группы, то число некоторых других членов сильно увеличивается. Это увеличение влечет за собой и увеличение количества особей уменьшившегося вида: равновесие восстанавливается” (Кашкаров, 1926, с. 71).

Принцип Ле Шаталье—Брауна 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) и для их описания более корректными выглядят представления теории нелинейных необратимых процессов.

В.Г.Горшков и К.Я.Кондратьев (1990) показали, что биота океана подчиняется принципу Ле Шаталье—Брауна и поглощает примерно 50% углерода, поступающего в океан из атмосферы; существенно более антропогенно нагруженная биота суши с середины нашего столетия перестала подчиняться этому принципу - не только не поглощает, но и выбрасывает углерод в атмосферу.

ПРИНЦИП НЕРАВНОВЕСНОЙ ДИНАМИКИ ПРИГОЖИНА—ОНСАГЕРА.* Этот принцип обсуждался Л.Онсагером (L.Onsager) в 1931 г. и был развит в работах И.Пригожина (I.Prigogine) 1947 г. и, особенно, 60-80-х годов. “Здесь мы подходим к одному из наших главных выводов: на всех уровнях, будь то уровень макроскопической физики, уровень флуктуаций или микроскопический уровень, *источником порядка является неравновесность. Неравновесность есть то, что порождает «порядок из хаоса»* (курсив авторов. - *Ремарка наша*)” (Пригожин, Стенгерс, 1986, с. 357). “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” (Пригожин, Стенгерс, 1994, с. 255-256).

С позиции неравновесной динамики эволюция должна удовлетворять трем основным требованиям:

- необратимость, выражающаяся в нарушении симметрии между прошлым и будущим;
- необходимость введения понятия «событие» (см. далее);
- некоторые события должны обладать способностью изменять ход эволюции.

Условия формирования новых структур:

- открытость системы;
- ее нахождение вдали от равновесия;
- наличие флуктуаций.

* В "Физическом энциклопедическом словаре" (1995, с. 585) данный принцип называется и «теоремой Пригожина», и «принципом».

“В основе процессов развития биосистем лежит противоречие между случайностью и закономерностью, свободой выбора и надежностью памяти, хаосом и структурой и т.д.” (Букварева, Алещенко, 1997, с. 21). Новообразования создаются нелинейными системами, которые могут иметь несколько устойчивых состояний. 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. Это и называется **событием**. Таким образом, случайность и необходимость дополняют друг друга, определяя судьбу открытой системы. Интересны табл. 39, позволяющая сравнить особенности поведения открытых (неравновесных) и закрытых (равновесных) систем (цит. по: А.А.Горелову, 1997, с. 83), и рис. 58 их траекторий (x_t) (Михайловский, 1988, с. 23).

В точке бифуркации флуктуация достигает такой силы, что структура системы не выдерживает и разрушается; в этом случае принципиально невозможно предсказать станет ли динамика системы хаотической или она перейдет на новый, более высокий уровень упорядоченности, который И.Пригожин назвал **диссипативной структурой** (для поддержания этой структуры требуется больше энергии, чем для поддержания более простых структур, на смену которым она пришла). “Диссипативные структуры существуют лишь постольку, поскольку система диссипирует (рассеивает) энергию и, следовательно, производит энтропию. Из энергии возникает порядок с увеличением общей энтропии. Таким образом, энтропия - не просто безостановочное соскальзывание системы к состоянию, лишенному какой бы то ни было организации..., а при определенных условиях становится прародительницей порядка” (Горелов, 1997, с. 84).

Таблица 39

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 согласовано) и сложности	Элементы системы ведут себя, в известной степени, независимо друг от друга
Фундаментальная неопределенность (непредсказуемость) поведения системы	Поведение системы детерминировано определенное

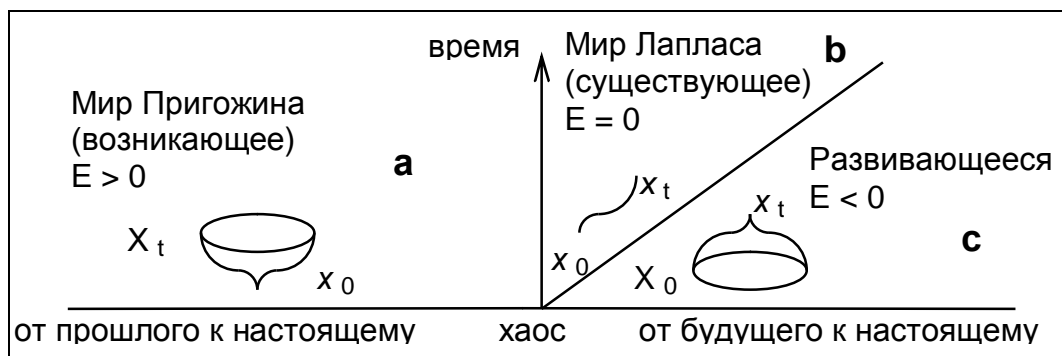


Рис. 58. Фазовое пространство для состояний со слабой устойчивостью (а), детерминированных состояний (b) и квазитермодинамических (с); E - энтропия

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 также весьма узок по сравнению с классом промежуточных процессов (Романовский и др., 1975). 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, перенося на экологию представления смежных (и не очень) дисциплин.

“Предложить достаточно обоснованные и апробированные общие принципы описания биологических (особенно экологических. - *Ремарка наша*) процессов сейчас еще нельзя. Мы не сомневаемся, тем не менее, в том, что достаточно общие и в то же время конструктивные принципы будут найдены. Эти принципы должны отражать специфику биологического объекта, и их нельзя «вывести» ни из принципов механики, ни из начал термодинамики. Связано это с тем, что биологические системы не являются ни полностью динамическими, ни эргодическими... Дело просто в том, что в новой области, описывающей весьма специфические объекты, целесообразно сформулировать свою систему достаточно конструктивных исходных положений” (Романовский и др., 1975, с.334).

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. разд. 2.7) со сходной "непримиримостью" одних и известной степенью "демократичности" других. Креационисты считают, что никакой альтернативы термодинамики 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” (Стебаев, 1993, с. 136)?

Сам И.Пригожин (1985, с.229) отвечает на него так: “*Вопрос о том, что физически реализуемо и что нереализуемо, эмпирический*” (выделено нами, хотя и вся фраза у Пригожина дана курсивом). И здесь следует помнить, что “...состояния физических и биологических систем качественно различны и не сводимы друг к другу” (Михайловский, 1988, с. 25). В известной степени, решающую роль в этом играет принцип Реди - *omne vivum e vivo* (“все живое происходит только от живого”; 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). Для экологических систем (см. рис. 58) физический детерминированный мир Лапласа (переход из состояния x_0 в состояние x_t по одной траектории) является “пограничным” (по терминологии Пригожина имеет место “энтропийный барьер”). Две другие ситуации могут быть реализованы в экосистемах при определенных соотношениях факторов среды (например, гипотезы моноклиматса [$E < 0$] и климатс-мозаики [$E > 0$]; рис. 51, разд. 5.10).

Пусть физики решают свои проблемы, но с точки зрения экологов второй вариант (“всплывание”) выглядит более приемлемой теоретической схемой. Косвенным подтверждением тому является рост биоразнообразия (см. рис. 59), нарастание совершенства организации живых существ и пр. Интересно, что Р.Маргалев (1992, 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 (с. 25): “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?”

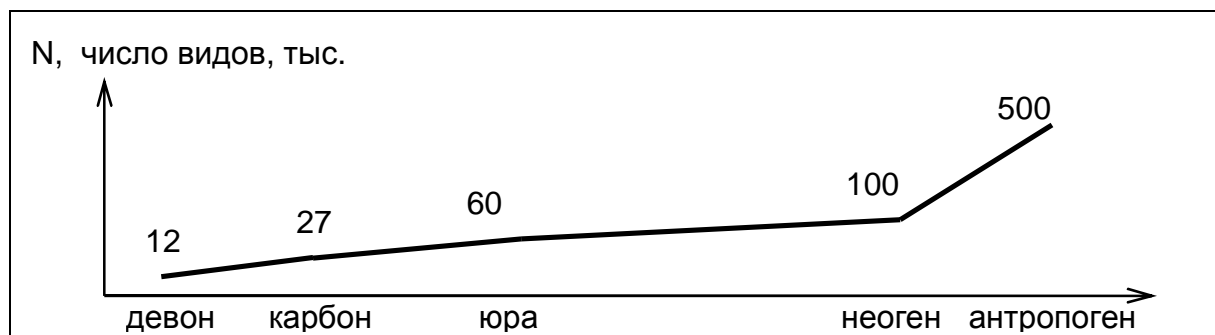


Рис. 59. Увеличение биоразнообразия (Стебаев и др., 1993, с. 136)

СИСТЕМА (ПРИНЦИП) БИОМОВ. Широкое применение имеет классификация по биомам, основанная на типах растительности и основных стабильных физических чертах климата и ландшафта (Walter, 1977; Риклефс, 1979; Уиттекер, 1980; Вальтер, 1982; Одум, 1986). Для каждого биома характерна определенная жизненная форма климатической климатической растительности (например, для степного биома - злаки). Сам термин «биом» введен в 1916 г. Ф.Клементсом (F.Clements). Всего выделено более 40 биомов (см. табл. 40).

Таблица 40

Основные системы типов биомов

Биомы	Риклефс	Уиттекер	Вальтер	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)		+		
Тропические кустарники (скрэб) и листопадные леса			+	+
Тропическая саванна		+		+
Субтропические пустыни	+		+	
Кустарники и редколесья умеренных областей	+			+
Чапarrаль				+
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)		+		

1	2	3	4	5
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		+		
Коралловые рифы		+		
Абиссальные сгущения жизни (еще не включены в число биомов)				

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ Вернадского - три основных положения, в формулировке В.И.Вернадского звучащие следующим образом.

Первый принцип. “Биогенная миграция атомов химических элементов в биосфере всегда стремится к максимальному своему проявлению” (Вернадский, 1965, с. 283). Фактически, этот принцип связан со способностью живого вещества неограниченно размножаться в оптимальных условиях. Формализацией этого принципа могут служить модели разд. 5.2 (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” (Вернадский, 1965, с. 286). Иллюстрацией этого принципа могут служить данные В.А.Ковды (1956), который проанализировал более 1300 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.

Направленность эволюции высших растений связал с интенсивностью смен органов в ходе индивидуального развития А.П.Хохряков (1975). Так, в рамках его гипотезы у древних древовидных плаунов (лепидодендронов) смене были подвержены только часть листьев; у папоротникообразных (эволюционно более продвинутых видов) - опадают также только листья, но большая

часть, чем у лепидодендронов; у примитивных голосеменных (саговников) также меняются только листья; хвойные периодически меняют кору и ветви; цветковые растения демонстрируют переход от многолетних деревьев и кустарников к однолетним травам. Кроме того, среди древних хвощей и плаунов господствовали древовидные формы, а современные хвощи и плауны - травы; среди папоротников в прошлом превалировали древовидные формы, сегодня древовидные папоротники редкость. Естественно, увеличение интенсивности смены органов ведет за собой и больший биогенный оборот атомов в биосфере, т.е. может считаться иллюстрацией данного принципа. Правда, А.В.Лапо (1987, с. 156) замечает, что "...хвойные почему-то не хотят становиться травами, а мхи, наоборот, никогда не были деревьями".

Третий принцип. "В течение всего геологического времени, с криптозоэ (эон, объединяющий катархейскую, архейскую и протерозойскую эры; то же, что и докембрий; см. табл. 33. - *Ремарка наша*), заселение планеты должно было быть максимально возможным для всего живого вещества, которое тогда существовало" (Вернадский, 1980, 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" (Лапо, 1987, с. 157).

Можно констатировать, что биогеохимические принципы В.И.Вернадского направлены на увеличение КПД биосферы в целом.

ЗАКОН ПИРАМИДЫ ЧИСЕЛ Элтона (Уиттекер, 1980) - число индивидуумов в последовательности трофических уровней убывает и формирует *пирамиду чисел*. Однако возможны исключения из этого закона (тогда, закон ли это?): например, тысячи насекомых могут питаться одним деревом. Закон предложен Ч.Элтоном (Ch.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 целое" (Одум, 1975, с. 107).

ЗАКОН ПИРАМИДЫ ПРОДУКТИВНОСТИ (Уиттекер, 1980) - более стабильная "пирамида", чем пирамида чисел или пирамида биомасс, которая в значительно большей степени отражает последовательность трофических уровней. Отношение каждого уровня пирамиды продуктивности к ниже расположенному интерпретируется как *эффективность*. Примеры пирамид разных типов приведены на рис. 60.

Многочисленные примеры "переворота" пирамид приводят Ю.Одум (1975, с.106; 1986, т. 1, с. 176) и Р.Риклефс (1979, с. 133).

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, что не соответствует "бесконечным" представлениям Джонатана Свифта ("О поэзии. Рапсодия", 1733 г.):

Натуралистами открыты
 У паразитов паразиты,
 И произвел переполох
 Тот факт, что блохи есть у блох.
 И обнаружил микроскоп,
 Что на клопе бывает клоп,
 Питающийся паразитом,
 На нем другой - *ad infinitum*.

(Перевод С.Я.Маршака)

ad infinitum - до бесконечности (лат.).

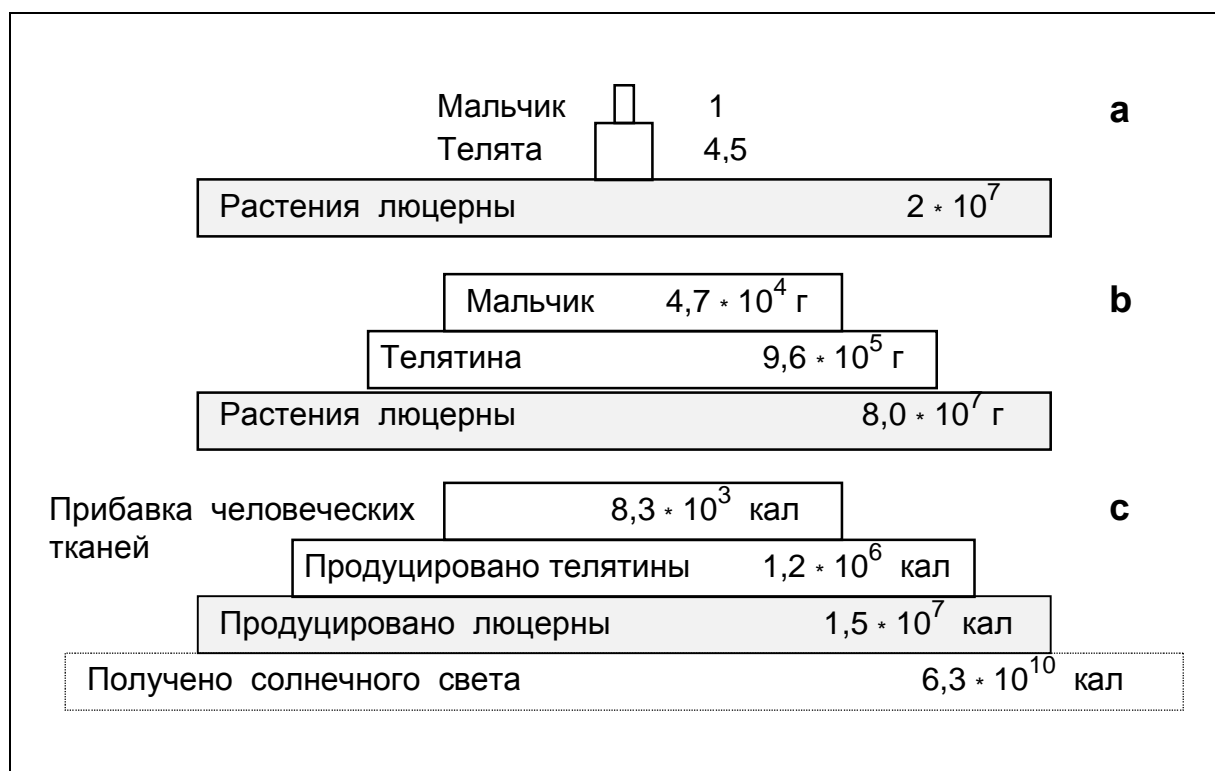


Рис. 60. Три типа экологических пирамид для пищевой цепи «люцерна - теленок - мальчик» (Одум, 1975, с. 107);
 а - пирамида чисел, б - пирамида биомасс, в - пирамида продукции

ЗАКОН ТОРМОЖЕНИЯ РАЗВИТИЯ (Реймерс, 1990) - 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. - *Ремарка наша*)

элементов их 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. - *Ремарка наша*) в процессе жизнедеятельности с ежегодным опадом части органического вещества или с полностью отмершими организмами, входящими в состав биогеоценоза” (Родин и др., 1968, цит по: Реймерс, 1990, с. 254).

Очень наглядный пример чисто физического круговорота веществ приводит Р.Уиттекер (1980, 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 вглубь 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 (см., например, Одум, 1975, 1986; Риклефс, 1979; Уиттекер, 1980; Реймерс, 1990; Стебаев и др., 1993; Акимова, Хаскин, 1994 и др.). Здесь приведем в качестве примера лишь глобальные циклы воды и углерода (рис. 61 и 62). Сразу отметим, что у разных авторов при общем сходстве схемы круговорота отмечается различие в конкретных цифрах, что для биосферного уровня исследований вполне объяснимо масштабом биосферы и сложностью получения “валовых показателей”.

“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” (Уиттекер, 1980, с. 312).

ИМИТАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ ГЛОБАЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ В БИОСФЕРЕ (биогеохимических циклов; Крапивин и др., 1982) - модели для описания изменений компонент экосистем под воздействием антропогенных факторов в масштабе биосферы.

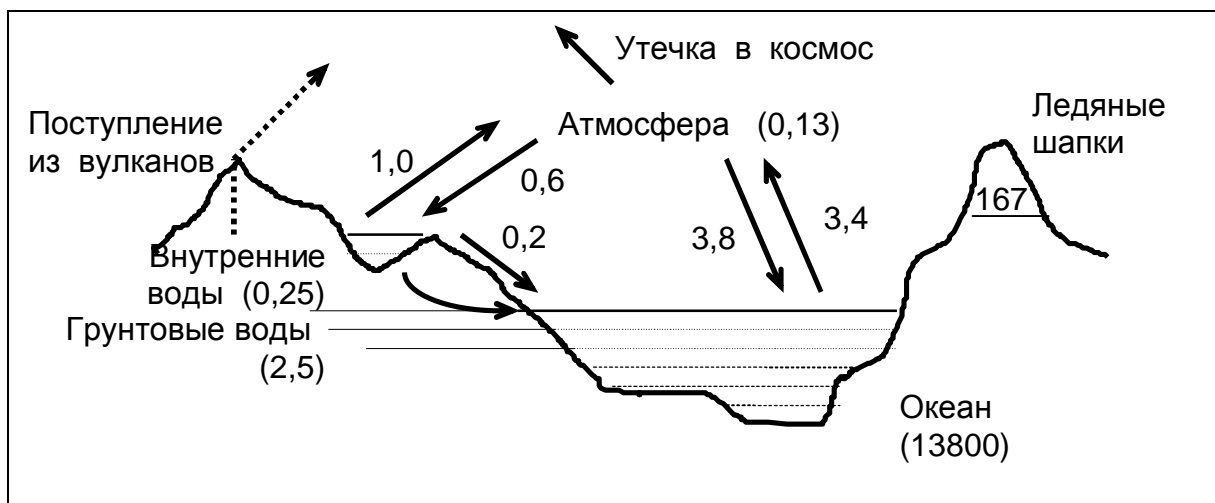


Рис. 61. Круговорот воды (10^{20} г/год; Одум, 1975, с. 127)

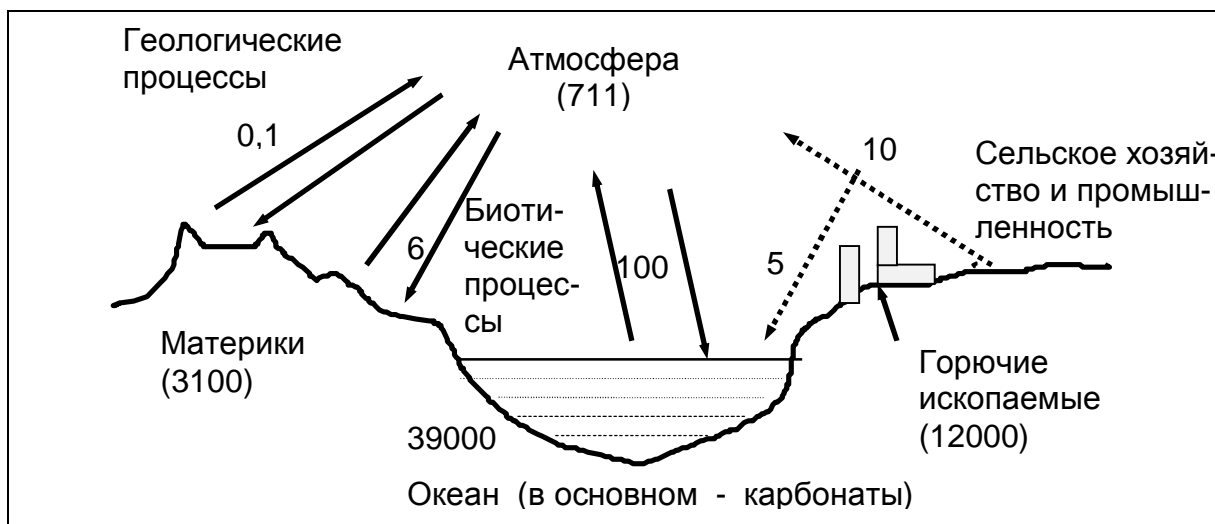


Рис. 62. Круговорот двуокиси углерода (10^{15} г; Одум, 1986, т. 1, с. 226)

В апреле 1968 г. в Риме по инициативе предпринимателя - одного из экономических директоров компании "Фиат" - А.Печчеи (А.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 и, прежде всего, методы системной динамики Дж.Форрестера (Forrester, 1968) - особенно его первый опыт глобального имитационного моделирования, обобщенный в монографии

"Мировая динамика" (Forrester, 1971), переведенной на русский язык в 1978 г. По одному из рассмотренных сценариев (при сохранении тенденций развития конца 60-х годов) 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" Дж.Форрестера не оправдывается, но сами методы моделирования оказались чрезвычайно плодотворными. В табл. 41 представлена информация об основных докладах "Римского клуба".

Таблица 41

**«Затруднения человечества»
(серия докладов "Римского клуба"; Одум, 1986)**

Год	Авторы	Название доклада	Краткое содержание
1	2	3	4
1972	Д.Л.Медоуз, Д.Х.Медоуз, Дж.Рэндерс, В.Бехренс	"Пределы роста"	Сделан вывод, что сохранение современных темпов промышленного производства приведет человечество к порогу гибели уже в конце века.
1974	М.Месарович, Э.Пестель	"Человечество у поворотного пункта"	Мир представлен 10 регионами; результат анализа - необходимость "ограниченного роста".
1977	Я.Тинберген (редактор)	"РИО - перестройка международного порядка"	Особое внимание уделено слаборазвитым странам; сделан вывод о необходимости согласования локальных и глобальных целей.
1977	Э.Ласло	"Цели для глобального общества"	Намечаются пути достижения глобальных целей и солидарности всех народов мира перед лицом эколого-экономических катастроф.
1978	Д.Габор, В.Колумбо, А.Кинг, Р.Галли	"Отходы без возраста"	О проблеме переработки отходов.
1979	Т. де Монт-брайл	"Энергия: счет в обратном направлении"	О проблемах энергетики.
1980	Б.Хэврулушун	"Путь к будущему: к более эффективным обществам"	О проблемах оптимизации организации общества.

1	2	3	4
1980	О.Гайэрайни	"Диалог о богатстве и благосостоянии: альтернативная картина капиталистического мира"	О путях достижения изобилия и всеобщего благосостояния.
1980	Дж.Боткин, М.Элмэндьяр, М.Мэйлитжа	"Нет пределов обучению: наведение мостов через разделяющую людей пропасть"	Микрообучение - обучение индивидуума, макрообучение - выработка общественного сознания; последнему процессу следует уделять особое внимание.

По словам Э.Ласло (Laslo, 1977): "Главным образом благодаря усилиям Римского клуба быстро возросла международная осведомленность о мировой проблематике. Если продолжить аналогию с медициной, то можно сказать, что Клуб первым перешел от постановки диагноза (Медоуз, Месарович, Пестель) к предписанию определенных средств (Тинберген, 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 поговорка, что где хотение, там и умение, то телега оказалась впереди лошади..." (цит. по Одум, 1986, т. 2, с. 243).

Одной из первых глобальных моделей изменения биосферы, атмосферы и климата была модель В.А.Костицына (Kostitzin, 1935).

Версия глобальной модели биосферы, названная "Системой Геи", была создана в ВЦ АН СССР в конце 70-х - начале 80-х годов под руководством Н.Н.Моисеева. Это одна из самых "экологических" имитационных моделей глобального уровня (Крапивин и др., 1982; Моисеев и др., 1985). В частности, с ее помощью был проанализирован сценарий "локального ядерного конфликта", описан эффект "ядерной зимы" (см. рис. 63) и дан прогноз глобальных изменений в биосфере.

АКСИОМА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АККУМУЛЯЦИИ ЭНЕРГИИ (Быков, 1988) - часть проходящей через экосистему энергии накапливается и временно "выключается" из общего энергетического потока.

АКСИОМА БИОГЕННОЙ МИГРАЦИИ АТОМОВ Вернадского (Быков, 1988; Дедю, 1990; Реймерс, 1990) - 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).

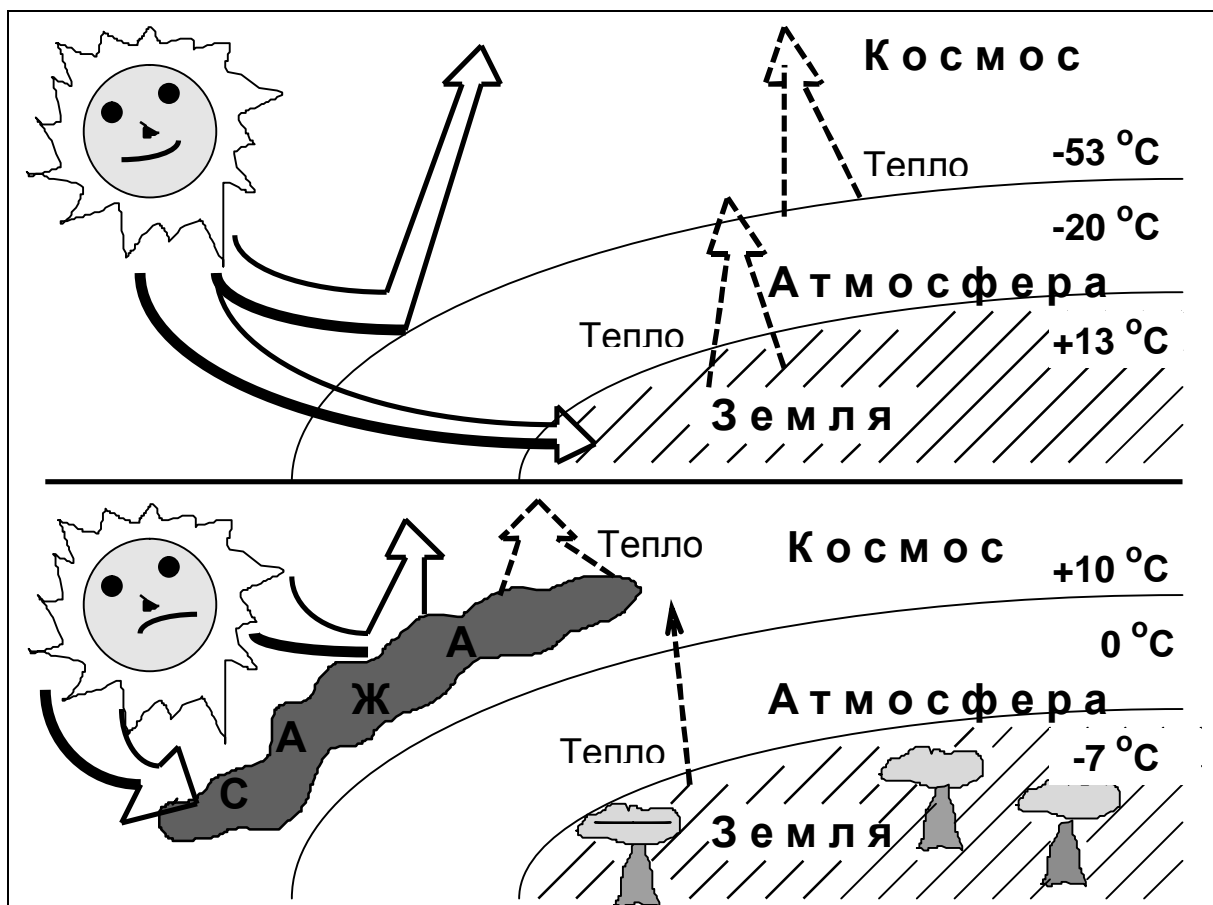


Рис. 63. Иллюстрация эффекта "ядерной зимы" (температура указана для поверхности почвы, средних и верхних слоев атмосферы); рисунок был предложен Ю.М.Свиричевым на конференции "Математическое моделирование в биогеоценологии" (г.Петрозаводск, 1985 г.)

“Земная оболочка биосферы, обнимающая весь земной шар, имеет резко обособленные размеры; в значительной мере она обуславливается 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 лучиспускание Солнца, поддерживающее динамическое равновесие, организованность: биосфера живое вещество (курсив автора. - *Ремарка наша*)” (Вернадский, 1977, с. 15).

ПОСТУЛАТ МАКСИМУМА БИОГЕННОЙ ЭНЕРГИИ Вернадского-Бауэра (Реймерс, 1990) - 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 (M.Bejerinck) в 1921 г. (Одум, 1975, с. 612; Лапо, 1987, с. 64): **все есть всюду** (бактерии - жизненная пленка - развиваются повсюду, где есть условия для их существования; А.В.Лапо пишет, что "...жизнеспособные бактерии были найдены даже на Луне, куда они были занесены за несколько лет до этого каким-то ранее прибывшем 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 (разд. 5.5), второе - с гипотезой абиотической регуляции численности популяции (разд. 5.4).

ПРАВИЛО ДЕСЯТИ ПРОЦЕНТОВ (пирамида энергий Станчинского-Линдемана; Дедю, 1990; Реймерс, 1990) - среднемаксимальный переход 10% энергии (или вещества в энергетическом выражении) с одного трофического уровня экологической пирамиды на другой, как правило, не ведет к неблагоприятным для экосистемы в целом и теряющего энергию трофического уровня последствиям. Рис. 64 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" (Маргалеф, 1992, с. 119). Интересный образец достаточно длинной пищевой цепи (семь уровней) приводит на примере спермацетовых китов Р.Маргалеф (1992) - 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.

ПРАВИЛО ОДНОГО ПРОЦЕНТА Горшкова (Дедю, 1990; Реймерс, 1990) - изменение энергетики природной системы на 1%, как правило, выводит природную систему из равновесного (квазистационарного) состояния. Пример такой ситуации показан на рис. 65. Настоящее правило было сформулировано В.Г.Горшковым (1985, 1988, 1990).

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 (Одум, 1986, т. 1, с. 105-106). В этом контексте интересно и такое определение экологии, приводимое Ю.Одумом там же: "Экология, по сути дела, изучает связь между светом и экологическими системами и способы превращения энергии внутри системы".

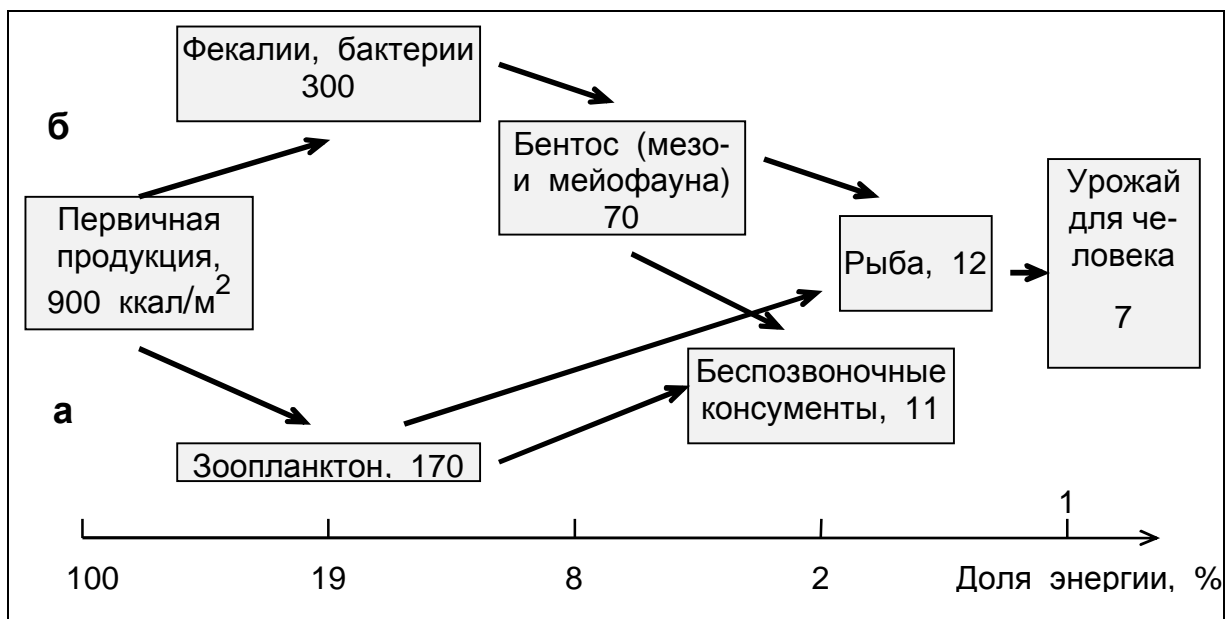


Рис. 64. Схема пищевой сети Северного моря, на которой показаны количества энергии, переносимой по пастбищной (а) и детритной (б) пищевым цепям (в ккал/м²; Steele, 1970; цит. по: Одум, 1986, т. 1, с. 153)

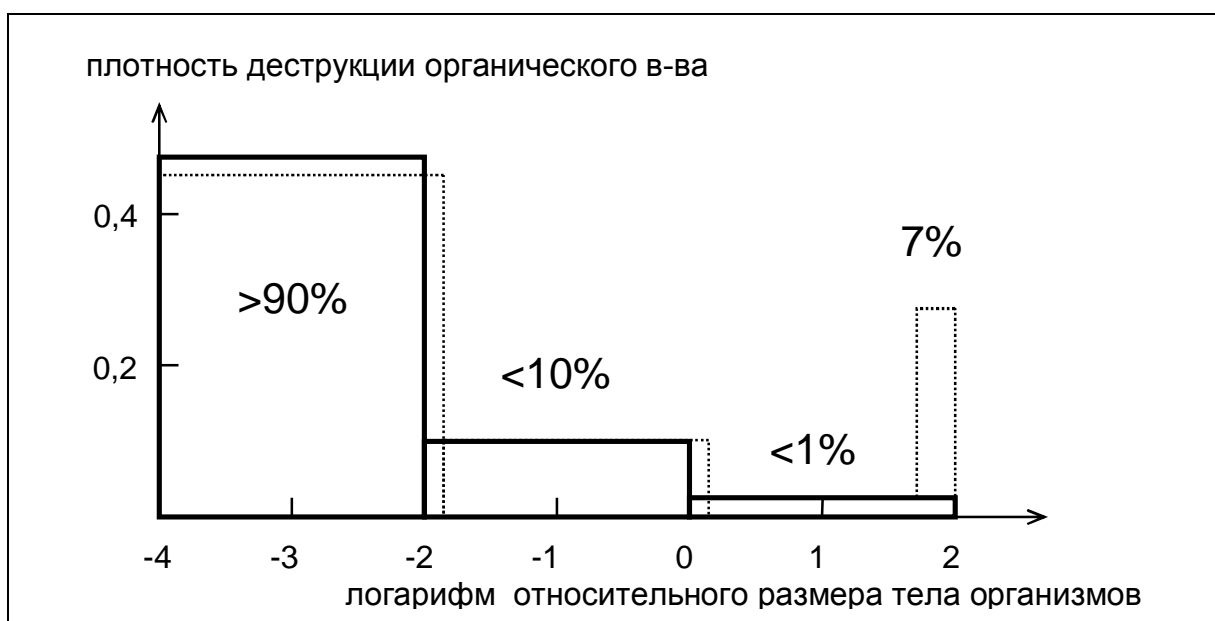


Рис. 65. Естественное (сплошная линия) и антропогенно измененное (пунктирная линия) распределение деструкции органического вещества в биосфере в зависимости от размера тела организмов (Горшков, 1988, с. 1017; 1990, с. 30).
 “В настоящее время с повышением антропогенной доли потребления до 7% биосфера и окружающая среда утратили стационарность”
 (Горшков, 1988, с. 1018)

ПРАВИЛО "ТРЕХ ТРЕТЕЙ" (Круть, Забелин, 1988) - стратегическое соотношение для экологии человека условий (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 (1990) в футурологической работе "Мир через полвека", написанной 17 мая 1974 г., предлагает различать в индустриальном мире два типа территорий - рабочие (**РТ**) и заповедные (**ЗТ**), причем, их соотношение для оптимального равновесного состояния Земли должно быть **РТ : ЗТ = 3 : 8**. Ландшафтовед Д.Л.Арманд (1975, с. 259-260) предлагает противоположный вариант - **ЗТ : ОТ : РТ = 1 : 9 : 90**. Думается, что истина, как ей и положено, находится где-то близко к "середине" и правилом должно быть соотношение **ЗТ : ОТ : РТ = 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 (Маргалев, 1992, с. 34). "Одним из результатов продолжительной деятельности организмов является сопоставимость отношения **N : P** в окружающей среде и в организмах" (Маргалев, 1992, с. 35). Локальные отклонения от этих соотношений оказываются весьма чувствительными для экосистем, но сглаживаются деятельностью биосферы в целом.

6. КОНЦЕПЦИЯ "УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ"

6.1. К ИСТОРИИ ОХРАНЫ ПРИРОДЫ

Опыт охраны природы у нас в стране имеет не менее как тысячелетнюю историю (см. Розенберг, Мозговой, 1992, с. 128-136) - еще князь Ярослав "Мудрый" (годы правления в Киевской Руси - 1019-1054 гг.) ввел ограничения промысла диких зверей и птиц. Можно назвать указы царя Алексея Михайловича (1649 г.) "О сбережении заповедного леса в Рязанском уезде" и об охране животного мира, многочисленные указы царя Петра I "Великого" (например, 1701 г. - указ "О нечистке под пашню лесов по рекам по коим леса гонят в Москву, а чистить их в 30 верстах выше", 1712 г. - указ о сохранении почвенного покрова при рубке лесов, 1714 г. - запрет отстрела лосей в Санкт-Петербургской губернии, 1718 г. - указы об охране чистоты водоемов). Все это свидетельствует о давних традициях россиян жить в гармонии с природой.

Даже в период ускоренной индустриализации Советского Союза и России у нас звучали голоса естествоиспытателей и философов - В.И.Вернадского, Н.Ф.Федорова, К.Э.Циолковского, Н.И.Вавилова, В.В.Станчинского, В.Н.Сукачева, Н.А.Бердяева и других, - которые сегодня с полным основанием можно считать голосами предтечей современных идей "устойчивого развития".

Процесс активного природопользования (сам термин предложен в 1958 г. Ю.Н.Куражковским, А.Н.Формазовым и Г.Е.Бурдиным; см.: Реймерс, 1990) можно разделить на три периода. **Первый** из них, до развития капитализма, можно определить как *локальный, прагматический*, не сопровождавшийся, как правило, разрушением природных комплексов на сколь-нибудь обширной территории. Хотя и были отдельные исключения, как приводимый Ф.Энгельсом пример опустынивания Месопотамии при сведении лесов или исчезновение отдельных видов крупных животных в результате интенсивного промысла (например, стеллеровой морской коровы и тура).

Начало **второго периода** совпадает с *интенсивным использованием природных ресурсов* в ходе промышленного прогресса раннего капитализма. На этом этапе в производство вовлекались в широком масштабе наряду с возобновимыми и невозобновимые ресурсы, что сопровождалось разрушением ландшафтов. С появлением крупных заводов стал ощутим урон природе, наносимый масштабным использованием ресурсов, загрязнениями атмосферы и водоемов. Развитие новых отраслей промышленности и технологий на этом этапе лишь усугубляло воздействие на природу, вело к быстрому увеличению объемов и спектра используемых ресурсов, увеличению техногенно измененных территорий. В это же время была осознана необходимость сохранения естественных природных комплексов для рекреации, охраны зверей, научных исследований (например, первый в мире Йеллоустонский национальный парк в США был создан 1 марта 1872 г.).

Кризисное состояние природной среды в развитых странах, в том числе и в европейской части России, сложилось уже в начале века. Быстрыми темпами сводились леса, стремительно уменьшались запасы промысловых зверей, обеспечивавшие экспорт древесины и мехов. Российское Правительство вынуждено было приступить к законодательному регулированию природопользования. В конце прошлого и начале нынешнего века в России были созданы

первый заповедник на Камчатке (1882 г.), ряд других частных заповедников, приняты Лесной кодекс (1888), правила регулирования охоты (1892), Закон об охраняемых территориях (1916), 29 декабря 1916 г. на восточном берегу оз. Байкал был создан первый Государственный Баргузинский заповедник, заключены первые международные соглашения (1897 г. - об охране морских котиков), в 1910 г. создано первое общество по охране природы в с. Хортица Екатеринославской губернии (под руководством *П.Ф.Бузуки*). *Г.А.Кожевниковым* и *В.П.Семеновым-Тян-Шанским* разрабатывается план сети заповедников по всей территории России, создается общество охраны природы (1910-1911 гг.) и Постоянно действующая природоохранная комиссия при Императорском географическом обществе (первый председатель - ботаник *И.П.Бородин*).

Сохранение ресурсов и природоохранная деятельность до середины 30-х годов эффективно поддерживалась органами Государственной власти России, а затем и Советского Союза. Так, в 1924 г. основано Всероссийское общество охраны природы (ВООП), 23 сентября 1929 г. открылся Первый Всероссийский съезд по охране природы, в 1930 г. в г. Самаре создан первый в стране Волжский НИИ изучения и охраны природы (директор-организатор - *Вас.И.Смирнов*). Но индустриализация и последующая милитаризация страны диктовали свои условия - хищническое использование природных ресурсов, оказавшееся столь же характерным для социализма, как и для капитализма, было единственным источником необходимых средств. Наиболее развитые страны первыми испытали экологический кризис, но они достигли достаточного уровня экономики, чтобы, во-первых, вложить колоссальные средства для восстановления среды обитания и, во-вторых, вынести наиболее грязные отрасли добывающей и перерабатывающей промышленности на территории других государств.

Третий этап природопользования формируется в наше время, хотя основа его была заложена так же в начале века учением о биосфере и ее трансформации под влиянием деятельности человека, развитым *В.И.Вернадским*. Осознание *глобальности экологических катастроф* пришло значительно позже и ассоциируется с работами *Рэйчел Кэрсон* "Безмолвная весна" (Carson, 1962), *Пауля Эрлиха* "Популяционная бомба" (Ehrlich, 1968), *Гаррета Хэрдина* "Общая трагедия" (Hardin, 1968), *Барри Коммонера* "Замыкающийся круг: Природа, человек, технология" (Commoner, 1971) и рядом других, с моделированием последствий ядерной войны, выполненным американскими и советскими учеными (в последнем случае - под руководством *Н.Н.Моисеева*), а также 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* впервые сформулировал понятие «экоразвитие» - *экологически ориентированное социально-экономическое развитие*. На этой же конференции была создана специальная

структура - Программа ООН по окружающей среде (ЮНЕП), с целью разработки рекомендаций по наиболее острым проблемам экологического кризиса.

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 (МКОСР), которую возглавила премьер-министр Норвегии *Гро Харлем Брундтланд* (G.H.Brundtland). Эта комиссия была призвана вскрыть проблемы, объединяющие экологическую и социально-экономическую 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 приняло участие 823 специалиста и 84 организации (по данным, приведенным в русском переводе доклада; Наше общее..., 1989, с. 324-359). Среди приглашенных специалистов больше всего было канадцев (30%), бразильцев (9%) и россиян (6,5%). Среди отечественных ученых были академики *В.Е.Соколов* (член МКОСР), *Н.Н.Мусеев*, *В.А.Легасов*, *Р.З.Сагдеев*, *Ю.А.Израэль*, *И.Т.Фролов* и др.

Через этот доклад (Our Common..., 1987) в обиход вошло понятие «*sustainable development*». В 1989 г. доклад был издан у нас в стране (Наше общее..., 1989) и это понятие перевели как «*устойчивое развитие*». Сразу заметим, что данный перевод весьма неудачен (вспомним хотя бы слова *Б.Шоу*: «Постоянна изменчивость, а устойчива только смерть»). Правильнее было бы перевести *sustainable development* как "допустимое развитие", "неистощающее развитие" или "развитие, сохраняющее целостность" (Розенберг и др., 1998).

«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» (Наше общее..., 1989, с. 20). Справедливости ради заметим, что нечто подобное писал и *Лев Толстой*: «Жизнь истинная есть только та, которая продолжает жизнь прошедшую, содействует благу жизни современной и благу жизни будущей».

Уильям Д.Рукелшос, бывший директор Агентства охраны окружающей среды США и член Всемирной комиссии по окружающей среде и развитию, писал (Ruckelschaus, 1989, p. 107): «Удастся ли нам содействовать продвижению народов в направлении устойчивого развития? Это привело бы к изменению общества, сравнимому по масштабам лишь с переменами, наступившими в результате двух других событий: аграрной революции в эпоху позднего неолита и промышленной революции двух последних столетий. Эти революции были постепенными, спонтанными и в большинстве своем бессознательными. Новая революция должна быть полно-

стью осознанной, базирующейся на наиболее высоком, максимально возможном уровне научного предвидения. Если мы действительно преуспеем в этом начинании, это станет абсолютно уникальным явлением в истории человечества”.

Современное экологическое движение в России зародилось в основном как политическое (на "зеленой волне" вошло в Верховные Советы СССР и России последних созывов и в Государственную думу большинство депутатов) и, очевидно, будет и дальше использоваться в политических целях (примером тому - концепции устойчивого развития, предложенные практически всеми оттенками "современного политического спектра" России). Красивый лозунг слишком упрощает реальную ситуацию, может дать положительный эффект на достаточно кратком начальном этапе, но впоследствии неизбежно "загонит" систему в тупик (вспомним классическую формулу: "...власть плюс электрификация, плюс химизация, плюс всеобщая экологизация, плюс..."; см.: Розенберг, Краснощеков, 1995; Розенберг и др., 1998).

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 мн.др.) и, конечно, экологов (А.В.Яблоков, А.Л.Яншин и мн.др.).

На этом российском фоне 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.

У нас в стране 3-5 июня 1995 г. в Москве прошел Первый Всероссийский съезд по охране природы (двое из авторов настоящего пособия были его делегатами), на котором обсуждалась Концепция перехода России на модель устойчивого развития. А уже 1 апреля 1996 г. (надо иметь отчаянную смелость, чтобы в День смеха принимать столь судьбоносное для страны решение) Президент России подписал Указ № 440 об утверждении концепции перехода нашей страны к устойчивому развитию. Эта концепция вызвала широкую и неоднозначную реакцию со стороны общественности и 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: Розенберг, Краснощеков, 1995; Розенберг и др., 1996, 1998).

Если отбросить в сторону "политический окрас" многих из этих работ и желание политиков использовать принципы устойчивого развития в своих интересах, наиболее важным является вопрос о практической реализации принципов устойчивого развития как в отдельных странах, так и в глобальном масштабе. Для России эти проблемы стали предметом обсуждения на Втором Всероссийском съезде по охране природы (г.Саратов, 3-5 июня 1999 г.).

6.2. НООСФЕРА И УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ

Во многих вариантах Концепций подчеркивается, что Россия, как ни одна страна подготовлена к началу реализации концепции устойчивого развития *учением о ноосфере В.И.Вернадского*. И даже предлагается положить его в основу Программы взамен достаточно неопределенного термина «устойчивое развитие». Но этого делать не следует. Более того, представляется целесообразным вообще отказаться от понятия «ноосферы» в том смысле, который подразумевается ее сторонниками в отечественной литературе.

В трудах В.И.Вернадского, возможно, сознательно, «...нет законченного и непротиворечивого толкования сущности материальной ноосферы как преобразованной биосферы» (Баландин, 1988, с. 94). Оно обычно трактуется как «...новое состояние биосферы, при котором разумная деятельность становится глобальным, определяющим фактором развития», новое эволюционное состояние биосферы, направленно измененное в интересах человека (Большой энциклопедический словарь, 1987). Нередко возникновение ноосферы представляется как результат коэволюции природы и общества (Моисеев, 1990).

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*, разд. 5.6). 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 - 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» (Баландин, 1988, с. 95).

Концепция ноосферы развивалась В.И.Вернадским в основном в конце 30-х - начале 40-х годов как «материалистическое обоснование понятия ноосферы» (Старостин, 1987). Она стала, возможно, в большей степени стараниями интерпретаторов В.И.Вернадского, научным обеспечением Сталинского плана великого преобразования природы. К.П.Флоренский (1988, с. 55), один из учеников В.И.Вернадского, так поясняет сущность его представлений о ноосфере: «Биосфера, изменяемая коллективным трудом человечества, трудом который направляется разумом, трудом, который возможен только в условиях плановых коллективных усилий всего человечества, и есть ноосфера, сфера разума по Вернадскому». И далее, касаясь охраны природы, он замечает: «...наша задача не сохранять вообще, но *переделывать* для удобства человека» (с. 56; *курсив наш*). А вот как в поэтическую форму облакает это Николай Заболоцкий:

*Два мира есть у человека:
Один, который нас творил,
Другой, который мы от века
Творим по мере наших сил.*

Оправдание такой "переделки" природы лежит в сущности концепции ноосферы по Вернадскому. "Вопрос о плановой, единообразной деятельности для овладения природой и правильного распределения богатства, связанный с сознанием единства и равенства всех людей, единства ноосферы, стал на очередь дня" (Вернадский, 1977, с. 109). В письме своему другу Б.Л.Личкову сделано весьма симптоматичное признание: "Я мало знаю Маркса - но думаю, что ноосфера всецело будет созвучна его основным выводам" (Вернадский, 1980, с. 40).

Такое видение ноосферы не приемлемо в настоящее время, когда мир, в общем, осознал необходимость сохранения резервной части биосферы в естественном состоянии и ограничения общего пресса на нее в пределах, не нарушающих ее целостность. Интересно, что еще в 1959 г. такую же "кромольную" мысль о ноосфере Вернадского, как опасной философии, высказал Ю.Одум, а в 1970 г. ее поддержал М.М.Камшилов [правда, с важной идеологической оговоркой: "...только борьба за идеалы коммунизма оказывается средством преодоления противоестественного антогонизма между человеческим обществом и природой, предпосылкой преобразования биосферы в ноосферу, борьбой за будущее человека (выделено автором. - Ремарка наша)"] (Камшилов, 1970, с. 56)].

Впрочем, имеется и иное мнение о сущности представлений В.И.Вернадского о ноосфере. Палеонтолог и писатель-фантаст И.Ефремов (1990, с. 84) 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". Такое понимание ноосферы, оставаясь материалистическим (а в то время оно и не могло быть иным), близко к учению о ноосфере, разработанному П.Тейяр де Шарденом (1987). 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.Тейяр де Шардена - эволюция духа; такие представления, естественно, были не приемлемы 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) в качестве планетарной созидательной силы, стремясь сохранить свою среду обитания, избежать самоубийства, сохранить себя, 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 покорения Природы, более или менее болезненно, завершена.

6.3. ШАГИ В НАПРАВЛЕНИИ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ

В данном разделе рассматриваются усилия народов некоторых стран, предпринявших шаги по решению экологических проблем и устойчивому развитию на национальном уровне (см. электронное приложение к монографии Т.Миллера, 1990). Государственная политика в области окружающей среды предусматривает просвещение широких масс, поиск альтернативных путей, удовлетворяющих различные экономические интересы, и участие отдельных граждан в общественно-политической деятельности. Любое правительство - законно избранное или завоевавшее власть силой - озабочено жизненным уровнем своих граждан. Сегодня для правительств всех стран становится очевидным, что управление и защита окружающей среды - не просто один из пунктов повестки дня, а основа для улучшения условий жизни людей. Сравниваемые страны находятся на разных экономических и демографических полюсах - от Зимбабве, где большую часть населения составляют бедные сельские жители, а численность населения ежегодно возрастает на 3,5%, до Швеции, которая относится к числу наиболее богатых стран мира и имеет почти нулевые показатели прироста населения. Несмотря на огромные различия в жизненном уровне, все эти страны сталкиваются с общими проблемами, проблемами рационального использования земли и природных ресурсов и последствиями экономического развития на окружающую среду. В каждой из этих стран правительство сыграло определенную роль в решении проблем окружающей среды, однако для этого были предприняты различные меры.

Зимбабве

На примере относительно слабо развитого государства Зимбабве (Южная Африка; площадь - 391 тыс.км², население - около 9 млн. чел.), уровень жизни населения которого, по западным меркам, *рудиментарен*, можно выделить три основных фактора, представляющих глобальную угрозу для окружающей среды:

- быстрый рост численности населения,
- уничтожение природных экосистем в результате экономического развития,
- ускоренная эрозия почв.

Со временем может добавиться и четвертый фактор:

- загрязнение воды и воздуха.

Зимбабве - бывшая британская колония в Южной Африке, носившая название Родезия, стоит перед решением одной из важнейших проблем устойчивого развития - проблемой демографического взрыва. В Зимбабве такой взрыв сопровождается, кроме того, резким увеличением поголовья крупного рогатого скота. Следствием колонизации Родезии Великобританией явился раздел земель, причем наиболее плодородные земли достались поселенцам из Европы. А исконно проживавшие в этом регионе негритянские племена были вынуждены вести натуральное хозяйство на малорентабельных землях. В процессе борьбы негритянского населения за свои права был достигнут компромисс: новые негритянские лидеры сохранили за белыми жителями право на пользование плодородной землей и создание современных механизированных

"товарных" ферм, но потребовали от них удовлетворения внутренних потребностей страны в зерновых культурах. Однако в результате этого компромисса все увеличивающееся негритянское население страны осталось жить на тех же неплодородных землях, что и раньше.

Успехи здравоохранения и улучшение санитарных условий уже к моменту обретения Зимбабве независимости обусловили рост численности населения, а переориентация экономического и социального уклада общества в соответствии с западными стандартами привели к большей концентрации населения в крупных городах, таких, как столица Хараре и Булавайо. В связи с тем, что урожаи с более рентабельных и значительных по площади земельных угодий европейских поселенцев шли на получение необходимой иностранной валюты, перед Зимбабве встала проблема роста негритянского населения, вынужденного возделывать малоплодородные земли. Сельские жители в Зимбабве рассматривают крупный рогатый скот как символ процветания и социального положения. Увеличение поголовья скота наряду с ростом численности населения вело к истощению продуктивных в прошлом пастбищных земель, к уничтожению лесов и последующей эрозии почв. Это означало меньшее количество продовольствия для большего количества людей и требовало принятия неотложных мер. Учитывая значение крупного рогатого скота в жизни населения, ограничение численности находящегося в личном владении скота было признано недопустимым по политическим соображениям.

Правительство Зимбабве, столкнувшись с проблемой роста поголовья скота, уменьшить численность которого в настоящее время не представляется возможным, обратило свои взоры к просвещению. Правительство развернуло широкую сеть различных услуг для сельского населения страны, наладило просветительскую работу по пропаганде мер гигиены и, что наиболее важно, по вопросам планирования семьи и контроля рождаемости. Основная цель этих мероприятий - получить ощутимые результаты и обеспечить контроль за решением всех (даже второстепенных) вопросов, связанных с загрязнением, обезлесением, деградацией плодородных земель и разрушением естественной среды обитания диких животных.

Долина реки Замбези, большая часть которой продолжает оставаться незаселенной и неосвоенной, обеспечивает среду обитания для многочисленных видов животных. Сохранение первозданной природы в долине Замбези стало возможным, главным образом, из-за мухи цеце (виды *Glossina palpalis*, *G. morsitans*, *G. brevipalpis*, *G. tachinoides*) являющейся переносчиком инфекции, вызывающей сонную болезнь. В Зимбабве были успешно применены новейшие средства борьбы с мухой цеце и теперь долина "открыта" для заселения и сельскохозяйственного использования. Однако эту ситуацию нельзя считать благополучной, так как процесс заселения сопровождается расчисткой лесов, распашкой земель и разведением домашнего скота, т.е. нарушением среды обитания местных видов диких животных. Более того, почвы, на которых произрастали леса, легко уязвимы и малоплодородны, процесс эрозии на них начнется сразу же после сведения лесов, и вряд ли удастся обеспечить продовольствием быстро растущее население страны.

Один из путей решения проблемы заселения долины Замбези состоит в том, чтобы превратить местное население этого района в истинных хозяев живой природы. В прошлом деньги от выдачи лицензий на отстрел диких животных (например, слона или буйвола) направлялись в центральный аппарат в

столицу страны Хараре. Теперь же денежные отчисления остаются в тех районах, где отстреливают животных, для экономического стимулирования деятельности местных жителей по сохранению дикой природы. Данный подход, по всей видимости, может оказаться весьма успешным. [Хотя вспомним, что федеральные власти в конце 70-х годов призывали американских фермеров "засевать поля от края и до края", когда зерно требовалось для экспорта. Эта политика властей США в итоге привела к чрезмерной распашке земель, которые следовало сохранить нетронутыми в качестве среды обитания диких животных.]

Таиланд

Экологические последствия стремительного роста населения и индустриального развития проиллюстрируем на примере Королевства Таиланд (площадь - 514 тыс.км², население - более 53 млн. чел.), одной из новых индустриальных стран восточного региона. В результате успехов, достигнутых в области здравоохранения, медицины и экономики в Таиланде, как и в Зимбабве, в 60-70-х годах начался демографический взрыв. Таиланд столкнулся с проблемой загрязнения окружающей среды, вызванной как ростом населения, урбанизацией и развитием промышленности, так и оскудением земельных и лесных ресурсов и сильной эрозией, являющейся, главным образом, следствием вырубки лесов.

Правительство Таиланда, так же, как и правительство Зимбабве, пришло к выводу, что увеличение численности населения более чем на 3% в год является основополагающим фактором в решении проблемы охраны окружающей среды. Здесь следует назвать Мекаи Виравайдия, человека, осуществившего эффективную кампанию по ограничению численности тайландского населения. [Возможно, самым веским доказательством эффективности его работы по контролю численности населения является тот факт, что отныне тайландцы называют презерватив его именем - "мекаи".] М.Виравайдия избрал нетрадиционный путь просвещения - юмор. В интерпретации Мекаи презерватив превратился в "воздушный шарик" или "фиксатор волос", т.е. этот предмет совершенно утратил присущее ему табу. Тайландцы, преодолевая робость, стали использовать презерватив и по его прямому назначению, т.е. как средство контрацепции. Правительство обеспечило население и другими контрацептивами и предоставило услуги, способствовавшие реализации идеи планирования семьи. За несколько лет темпы роста населения в Таиланде были сокращены вдвое.

В Таиланде, помимо первого, также существенную роль играют второй, третий и четвертый факторы, негативно влияющие на окружающую среду: эрозия, загрязнение воды и загрязнение воздуха. Так, можно много рассказать о загрязнении бангкокских "клонгов", или каналов, промышленными химикатами, металлами, неочищенными стоками, которые сбрасываются предприятиями и коммунальными службами города с чрезвычайно выросшим населением (с 0,5 млн. чел. несколько десятилетий назад до 6 млн. сегодня). Небольшие промышленные предприятия стали основой быстрого экономического роста Бангкока, однако за индустриализацию пришлось дорого заплатить. В результате загрязнения каналов столица превратилась из "Венеции Востока" в заурядный пример промышленного и бытового загрязнения водо-

емов. Некоторые каналы были засыпаны и превращены в автомобильные дороги, которые, в свою очередь, сильно загрязняли воздух.

Бангкок начинает реагировать на некоторые проблемы, возникшие в результате промышленного развития и модернизации производства. Проводится проверка транспортных средств с целью выявления избыточного выброса выхлопных газов, водители таких автомобилей наказываются штрафами. Тем не менее вероятность проверки настолько мала, что горожане предпочитают заплатить штраф, нежели усовершенствовать свои автомобили. Аналогичная ситуация сложилась и с промышленным загрязнением воды: штат контролеров невелик, получаемые от небольших предприятий доходы имеют существенное значение для экономики Бангкока, технологии очистки сточных вод, как правило, отсутствуют, а промышленные предприятия не заинтересованы в том, чтобы изменять технологию своих производств. Данную ситуацию можно проиллюстрировать на примере того, как бангкокские власти решают проблему вредных отходов: в городе с населением 6 млн. чел. имеется всего лишь три (!) грузовых машины для сбора и транспортировки мусора на очистительный завод, а фирмы, желающие вывозить свои отходы, должны платить налог городским властям.

Однако не все экологические проблемы обусловлены загрязняющими окружающую среду промышленными предприятиями, обеспечившими недавний экономический бум в стране. Традиционно сложилось так, что экономика Таиланда зависела в основном от лесов, покрывавших большую часть территории страны. Эксплуатация лесных ресурсов приводила к их уничтожению. Дождевой сток, ранее просачивавшийся в почву благодаря лесной растительности, теперь стекает беспрепятственно, приводя к сильным наводнениям, таким, как катастрофическое наводнение осенью 1988 г., унесшее жизни многих людей и вынудившее правительство страны объявить запрет на лесозаготовки. Кроме того, стекавшая с расчищенных площадей вода смывала почву и приводила к заилению водных путей и продуктивных рисовых полей.

Король и члены королевской семьи Таиланда возглавляют борьбу за сохранение окружающей среды и поиск путей устойчивого развития страны. Несмотря на то, что в Таиланде правит выборное правительство, король почитается большинством граждан страны и играет традиционно важную роль в делах государства. Можно привести много свидетельств активной деятельности короля и членов его семьи по восстановлению лесов, сохранению почв и других ресурсов, а также поиску средств, с помощью которых сельское население страны могло бы добиться устойчивого процветания.

Швеция

Королевство Швеция (площадь - 450 тыс.км², население - более 8,4 млн. чел.) считается мировым лидером в вопросах охраны окружающей среды. Однако это не означает, что там решены все экологические проблемы.

Леса в Швеции занимают больше площади, чем во многих странах мира, однако общая площадь сохранившихся естественных лесов меньше, чем, например, в Таиланде или Зимбабве. Швеция уже давно столкнулась с проблемой обезлесения, когда национальные леса вырубались и не восстанавливались вновь. В настоящее время в стране принята национальная программа обязательного восстановления лесов, в результате которой уже 60% территории

Швеции покрыто лесом. Программа по восстановлению лесов основана на создании "плантаций" быстрорастущих североамериканских пород деревьев, что привело, однако, к потере биоразнообразия. Долговременные последствия этого процесса остаются пока неясными, но данная проблема изучается шведскими учеными. Швеция, как и любая высокоразвитая промышленная страна, борется с химическим загрязнением, вызванным промышленными отходами и бытовыми стоками. Правительство Швеции поощряет те промышленные предприятия, которые изменяют состав компонентов, входящих, например, в бытовые моющие средства с тем, чтобы как можно меньшее количество токсичных веществ присутствовало в стоках и попадало в грунтовые и поверхностные воды, заливы и гавани.

Природа Швеции, в отличие от природы Таиланда и Зимбабве, не испытывает давления со стороны быстро растущего населения. Прирост населения в Швеции, как и во многих западноевропейских странах, находится на нулевой отметке и даже ниже ее. Шведское правительство оказывает услуги населению по планированию семьи и поддерживает курс на охрану детства, в соответствии с которым каждому шведскому ребенку гарантируется право на долю национального богатства страны. Общественность Швеции находится на передовом рубеже борьбы против экологической угрозы, будучи уверена, что политики не забудут о своей ответственности перед населением за состояние окружающей среды, что планирование семьи и меры по улучшению бытовых условий останутся частью программы, предлагаемой шведским государством.

Страны Средиземноморского региона

Еще в начале 70-х годов ученые предсказывали, что Средиземное море через 15 лет может стать мертвым водоемом вследствие загрязнения его вод промышленными отходами, канализационными стоками, тяжелыми металлами и нефтепродуктами. Но оно до сих пор остается живым и красивейшим водоемом. Что же происходит?

Человека, увидевшего перспективы международного сотрудничества по проблемам Средиземноморья, зовут Стефан Кекес. Средиземноморский план действий, разработанный им под эгидой ООН, исходил из предпосылки, что загрязнение Средиземного моря не знает политических границ: в результате действия ветра и морских течений загрязнение, источником которого является одна страна, распространяется на всю акваторию и достигает берегов соседних государств.

После того, как в 1975 г. был принят Средиземноморский план действий, С.Кекес предложил отдельным странам региона создать национальные станции мониторинга для определения базовых уровней качества воды до принятия конкретных мер. Имея такую систему мониторинга, страны стали уделять больше внимания проблеме загрязнения и начали сотрудничать в этой области.

Нефтяное загрязнение долгое время представляло угрозу для Средиземного моря. В основном, оно не являлось следствием катастрофических выбросов, а происходило в результате повседневного выброса отработанных нефтепродуктов огромным количеством крупных и малых судов. Один из руководителей греческой компании по перевозке нефти Денис Ятрас учел недоста-

ток производственных мощностей по приему и переработке таких отходов и организовал службу сбора отработанных нефтепродуктов на судах, прибывающих в порт. Отходы перекачиваются на специальную станцию, находящуюся на плаву, там полезные компоненты нефти отделяются и затем продаются на очистительные заводы. Таким образом, из отходов, которые ранее сбрасывались в море, получают различные полезные продукты.

Средиземноморский план действий также предусматривает решение проблемы загрязняющих веществ, источники которых находятся на суше. В рамках этого плана от стран-участниц получены обязательства ограничить выброс таких опасных токсичных химикатов, как тяжелые металлы, полихлорированные бифенилы, фенол, фосфор и т.д., которые угрожают здоровью Средиземного моря. Еще одним фактором, влияющим на ухудшение состояния Средиземного моря и окружающей среды стран бассейна, является интенсивное развитие прибрежных районов. В программе "Сейчас или никогда" подчеркивается, что по прогнозам население стран Средиземноморского региона численностью 130 млн. чел. к концу столетия достигнет 500 млн. К этому следует добавить огромное количество туристов, отдыхающих на Средиземном море.

Наплыв туристов усложняет и без того серьезную проблему сточных вод. По оценочным данным, 80% канализационных стоков городов, расположенных на побережье Средиземного моря, в настоящее время сбрасывается непосредственно в море. Строительство соответствующих очистных сооружений обойдется чрезвычайно дорого. Тем не менее в Афинах началось строительство огромной очистной станции, а участники Средиземноморского плана действий взяли на себя обязательство построить очистные сооружения во всех 17 средиземноморских городах, население которых в настоящее время превышает 100 тыс. чел.

Наиболее важно, что в рамках Средиземноморского плана действий была создана основа для международного сотрудничества. [Соглашение осталось в силе даже несмотря на военные действия между некоторыми его участниками.] Тем самым продемонстрирована возможность сотрудничества между нациями, имеющими различную культурную, этническую и религиозную основы, разные политические и экономические уклады.

Россия

В России (площадь - 17 млн.км², население - около 150 млн. чел.) также предпринимаются шаги по достижению целей устойчивого развития. Однако огромная и чрезвычайно разнообразная по природным условиям территория нашей страны, "винегрет" проживающих в ней народов и национальностей, загадочный "русский характер" ("Умом Россию не понять...") - все это делает этот процесс весьма специфическим и оригинальным (Розенберг и др., 1998).

Сложившаяся в результате перестройки и перехода к неясным пока рыночным отношениям ситуация в современной России противоположна (Розенберг, Краснощеков, 1995; Розенберг и др., 1998) многим положениям Декларации по окружающей среде и развитию и Повестки дня на XXI век (Программа действий, 1993), что без комментариев показано в табл. 42.

Таблица 42

Сравнение “желаний” и “возможностей”

Положения Декларации по окружающей среде и развитию и Повестки дня на XXI век	Ситуация в современной России
1	2
Развитие должно осуществляться за счет собственных ресурсов.	Расплата за иностранные кредиты как раз и ложится на плечи будущих потомков (пункт 2; Программа действий, 1993, с. X).
Экономика должна ориентироваться на глубокую переработку ресурсов (интенсификация).	Экстенсивный путь (экспорт сырья) не только не выгоден экономически (отсутствие государственного регулирования в экспортной политике ведет к снижению мировых цен на сырье), но и связан с максимальным загрязнением среды (пункт 9; Программа действий, 1993, с. X).
“Для того, чтобы поощрить инвестиции, государства должны покончить с коррупцией и обеспечить эффективное, экономное, честное, справедливое и подотчетное общественное управление наряду с соблюдением индивидуальных прав и предоставлением индивидуальных возможностей. Они должны обеспечить стабильность цен, разумные обменные курсы валют, эффективные системы налогообложения и поощрять развитие частного предпринимательства” (Программа действий, 1993, с. 3).	Отсутствие действенных механизмов вложения отечественного капитала (ориентация на разовые прибыли, вывоз капитала за границу и пр.) и зарубежных инвестиций (нестабильность внутренней обстановки) в развитие промышленности (пункт 12; Программа действий, 1993, с. X).
Возрастание роли общественности в управлении государством в процессе достижения устойчивого развития.	Вклад общественности в управление и выработку решений по различным проблемам устойчивого развития в результате "демократизации" не только не увеличился, но и уменьшился (решения референдумов выполняются "с точностью до наоборот"; пункт 10; Программа действий, 1993, с. X). Политическая активность населения падает.
“Страны, пораженные нищетой, не смогут развиваться, если они будут обременены огромными внешними долгами, если у них не будет возможности финансировать свое развитие и если цены на их продукцию на мировых рынках останутся низкими” (Программа действий, 1993, с. 5).	Продолжается и прогрессирует процесс обнищания большей части населения и роста неравенства в уровне жизни различных групп общества (по душевому потреблению товаров и услуг Россия находится на 62-64 месте в мире).

1	2
<p>“Важно, чтобы сами люди взяли на себя ответственность за потребление товаров и услуг на устойчивом уровне” (Программа действий, 1993, с. 7).</p>	<p>Интересно, что расходы "на экологию" вообще никогда не предусматривались в бюджете страны отдельной строкой. Самарская область первой в России (Постановление администрации от 8 июля 1993 г. № 208; в 1994 г. аналогичные решения приняли города Самара и Тольятти) ввела фиксированные расходы - не менее 3% расходной части бюджета - на решение экологических проблем; с 1997 г. эти расходы стали защищенной частью бюджета области. По-видимому, принятие и приоритетное выполнение аналогичных решений другими субъектами Федерации и самой Россией и было бы наиболее конструктивным способом движения к устойчивому развитию. В дальнейшем, с ростом экономической мощи страны и регионов этот процент должен расти - до 5-7% от расходной части бюджета.</p>
<p>Одна из наиболее важных задач, стоящих перед миром и Россией (для нас особенно важная), - это устойчивое увеличение производства продуктов питания (Программа действий, 1993, с. 24-25).</p>	<p>Сельскохозяйственная нагрузка на окружающую среду сегодня - один из наиболее сложных для минимизации факторов. Созданные сегодня экономические рычаги интенсификации сельскохозяйственного производства через разобществление колхозной собственности и развитие фермерских хозяйств не работают. Во многих регионах продукты питания более чем на 50% представлены импортными товарами (в среднем по России - на 30%, а это, в известном смысле, потеря суверенитета государства). На одного жителя России в 1994 г. после переработки приходилось 0,5 т зерна в год (в США - в 2 раза больше), внесение удобрений (при сравнении Россия : Запад) находится в соотношении 1:20, энерговооруженность - 1:4.</p>

Реализация остальных разделов Повестки дня на XXI век, посвященных состоянию здоровья населения, развитию научных экологических исследований, очистке всего и вся, в современных экономических условиях России также проблематична.

6.4. ПРИНЦИПЫ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ

Итак, основные проблемы, стоящие на пути достижения цели 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"). Проблема производства продуктов питания имеет две стороны: создать достаточные запасы продовольствия для удовлетворения потребностей населения Земли (и справедливо их распределить) и защитить ресурсы и окружающую среду, от которых зависит производство продовольствия.
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 переход на использование экологически чистых источников энергии).
[Интересный результат получен А.А.Зотиным с соавторами (1988): в рамках неравновесной термодинамики показано, что физической основой прогрессивной эволюции является биоэнергетический прогресс. Если стандартный обмен организмов (Q - скорость потребления кислорода в мВт/особь) зависит от размеров тела (M - масса организма в г) следующим образом (a и k - некоторые коэффициенты):
$$Q = aM^k,$$
то коэффициент a (интенсивность дыхания) в процессе эволюции имеет тенденцию к росту, но при этом на кривой "геологическое время - коэффициент a " существует как минимум три "тепловых барьера". Преодоление первого ($a = 5 - 8$ мВт/г) связано с возникновением терморегуляции и появлением гомойотермных животных; преодоление второго ($a = 45 - 50$ мВт/г) потребовало появления человеческой цивилизации; преодоление "третьего теплового барьера" возможно путем выноса в космическое пространство энергетических производств. Скорость роста коэффициента a такова, что на реализацию этого сценария нам отпущено лет 200...]
9. Развитие промышленности и экологизация технологий.
10. Устойчивость экосистем.
11. Сохранение биологического разнообразия.

12. Ответственность и значение отдельных личностей за экологически обоснованный выбор и достижение поставленных целей.

В выполненных ранее работах (Розенберг, Краснощеков, 1995; Розенберг и др., 1998) дан критический анализ некоторых из предложенных в последнее время концепций устойчивого развития России. По большинству из этих документов можно сделать три принципиальных, на наш взгляд, замечания.

- Все предлагаемые концепции - "линейны", а не "объемны", т.е. они написаны для России в целом без представления о том, как *будут реализовываться "на местах"* (исключение - предложения А.И.Солженицына в его известной работе "Как нам обустроить Россию" о введении земской системы управления и выделении 40 крупных городов России для рассредоточения жизни и объединения вокруг них российской провинции).
- Нет представления, даже в первом приближении, об *объемах материальных затрат и источниках финансирования* такого рода изменений в жизни страны, ее регионов и городов.
- Практически отсутствует описание *механизмов реализации устойчивого развития*.

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.

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 разработана и принята городской Думой "Концепция экологической безопасности и устойчивого развития г.Тольятти") и участвовать в создании "каркаса устойчивых городов";
- **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, организующегося преимущественно на определенном единстве природных условий (прежде всего - бассейна крупной реки или его часть, природно-климатическая зона, морское побережье); в качестве примера может служить Федеральная целевая программа "Оздоровление экологической обстановки на реке Волге и ее притоках, восстановление и предотвращение 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 (например, Указ Президента "Об утверждении концепции перехода Российской Федерации к устойчивому развитию" от 1 апреля 1996 г., № 440);
- **планета Земля** - общие ("рамочные") принципы устойчивого развития цивилизации в пределах биосферы (см., например, Программа действий, 1993).

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.

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-Жанейровской 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 территорий, контроль эффективности обеспечивается не ведомственными или центральными структурами власти, а населением территории.

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.

Принцип "управление - для населения". Управление территориями строится на принципе передачи местным органам максимально возможных, а центральной власти - минимально необходимых полномочий 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 для здоровья населения, а также 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.

Принятие в качестве приоритетного критерия оценки деятельности руководителей всех уровней в пределах их компетенций *характера изменения экологической ситуации в территории.*

Принцип единого контроля и доступности информации. Существующая сегодня ведомственная разобщенность контролирующих природоохранных организаций (в Законе об охране природы называется 21 ведомство) 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 в территориях комплексных, автоматизированных, межведомственных информационно-управляющих систем экологического мониторинга (МИУСЭМ), обеспечивающих сопряжение федеральных, региональных, муниципальных и производственных служб контроля окружающей среды и безвозмездное представление информации для обеспечения нужд органов самоуправления, бюджетных организаций и общественных объединений. В крупных городах ("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.

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 Самарской областью и гг. Самара и Тольятти);

- II этап - не менее 5% расходной части бюджета;
- III этап - не менее 7% расходной части бюджета.

Необходима целенаправленная работа всех органов управления на развитие системы независимых внебюджетных экологических фондов, внедрения системы обязательного экологического страхования, экологических займов, создание благоприятных условий для инвестирования в экологизацию технологий и 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 территории и направляются на ее экологическую реабилитацию.

Принцип осуществимости программ устойчивого развития. На каждом иерархическом уровне для достижения устойчивого развития необходима реализация следующих систем обеспечения такой Программы:

- законодательно-правовой и нормативной,
- экономической,
- контрольно-информационной (мониторинговой),
- научной,
- просветительно-образовательной,
- материально-технической и кадровой,
- организационной.

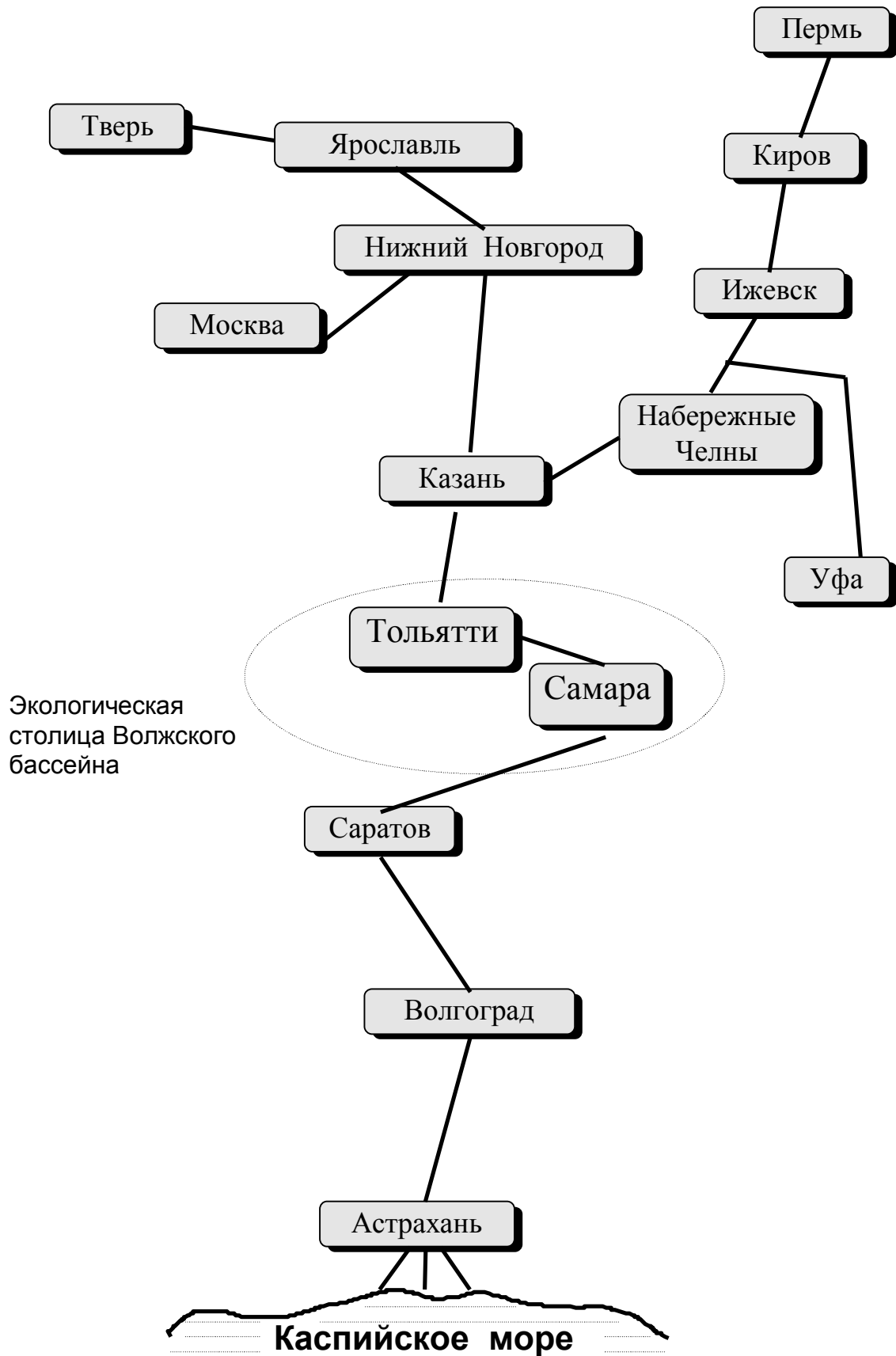
Остановимся более подробно на первом из перечисленных принципов - принципе иерархической организации. В основу его заложен бассейновый подход, поскольку бассейны рек являются естественными территориальными составляющими, интегрирующими наземные и водные компоненты экосистем.

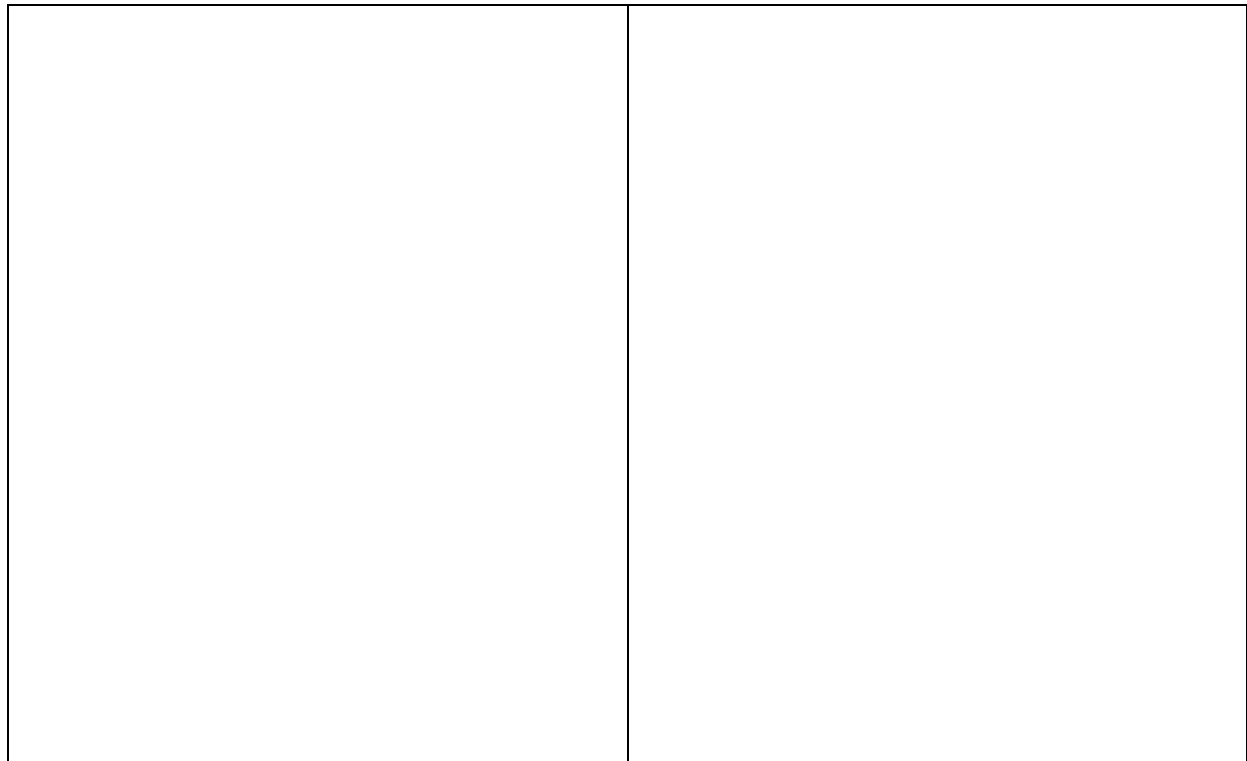
Под *"каркасом устойчивых городов"* (Розенберг и др., 1995, 1997) будем понимать крупные (с населением не менее 500 тыс. чел.) города, связанные в специфическую иерархию в пределах бассейнов крупных рек. Основная задача этих городов - обеспечение устойчивого развития в самом городе и на близлежащих территориях (своего рода, ответственность за их устойчивое развитие перед сообществами вышестоящих уровней иерархии). Естественно, что выбор таких городов должен отвечать некоторым критериям, основными среди которых будут:

- наличие достаточного научного (экологического) потенциала и развитой системы охраны природы в территории;
- возможность финансирования программы устойчивого развития территории из муниципального бюджета (иными словами, достаточно мощный промышленный потенциал города);
- добровольное желание взять на себя дополнительные обязанности и ответственность за устойчивое развитие территорий;
- опыт реализации и координации программ аналогичного свойства.

В качестве примера (см. схему) можно предложить следующий "каркас устойчивых городов" для Волжского бассейна с "экологической столицей" (из трех соавторов только один живет в Нижнем Новгороде, и потому демократия соблюдена...) в так называемой Жигулевской агломерации (города Са-

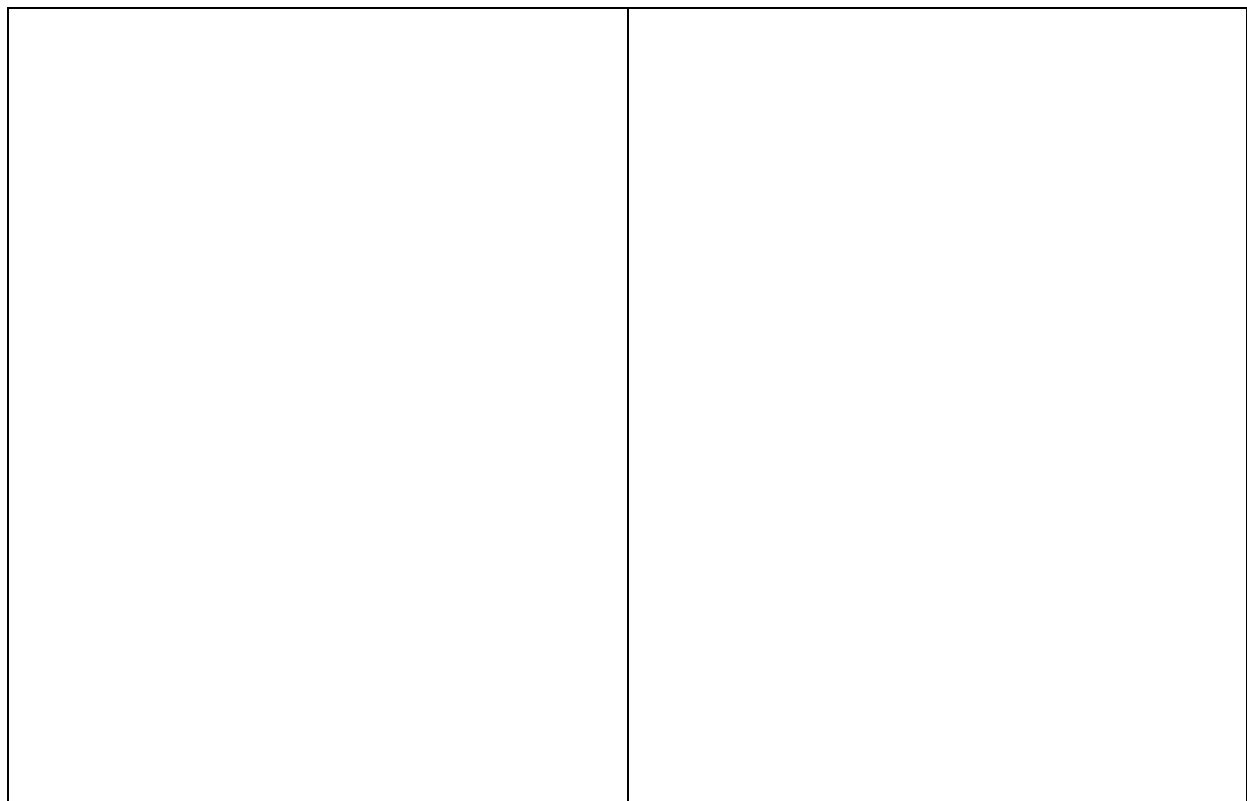
мара, Тольятти, Сызрань и др.), расположенной вокруг Национального парка "Самарская Лука" (см.: Розенберг и др., 1998).





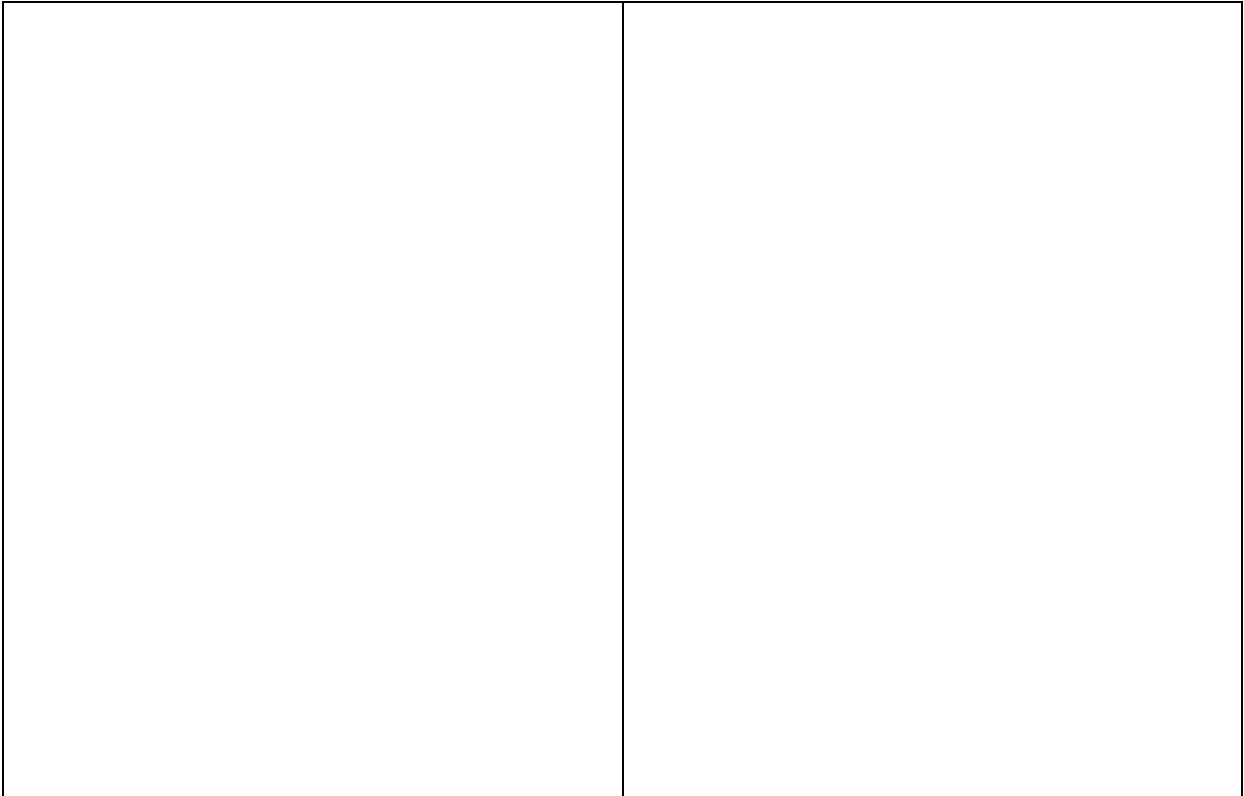
Генри Д. ТОРО
(Henry David THOREAU)
1817-1862

Томас Г. ГЕКСЛИ
(Thomas Henry HUXLEY)
1825-1895



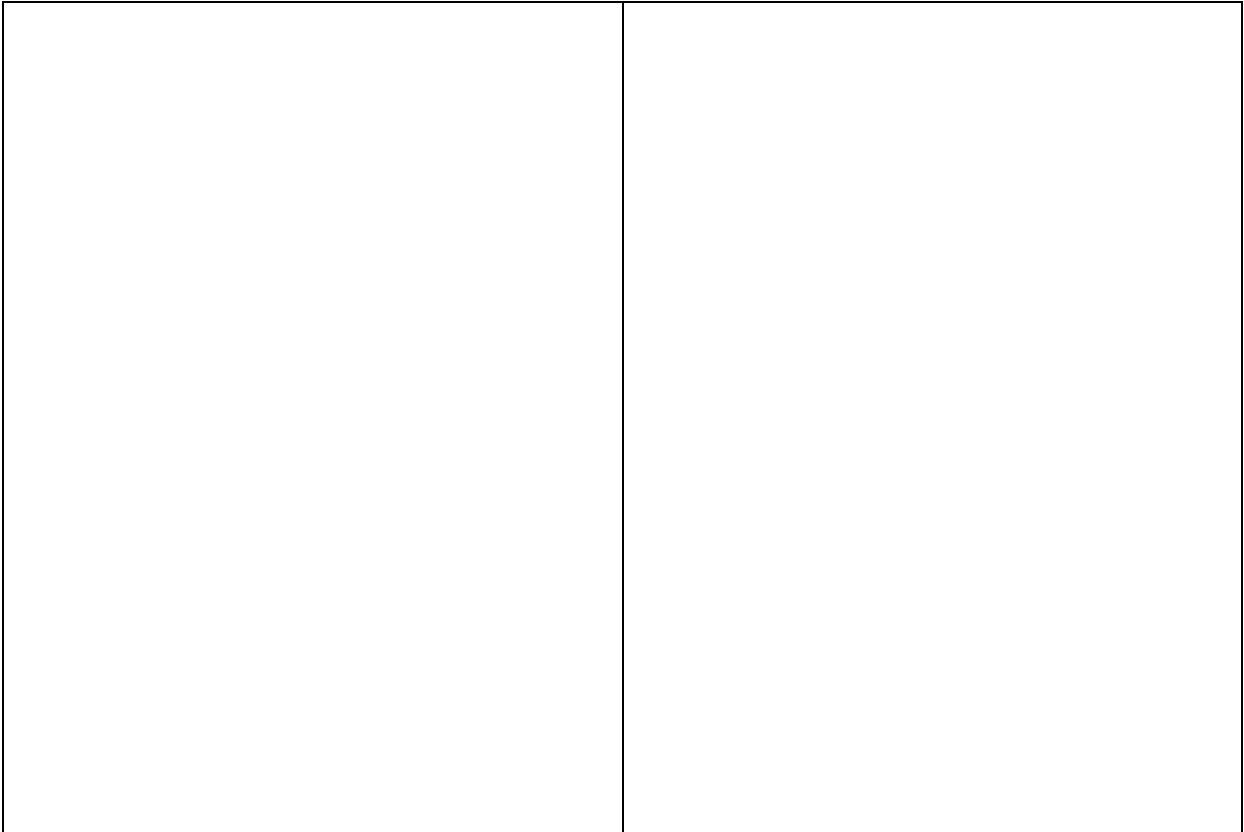
Иван Парфеньевич
БОРОДИН
1847-1930

Григорий Александрович
КОЖЕВНИКОВ
1866-1933



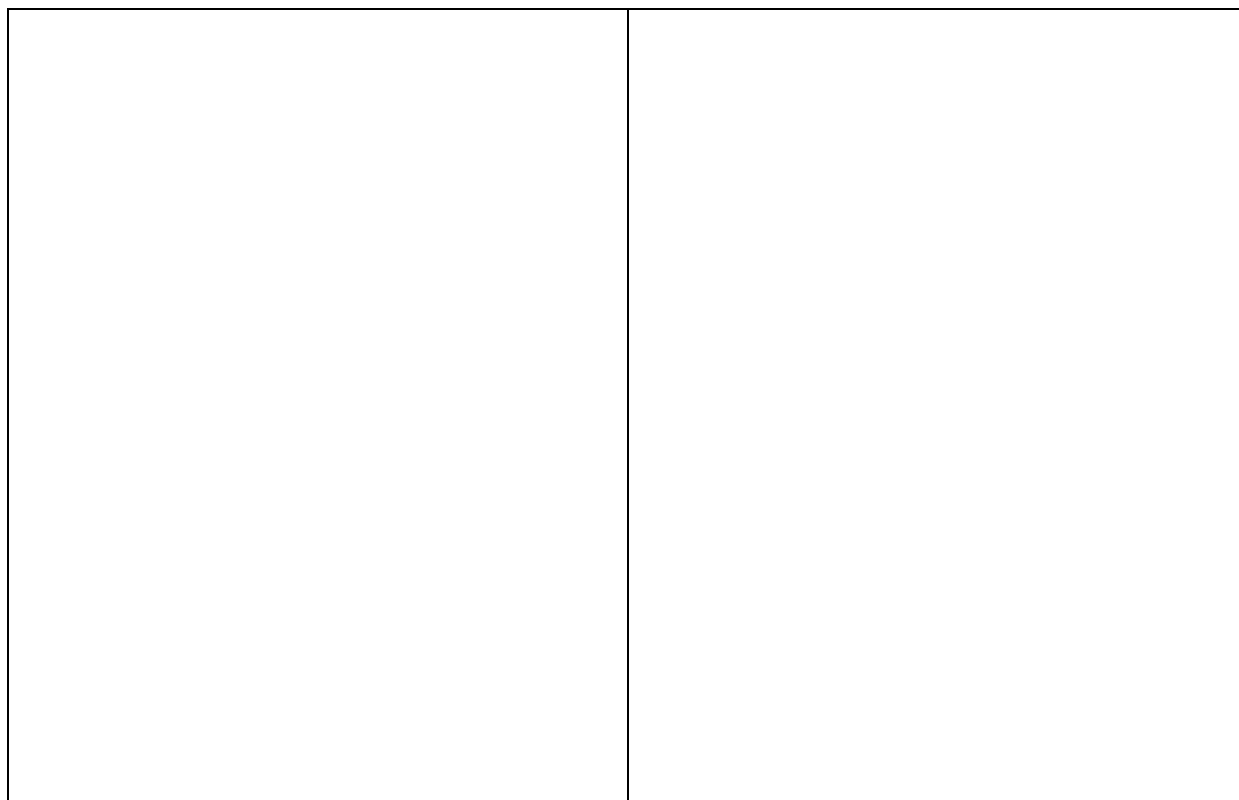
Рэйчел КЭРСОН
(Rachel CARSON)
1908-1964

Барри КОММОНЕР
(Barry COMMONER)



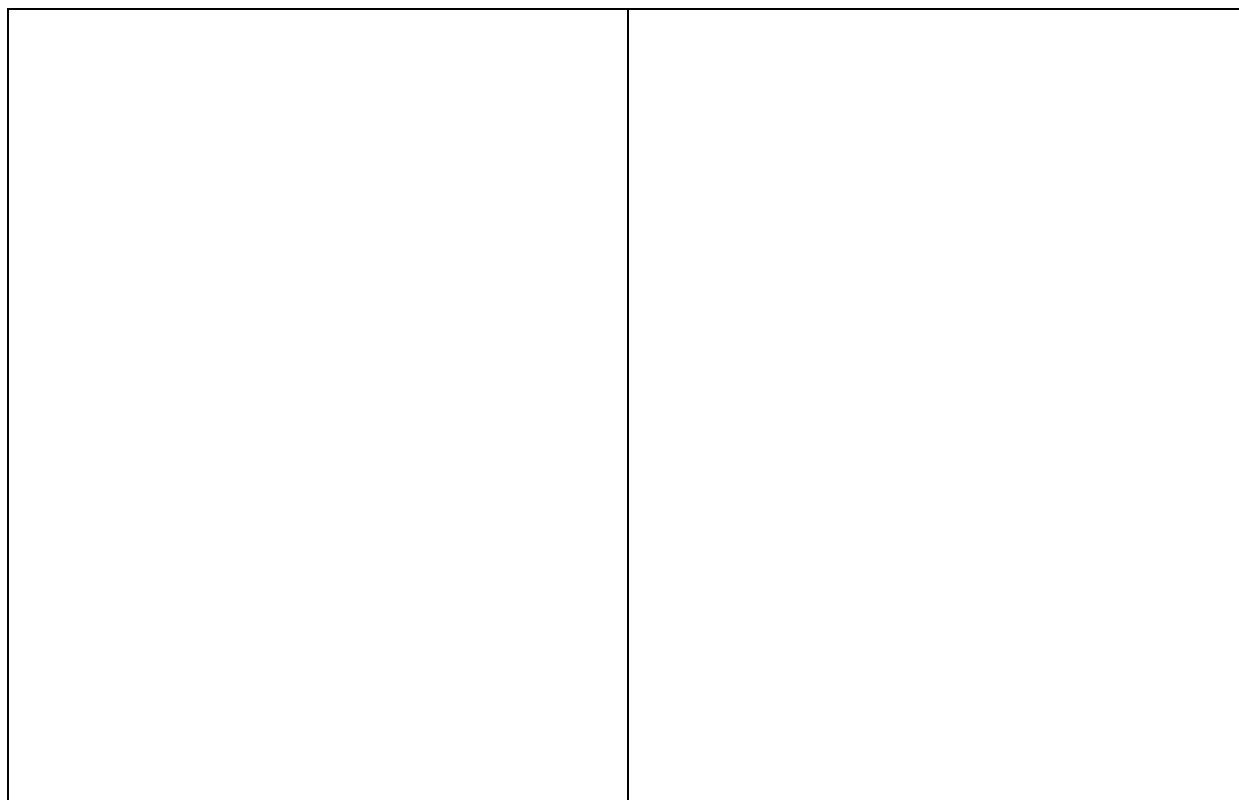
Морис СТРОНГ
(Maurice STRONG)

Гро Х. БРУНДТЛАНД
(Gro Harlem BRUNDTLAND)



**Александр Леонидович
ЯНШИН
(1911-1999)**

**Никита Николаевич
МОИСЕЕВ**



**Сергей Павлович
ЗАЛЫГИН**

**Алексей Владимирович
ЯБЛОКОВ**

Фото Г.С.Розенберга

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

И все же, есть ли основания для оптимизма? Конечно. *Во-первых, назад дороги нет. Во-вторых, оптимизм связан с переходом от глобального и национального уровней решения проблем устойчивого развития к региональному и локальному уровням.* При этом необходим детальный учет практической заинтересованности регионов в решении этих проблем (сегодня никакие "добрые пожелания" и "давления на сознательность" не превысят воздействия общественного мнения и хозяйственно-экономических и финансовых рычагов в решении проблем устойчивого развития территорий). Необходимо также детальный анализ ближайших и более отдаленных перспектив реализации программ достижения устойчивого развития с более очевидными оценками эффективности намечаемых мероприятий. *В-третьих, хочется верить, что созданная и принятая Программа устойчивого развития будет исходить из интересов России, а не из заинтересованности в успехах ближайших выборов, очередном разделе "кормушки" или достижения других политических целей, что очень быстро может скомпрометировать саму идею устойчивого развития в России.*

Между тем причины наших "экологических бедствий" лежат гораздо глубже и связаны 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, по крайней мере, три руководящих принципа:

- 1. Принцип признания развития человеческой цивилизации составной частью биосферных процессов.**
- 2. Принцип экологического реализма и научности в природопользовании.**

Подробная аргументация в пользу этих принципов вряд ли необходима в силу их аксиоматичности. Не вызывает сомнений и тот факт, что соотношение практической деятельности с фундаментальными научными законами, в том числе и экологическими, возможно только в обществе образованных людей. Поэтому еще одним ключевым принципом "устойчивого развития" следует признать приоритет экологического образования всех слоев общества и, в первую очередь, подрастающего поколения. Экологическое образование должно стать главным инструментом формирования мотивационной среды деятельности человека и обеспечить конструктивный подход к реализации идей "устойчивого развития". Таким образом, третий руководящий принцип можно записать так:

- 3. Приоритет доступности, обязательности и всеобщности экологического образования.**

Эти руководящие принципы должны быть дополнены другими, 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 В.И.Вернадско-

го, гласящего, что количество живого вещества биосферы (для данного геологического периода) есть константа, привело к тому, что под действием антропогенного пресса подорвано биоразнообразие планеты и, как неминуемое следствие, вытекающее из *правила обязательного заполнения экологических ниш и принципа конкурентного исключения Г.Ф.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 он противоречит закону исторической необратимости: общественно-экономическое развитие невозможно повернуть вспять (кроме как через деградацию цивилизации). В полной мере это справедливо и применительно к природным системам (*правило необратимости эволюции Л.Долло*).

Не менее (а может и более) опасным представляется и лозунг **"Вперед к природе"**, особенно если это сопровождается активным вмешательством в процессы эволюционного развития жизни (последний пример - клонирование животных и возможность клонирования человека). В этом контексте следует вспомнить представления М.М.Камшилова (1970, с. 57) о *ноогенике* - науке управления отношениями между человеческим обществом и природой: "Основная цель ноогеники - *планирование настоящего во имя лучшего будущего*. Главная задача - исправление нарушений в отношениях человека и природы, вызванных прогрессом техники (курсив автора. - *Ремарка наша*)". Конфликт между человеком и природой рекомендуется разрешать как "...результат ноогенеза, т.е. сознательного управления биосферой с помощью более совершенной техники" (с. 56).

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 лозунг **"Вместе с природой"**. И здесь уместно вспомнить слова нашего современника, эколога Н.Ф.Реймерса (1994, 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".





СПИСОК рекомендуемой литературы

- Агесс П.** Ключи к экологии. - Л.: Гидрометеоиздат, 1982. - 96 с.
- Баландин Р.К., Бондарев Л.Г.** Природа и цивилизация. - М.: Мысль, 1988. - 391 с.
- Барбье М.** Введение в химическую экологию. - М.: Мир, 1978. - 230 с.
- Бачинский Г.А.** Социоэкология: теоретические и прикладные аспекты. - Киев: Наук. думка, 1991. - 152 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология: Особи, популяції, сообщества: В 2 т. - М.: Мир, 1989. - Т. 1. - 667 с.; Т. 2. - 477 с.
- Гиляров А.М.** Популяционная экология. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. - 191 с.
- Дажо Р.** Основы экологии. - М.: Прогресс, 1975. - 415 с.
- Дедю И.И.** Экологический энциклопедический словарь. - Кишинев: Гл.ред. Молдав.Сов.Энциклопедии, 1990. - 408 с.
- Джиллер П.** Структура сообществ и экологическая ниша. - М.: Мир, 1988. - 184 с.
- Крапивин В.Ф., Свирежев Ю.М., Тарко А.М.** Математическое моделирование глобальных биосферных процессов. - М.: Наука, 1982. - 272 с.
- Круть И.В., Забелин И.М.** Очерки истории представлений о взаимоотношениях природы и общества. - М.: Наука, 1988. - 416 с.
- Лапо А.В.** Следы былых биосфер или рассказ о том, как устроена биосфера и что осталось от биосфер геологического прошлого. 2-е изд. - М.: Знание, 1987. - 208 с.
- Маргалеф Р.** Облик биосферы. - М.: Наука, 1992. - 214 с.
- Миркин Б.М.** Теоретические основы современной фитоценологии. - М.: Наука, 1985. - 136 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). - Уфа: Гилем, 1998. - 413 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.** Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. - М.: Наука, 1989. - 223 с.
- Мозговой Д.П., Розенберг Г.С., Владимирова Э.Д.** Информационные поля и поведение млекопитающих. - Самара: Изд-во "Сам.ун-т", 1998. - 92 с.

- Наумов Н.П.** Экология животных. 2-е изд. - М.: Высш.шк., 1963. - 618 с.
- Новиков Г.А.** Основы общей экологии и охраны природы. - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1979. - 350 с.
- Новиков Г.А.** Очерк истории экологии животных. - Л.: Наука, 1980. - 287 с.
- Одум Ю.** Основы экологии. - М.: Мир, 1975. - 740 с.
- Одум Ю.** Экология: В 2 т. - М.: Мир, 1986. - Т. 1. - 328 с.; Т. 2. - 376 с.
- Орлов Б.Н., Гелашвили Д.Б.** Зоотоксинология. Ядовитые животные и их яды. - М.: Высш. шк., 1986. - 280 с.
- Очерки по истории экологии /** Под ред. Г.А.Новикова, С.С.Шварца, Л.В.Чесновой. - М.: Наука, 1970. - 291 с.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. - М.: Мир, 1981. - 399 с.
- Рамад Ф.** Основы прикладной экологии: Воздействие человека на биосферу. - Л.: Гидрометеиздат, 1981. - 543 с.
- Реймерс Н.Ф.** Природопользование: Словарь-справочник. - М.: Мысль, 1990. - 637 с.
- Реймерс Н.Ф.** Экология (теория, законы, правила, принципы и гипотезы). - М.: Журнал «Россия молодая», 1994. - 367 с.
- Риклефс Р.** Основы общей экологии. - М.: Мир, 1979. - 424 с.
- Розенберг Г.С.** Модели в фитоценологии. - М.: Наука, 1984. - 240 с.
- Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Крылов Ю.М. и др.** Устойчивое развитие: мифы и реальность. - Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. - 191 с.
- Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Брусиловский П.М.** Экологическое прогнозирование (Функциональные предикторы временных рядов). - Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. - 182 с.
- Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Мозговой Д.П.** Экологическая информатика: Учебное пособие. - Самара: Изд-во Самар. ун-та, 1993. - 151 с.
- Телитченко М.М., Остроумов С.А.** Введение в проблемы биохимической экологии: Биотехнология, сельское хозяйство, охрана среды. - М.: Наука, 1990. - 285 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.** Очерк учения о популяциях. - М.: Наука, 1973. - 277 с.
- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. - М.: Прогресс, 1980. - 328 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.** Экология. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. - 464 с.
- Чернова Н.М., Былова А.М.** Экология. - М.: Высш.шк., 1988. - 272 с.
- Шилов И.А.** Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. - 261 с.
- Шилов И.А.** Экология. - М.: Высш.шк., 1998. - 512 с.
- Экологические очерки о природе и человеке /** Под ред. Б.Гржимека. - М.: Прогресс, 1986. - 640 с.
- Экологические проблемы: что происходит, кто виноват и что делать?:** Учебное пособие / Под ред. проф. В.И.Данилова-Данильяна. - М.: Изд-во МНЭПУ, 1997. - 332 с.
- Экология: Учебник для технических вузов /** Л.И.Цветкова, М.И.Алексеев и др.; Под ред. Л.И.Цветковой. - М.: Изд-во АСВ; СПб.: Химиздат, 1999. - 488 с.

Предметный указатель

(выделены страницы, на которых приведены определения понятий)

А

Аксиома

- адаптированности 163,287
- биогенной миграции атомов 40,167,347
- необратимости эволюции 166,322
- экологической аккумуляции энергии 167,347

Аллелопатия (см. взаимодействия аллелопатические)

Аменсализм 206

Анизотропность биологического поля **110**
115

Аутэкология 9,31,32

Б

Биогеоценоз 7-9,25,40,88,**89,90**

Биом 34,43,339,340

Биосфера 7,8,25,29,36,46,**324**

Биоценоз 10,28,29,250

Биоценология 6

В

Величина биологического поля **110,115**

Взаимодействия

- аллелопатические 39,135,136,170
- аллелохимические 122,170
- внутривидовые 136,210,211
- межвидовые 136,205,210,219

Г

Гейтогенез 295,303,**305**

Гипотеза

- абиотической регуляции численности популяции 159,213
- абиссальных сгущений жизни 167,331
- альфа-, бета- и гамма-разнообразия 44,161,235
- биогеоценоза 162,254
- биотической регуляции 167,333
- биоценологической регуляции численности популяции 37,159,213
- Геи 45,167,332,333
- Геомериды 37,167,331

- градиентов видов и сообществ 163,266
- дифференцированной специализации полов 157,185
- индивидуалистическая 32,163,265
- климакс-мозаики 165,309
- компенсации (замещения) экологических факторов 35,156,173
- консортивных связей 162,254
- константности 167,334
- краевого (экотонного) эффекта 161,237
- Красной Королевы 166,319
- лимитирования численности популяций 157,186
- моноклимакса 165,308
- незаменимости фундаментальных факторов 39,156,173
- Николсона 39,157,185
- о представлении видов в форме совокупности особей-популяций 158,198
- обеднения разнородного животного вещества в островных его сгущениях 158,198
- обусловленности эволюции сукцессией 166,320
- однаправленности потока энергии 167,334
- пищевой корреляции 166,318
- поведенческой регуляции численности популяции 159,213
- подвижного равновесия 165,309
- поликлимакса 165,308
- равновесия 156,174
- равных затрат 157,185
- различных типов эколого-ценотических стратегий (ЭЦС) популяций 157,187
- "распределения риска" 157,186
- саморегуляции популяций 157,187
- сообществ-единиц 163,266
- стационарная 166,320
- циклического перенаселения 158,198
- экологического дублирования 155,160, 226
- экосистемы 162,253
- Гильдия **253**
- Гологенез 295,303,**305**
- Градиент комплексный **171**

Д

Демэкология 9,180,195,205

З

Закон(ы)

афоризмы Коммонера 206,247,257,312
вертикальной зональности 164,292
гомологических рядов сообществ 163,
280

Дансеро 165,312

конгруэнтного притяжения 159,218
конкуренции Лотки-Вольтерра 36,159,
216

критических величин фактора 156,176
максимизации размера целостной стаи
158,201

максимума плотности упаковки видов
сообщества в данной среде 160,228

(методы) классификации 163,272

(методы) координации 163,283

(методы) ординации 44,163,266

минимума Либиха 26,152,156,174-177

ограниченного роста 157,193

оптимальной компонентной дополни-
тельности 162,258

основной биологической (см. принцип
единства организм-среда)

пирамиды

чисел 37,167,342

биомасс 167,342

продуктивности 38,40,167,342

разнообразия Жаккара 161,241

системогенетический 165,311

системы "хищник-жертва" Вольтерра
19,36,159,216

стабильности возрастной структуры
157,193

сукцессионного замедления 165,311

толерантности 32,156,174

торможения развития 167,343

К

Климакс 31,295,**306**

Комменсализм 210

Конкуренция 205

Консорция 41,253-257

Континуум 260-265

биоценотический 264

временной 264

синтаксономический 264

топографический 264

Концепция

биологического (экологического) разно-
образия 161,235

биосферы 167,331

климакса 165,306

континуума 32,163,265

минимального размера популяций 158,
197

периодической географической зональ-
ности 42,164,290

сетчатой эволюции сообществ 166,317

совокупного действия факторов 156,172

(теория) естественного отбора 159,212

устойчивости популяций 157,184

экологической ниши 160,224

экосистемы 87,162,250

Козволюция 129,356

М

Местообитание 23,**169**

Модель(и)

билокальная популяционная 157,202
вероятностная

Буля 156,177

наступления катаклизмов 165,314

градиентного анализа 36,44,164,292

имитационные глобальных процессов в
биосфере 167,344

(индексы) разнообразия 161,244

информационная с учетом агрегирова-
ния среды 158,201

"карусели" 196

колоколовидного распределения вида
вдоль градиента среды 163,285

конкуренции 36,159,216

(кривая) "число видов / площадь" 161,
242

круговорота веществ в биосфере 167,
343

логистического роста Ферхюльста-

Пирла 26,157,192

Лундегарда-Полетаева 156,176

(методы) статистического анализа
взаимоотношений популяций 159,
219

многомерной (фундаментальной) ниши
160,229

нейтральные модели (нуль-гипотезы) 158,203
обобщенная Колмогорова 159,219
ограниченного роста популяции 157,191
познавательная
 диатропическая 56
 механическая 56
 нулевая (религиозная) 55
 статистическая 56
 схоластическая 56
размещения популяций 158,203
распределения значимости видов 161,245
роста популяции Лесли 20,157,193
с запаздыванием 157,193
системы "хищник-жертва" 159,216,217
сообщества с горизонтальной структурой 159,219
сукцессий (C-S модели) 165,312
Тома и Джерри 166,321
эволюции 166,321
экспоненциального роста Мальтуса 24,157,191
Мутуализм 210

Н

Напряженность биологического поля **110**,115
Нейтрализм 206
Ниша экологическая 29,**222,223**,245,246
 многомерная (фундаментальная) 42,224
 пространственная 35,224
 реализованная 42,224
 трофическая 37,224
Ноосфера 37,**41,356,357**

О

Объяснение
 дедуктивное 98
 индуктивное 98

П

Паразитизм 207
Подход системный **83**
Поле
 биологическое (сигнальное) 108,**109**
 биоценотическое 110,**111**
 групповое 110,**111**

индивидуальное 110,**111**
коадаптивного комплекса экологически близких видов 110,**111**
общее 110,**111**
информационное 107,112
Популяция 6,31,45,**180,181**
Постулат
 видового обеднения 161,247
 воздействия факторов 156,177
 максимума биогенной энергии 167,349
 "нулевого" максимума 165,314
 объединения видов по жизненным формам 163,285
 относительной независимости адаптации 163,285
Правило(а)
 Бейеринка 167,349
 биологического усиления 156,178
 биоценотическое 159,221
 взаимоприспособленности 162,259
 викариата 164,294
 внутренней непротиворечивости 162,259
 географического оптимума 160,232
 Дарлингтона (связи размеров острова с числом видов) 161,248
 Де Кандоля-Уоллеса 161,248
 десяти процентов 40,167,349
 кооперации хищников 159,221
 Крогеруса о доминировании видов в экстремальных условиях 161,248
 минимума видов Ремане 161,248
 Монора об условиях представления рода одним видом 161,248
 неоднозначного действия 156,178
 обязательности заполнения экологических ниш 160,231
 одного процента 167,349
 оптимизации 165,314
 островного измельчения 158,204
 оттеснения реликтов 166,321
 предварения Вальтера-Алехина 33,164,293
 стимулирующего действия температуры на организмы 156,178
 "трех третей" 167,351
 тропического давления 166,321
 Хатчинсона 160,232
 "AGE AND AREA" 166,321
Принцип(ы)
 агрегации особей Олли 158,199

биогеохимические Вернадского 167, 341,342
биоценотические 161,241
внезапного усиления патогенности 159, 213
единства организм-среда (основной биологический закон) 28,162,257
иерархической организации (интегративных уровней) 92-94
конкурентного исключения Гаузе 39, 152,159,214,**215**
контринтуитивного поведения Форрестера 94
Ле Шаталье-Брауна 167,335
лимитирующих факторов Либиха - Шелфорда 156,174,175
максимизации энергии 167,335
минимаксного построения моделей 96
множественности моделей Налимова 94-95
"мозаичности возобновления" лесных сообществ (GAP-парадигма) 164,290
неравновесной динамики Пригожина-Онсагера 167,336,338
несовместимости Заде 94,217
осуществимости Флейшмана 95
"плотной упаковки" экологических ниш 160,227
природной зональности 164,290
Реди 339
рекуррентного объяснения 96
(система) биомов 167,339
сосуществования 159,215
сукцессионного замещения 165,310
усложняющегося поведения систем 86, 200
устойчивого развития 366-370
формирования законов 96
эволюционно-экологической необратимости 166,321
экологической корреляции 162,257
экспоненциального роста численности популяций в благоприятной и неограниченной стационарной среде 157, 188
Природопользование 42,352
Прогнозирование
дедуктивное 98
индуктивное 98
Продукция чистая первичная **104**

Протокооперация 210

P

Развитие устойчивое 48,352,**354-357**
Разнообразие биологическое 233-235
альфа-, бета- и гамма-разнообразие **235,236,237**
Редукционизм 100,101,260
аутэкологический 15

C

Сингенез 295,303,**304**
Синузия 35,**252**
Синэкология 9,31,32
Система **84,85**
сложная 85,**87**
Сообщество **38,88,89**
Социоэкология **12**
Сукцессия 34,**210,295,302,307**
автогенная 295,303
аллогенная 295,303

T

Теорема фундаментальная естественного отбора (Фишера) 159,221
Теория естественно-научная 97
Токсикология **119**
Токсинология **119**

У

Уравнение(я)
динамики популяций и сообществ 165, 314
обобщенные роста 157,193
(пропорция) Рэдфилда 167,351
роста с немонотонной кривой 157,193
(формула) Ивлева 159,220

Ф

Фактор
абиотический **169**
косвенный 169
прямой 169
биотический **169**
биоценогенный 169

экологический **169**
антропогенный 169
ведущий 169
второстепенный 169
лимитирующий 169
природный 169

Флуктуации 34,**301**

Формы жизненные 31,286,287

Х

Хищничество 208

Холистизм 100,101,260

Ц

Ценопопуляция 42,**180**

Ценом **253**

Ценоячейка **252**

Цепь трофическая 22

детритная 129

пастбищная 123

Э

Эволюция сообществ 295,**316**

Экология 3,**4-12,15,27,28,29,51,53**

системная 17,43,83

теоретическая 150

факториальная 15,169

химическая (биохимическая) **117,118**

Экосистема 6,9,10,39,88,**89,91,250,253,257**

Экотон **240,241**

Энвйронментология 12,13

Эндозоогенез 295,303,**304**

Этнотоксинология 145

Эффект Ремане (см. правило минимума видов)

Указатель имен (выделены страницы, на которых приведены фотографии)

А

Абатуров Б.Д. 305
Абросов Н.С. 8,170,176,215,221,319,320
Абышев С.В. 14
Авицена (Avicenne) 63
Агесс П. (Aguesse P.) 6
Адамс Ч. (Adams C.) 33
Ажгихин И.С. 134
Акимова Т.А. (см. Моисеенкова Т.А.)
Александров В.В. 47
Александрова В.Д. 104,261,262,265,275
Алексеев В.В. 100
Алексей Михайлович 352
Алехин В.В. 33,152,154,173,231,289,293,
298,308
Алещенко Г.М. 249,337
Алимов А.Ф. 233
Алиса (лит.герой; Alice) 319
Аллен Т. (Allen T.) 47
Алпатов В.В. 69
Анаксимандр (Anaximandros) 18
Анаксимен (Anaximénès) 18
Андерсен К. (Andersen C.) 45
Андерсон Р. (Anderson R.) 46
Андреварта Х. (Anderwartha H.) 186
Антипин Н.А. 42
Аристотель (Aristotélès) 19,63
Арманд А.Д. 102,104,105
Арманд Д.Л. 351
Арместо Д. (Armesto J.) 53
Арнольд Д. (Arnold G.) 97
Артамонов В.И. 178
Ауробиндо Гхош 55
Ащепкова Л.Я. 95
Аяд М. (Ayyad M.) 243

Б

Базилевич Н.И. 43,104,334
Базыкин А.Д. 214,219,221
Баландин Р.К. 356
Балтенсвейлер В. (Baltensweiler W.) 198
Баранов П.А. 67
Барбье М. (Barbier M.) 57,117,120,133,134,
136,250
Бари А.де (Bary A.de) 29
Баркер Р. (Barker R.) 253
Бар-Хиллел И. (Bar-Hillel I.) 105
Батлер К. (Butler C.) 137

Бауле Б. (Baule B.) 32,172
Бауэр Э.С. 349
Бауэрс У. (Bowers W.) 128
Баха-Улла 55
Бачинский Г.А. 10,12
Бей-Биенко Г.Я. 33
Бейдеман И.Н. 298
Бейеринк М. (Beyerinck M.) 167,349
Бекетов А.Н. 30,61,67,260
Беклемишев В.Н. 6,29,37,41,43,45,53,77,
254,332
Бельшев Б.Ф. 248
Берг Л.С. 40,289
Бергхаус Г. (Berghaus H.) 26
Бердж Э. (Birge E.) 34
Бердяев Н.А. 352
Беркхолдер П. (Burkholder P.) 41,205
Бернулли Я. (Bernoulli J.) 192
Бернштейн Н.А. 87
Берроуз Х. (Berrows H.) 35
Бехренс В. (Behrens W.) 346
Бигон М. (Begon M.) 16,48,72,180,203,204,
222,229,253,259,311,313,318,319
Бирч Л. (Birch L.) 186,206
Бичер В. (Beecher W.) 40
Блайт Э. (Blyth E.) 212
Богданов М.Н. 29
Боголюбов А.Г. 8,176,206,214,215,221,319,
320
Боденхеймер Ф. (Bodenheimer F.) 183
Боджерт К. (Bogert C.) 173
Бойль Р. (Boyle R.) 21
Болотов А.Т. 23
Большаков В.Н. 11
Бонне Ш. (Bonnet C.) 23
Борзенков В.Г. 100
Бородин И.П. 33,34,353,372
Бородин О.В. 300,301
Борозин М.Л. 73
Боткин Д. (Botkin J.) 312,347
Боуксин Д. (Bouxin G.) 243
Бравэ О. (Bravais O.) 276
Бражникова М.Г. 69
Браун Д. (Braun J.) 236
Браун К. (Braun K.) 167,322,335,343
Браун-Бланке Ж. (Braun-Blanquet J.) 33,76,
85,101,183,275,283,315

- Брей Б (Bray B.) 267
 Брем А. (Brehm A.) 28
 Брилюэн Л. (Brillouin L.) 245
 Бритов В.А. 207
 Брундтланд Г.Х. (Brundtland G.) 48,354,
373
 Брусиловский П.М. 91,95,218,314
 Брылинский М. (Brylinsky M.) 315
 Брэдфилд Д. (Bradfield G.) 243
 Будыко М.И. 42,46,289,290
 Бузука П.Ф. 353
 Букварева Е.Н. 249,337
 Буль Д. (Boole G.) 156,177
 Бур П. (Boer P.) 187
 Бурдах К. (Burdach K.) 25
 Бурдин Г.Е. 42,352
 Бутенандт А. (Butenandt A.) 127
 Бутлеров А.М. 61
 Быков Б.А. 48,152,154,222,232,275,347
 Былова А.М. 8,48
 Быховский Б.Е. 42
 Бэкон Ф. (Bacon F.) 21,376
 Бэр К.М.фон 4,26,27
 Бюргесс Э. (Bürgess T.) 35
 Бюффон Ж.де (Buffon G.de) 23,188
- В**
-
- Вавилов Н.И. 35,281,352
 Вага А. (Vaga A.) 65
 Вагнер М. (Wagner M.) 258,294
 Вайнберг В. (Weinberg V.) 154
 Вайнер Д. (Weiner D.) 48
 Валто Н. (Waltho N.) 52
 Вальтер Г. (Walter H.) 7,33,34,170,244,293,
 308,339,340
 Ван Вален Л. (Van Valen L.) 320
 Ван Дайн Г. (Van Dyne G.) 99
 Ван-дер-Маарел Э. (Maarel van der E.) 196,
 202,275
 Ван дер Пэйл Л. (Van der Pijl L.) 129
 Варминг Е. (Warming E.) 30,31,64,286
 Варрон М. (Varro M.) 20
 Василевич В.И. 83,84,150,173,198,211,219,
 220,223,244,253,260,275,276,278,280,304,
 316
 Васко де Гама (da Gama V.) 21
 Вассоевич Н.Б. 328
 Вей К.-Ю. (Wei K.-Y.) 320
 Вейнберг В. (Weinberg W.) 154
 Вергер М. (Werger M.) 243
 Вернадский В.И. 25,36,40,41,50,52-54,58,
 61,**63**,151,167,191,258,324,328,330,331,
 334,341,342,347-349,352,353,356,357,375
 Вигерт Р. (Wiegert R.) 251
 Викторов Г.А. 185
 Виленкин Б.Я. 88,97,99
 Виллис Д. (Willis J.) 321
 Вилльденов К. (Willdenow C.) 24
 Вильямс В.Р. 39,173
 Вильямс К. (Williams C.) 241,245
 Вильямс К. (Williams K.) 128
 Винберг Г.Г. 38,**80**
 Винклер Р. (Winkler R.) 104
 Виноградский С.Н. 28,30
 Виравайдия М. (Veravidiya M.) 360
 Вит К. (Wit C.de) 97
 Витт Д. (Witt D.) 243
 Войткевич Г.В. 103
 Вологдин А.Г. 325
 Волькенштейн М.В. 100
 Вольтерра В. (Volterra V.) 17,19,36,52,**62**,
 69,96,152,214,216-219
 Воробейчик Е.А. 120
 Воронов Г.А. 73,102,283
 Вронский В.А. 11,103
 Выгодская Н.Н. 236
 Высоцкий Г.Н. 33,68,289
 Вэйд Д. (Waide J.) 47
 Вэйленте-Бенуа А. (Vailente-Benuet A.) 210
- Г**
-
- Габор Д. (Gabor D.) 346
 Гаймингем К. (Gimingham C.) 260
 Гайни К. (Gini C.) 245
 Гайэрайни О. (Giarini O.) 347
 Галактионов Ю.К. 95
 Галицкий В.В. 90,91
 Галли Р. (Galli R.) 346
 Гаман Г. (Haman G.) 279
 Гамс Х. (Gams H.) 35,252
 Гаузе Г.Ф. 39,**69**,150,152,154,214,215,218,
 376
 Гегель Г. (Hegel G.) 94
 Гедель К. (Gödel K.) 120
 Гей-Люссак Ж. (Gay-Lussac J.) 58
 Гейтс Д. (Gates D.) 103
 Геккель Э. (Haeckel E.) 4,9,11,15,28,29,**60**,
 224
 Гексли Т. (Huxley T.) 28,29,**372**
 Гелашвили Д.Б. 120,134,139,145,148
 Гензен В. (Hensen V.) 30
 Геодакян В.А. 150,185,186
 Георгиевский А.Б. 87
 Гераклит (Hêrákleitos Ephésios) 18
 Герасименко Г.Г. 243

Гердер И.Г. (Herder I.G.) 24
Гессе Р. (Hesse R.) 36
Гея (миф.мать-земля; Gáia) 167
Гибсон А. (Gibson A.) 236
Гилпин М. (Gilpin M.) 212,217,218
Гильдерман Ю.И. 176
Гильманов Т.Г. 7,47,83,99,150,253
Гиляров М.С. 7,41,42
Гиляров А.М. 9,14,15,17,27,49,63,69,72,94,
174,177,180,185-188,191,194,198,206,
213,215,216,224,229-231,235,261
Гиннесс П. (Guinness P.) 174
Гиппократ (Hippokrátês) 19
Гиросов Э.В. 48,355
Гленсдорф П. (Glansdorff P.) 322
Глизон Г. (Gleason H.) 17,32,54,245,260,
265,301
Глинка К.Д. 40
Глинский Б.А. 97
Глогер К. (Gloger K.) 26
Глотов Н.В. 45
Глушков В.М. 102
Голдсмит Ф. (Goldsmith F.) 243
Голли Ф. (Golley F.) 103,104
Голуб В.Б. 14,236,306
Гомейтэм Д. (Gomatam J.) 217,218
Гомер (Hómêros) 18,134
Гомпертц Б. (Gomperz B.) 191,192
Гор А. (Gore A.) 10
Горелов А.А. 12,337
Горстко А.Б. 95
Горчаковский П.Л. 15,85
Горшков В.Г. 82,332-334,336,349,350
Горышина Т.К. 298,299
Горюнова С.В. 134
Гоч Х. (Gauch H.) 275
Грайм Д. (Grime J.) 46,188,189,205
Грасси Д. (Grassi J.) 25
Графф Л. (Graff L.) 208
Грейг-Смит П. (Greig-Smith P.) 43,198
Григорьев А.А. 42,289,290
Гризебах А. (Grisebach A.) 28
Гринелл Д. (Grinnell J.) 17,35,42,224
Гриффитс М. (Griffiths M.) 253
Гродзинский А.М. 10,107,170
Гроф С. (Grof S.) 54,55
Груздев В.В. 95
Грюммер Г. (Grümmer H.) 170
Гудол Д. (Goodall D.) 98,276,278
Гукер Д. (Hooker J.) 212
Гульдин А.Н. 200
Гуляев П.И. 107

Гумбольдт А. (Humboldt A.) 25,26,74,289,
290,324
Гумилев Л.Н. 46,324
Гуно М. (Goinochet M.) 260
Гурин И.С. 134

Д

Давид Ж.-Л. (David J.-L.) 57
Дажо Р. (Dajoz R.) 6,174,177,190,198,216,
250
Дайс Л. (Dice L.) 198,277
Дакшини К. (Dakshini K.) 285
Дали С. (Dali S.) 55
Данилов-Данильян В.И. 12,355
Д'Анкона У. (d'Ancona U.) 62
Дансеро П. (Dansereau P.) 65,165,306,311,
312
Дантес Э. (лит., граф Монте-Кристо;
E.Dantes) 174
Дарвин Ч. (Darwin C.) 4,21,26-28,59,60,74,
151,155,177,188,191,193,212,224,258,287,
321,322
Дарвин Э. (Darwin E.) 24,209
Дарлингтон Ф. (Darlington P.) 161,248,249,
321
Де Ангелис Д. (DeAngelis D.) 47
Дедю И.И. 14,49,82,150,152-155,168,173,
176-178,180,186,192,193,197-199,213,
221,223,226,232,241,248,253,265,266,285,
287,290,292-294,308,309,312,314,347,349
Дейвис Д. (Davis D.) 213
Де Кандоль А. (De Candolle A.) 27,161,248,
289,321
Декарт Р. (Descartes R.) 54
Демина Н.С. 134
Демокрит (Dê mókritos) 19
Демоль Р. (Demoll R.) 36
Дерэм У. (Derham V.) 22
Джеймс Ф. (James F.) 226
Джексон Д. (Jackson J.) 198
Дженсен Д. (Jansen D.) 125
Джерри (мульт.герой; Jerry) 166,320,321
Джефферс Д. (Jeffers J.) 83
Джиллер П. (Giller P.) 47,222,224,226,227,
229,231,232
Джонсон Р. (Johnson R.) 224
Джордан Д. (Jordan D.) 294
Диадорфи Д. (Deardorfi D.) 243
Диамонд Д. (Diamond J.) 46,232
Димо Н.А. 31
Диэрсен К. (Dierssen K.) 283
Догель В.А. 37,41,77

Докучаев В.В. 29,31,40,61,67,289,290
Долло Л. (Dollo L.) 322,376
Домбровский Ю.А. 95,202,242
Дорфман Я.Г. 96
Дохман-Гармиза Г. 195
Дре Ф. (Dreux P.) 6
Дроздов А.В. 102,104
Дрост Ж. (Drost J.) 198
Дылис Н.В. 88,275
Дыренков С.А. 279
Дювиньо П. (Duvigneaud P.) 103

Е

Евклид (Eukléidēs) 277,279
Евланов И.А. 207,208,333
Еленкин А.А. 68,309,310
Елизаров А.В. 14
Есаков В.А. 61
Ефимов В.М. 95
Ефремов И.А. 357

Ж

Жаккар П. (Jaccard P.) 17,31,161,241,278,
279
Жариков В.В. 299
Жерихин В.В. 322,323
Жигальский О.А. 95
Жмур С.И. 329
Жоффруа Сент-Илер И. (Geoffroy Saint-
Hilaire I.) 27,75
Жужиков Д.П. 321
Журбицкий Н.Г. 107

З

Забелин И.М. 8,351
Заболоцкий Н.А. 191,209,356
Заде Л. (Zadeh L.) 94,188
Залыгин С.П. 10,355,374
Зенкевич Л.А. 35
Зернов С.А. 29,39
Зимбалева Л.Н. 257,315
Зинченко Т.Д. 14,272,273
Злобин Ю.А. 181,183,210,285
Зотин А.А. 366
Зуев В.Ф. 24
Зюсс Э. (Suess E.) 29,75,324

И

Ибн Сина А.А.Х. (см. Авицена)
Иванилов Ю.П. 193
Иванов А.В. 328
Иванов Н.Н. 289

Ивахненко А.Г. 95,99
Ивлев В.С. 159,206,220,221
Иглер Ф. (Egler F.) 260
Израэль Ю.А. 95,354
Ильинский А.П. 310
Ильичев В.Д. 10
Индикоплов К. (Indikopléustēs Kosmá) 20
Иоганзен Б.Г. 5,257,258
Иогансен В. (Johannsen W.) 31
Ионеско Э. (Ionesco E.) 55
Ипатов В.С. 252,253,261,262,275,302,304,
305
Исаченко А.Г. 289

К

Каан (Kahane E.) 57
Каверзнев А.А. 23
Каверин А.В. 14
Казаков Б.Е. 186
Кайра Т. (Kira T.) 311
Кальвин М. (Calvin M.) 212,233,325
Камшилов М.М. 174,325,328,357,376
Камю А. (Camus A.) 55
Карлсон П. (Karlson P.) 127,136
Карманова И.В. 193
Карнап Р. (Carnap R.) 105
Карпов В.Г. 223
Карр Д. (Karr J.) 226
Капра Ф. (Capra F.) 54,55
Каулес Г. (Cowles H.) 31,310,311
Кафанов А.И. 321
Кафар-Заде Л. 170
Кафка Ф. (Kafka F.) 55
Кашапов Р.Ш. 243,268,292
Кашкаров Д.Н. 4,5,38,39,66,336
Кекес С. (Ceckes S.) 362
Келлер Б.А. 4,31-33,38,39,66
Кеннет Д. (Kennett J.) 320
Кернер Э. (Kerner E.) 311
Кеппен В.П. 31
Кертис Д. (Curtis J.) 260,266,267
Кетлэ А. (Quetelet A.) 26,192
Кимура М. (Kimura M.) 221
Кинг А. (King A.) 346
Кингслэнд С. (Kingsland S.) 180
Кирикова Л.А. 252,253,261,262,275,302,
304,305
Киршенблат Я.Д. 122
Китчел Д. (Kitchell J.) 320
Кихнер О. (Kirchner O.) 31
Клайберн В. (Clibern V.) 306
Кларк Д. (Clarke G.) 5,42

Клементс Ф (Clements F.) 4,34,40,**65**,196,
206,260,308,309,312,339
Клэфем В. (Clapham W.) 226
Книпович Н.М. 324
Ковда В.А. 341
Коди М. (Cody M.) 46
Кожевников Г.А. 31,33,353,**372**
Козицкая В.Н. 134
Коласа Д. (Kolasa D.) 49,51-53
Колмогоров А.Н. 159,219
Коломыйц Э.Г. 240,241
Колумб Х. (лат. Columbus C.) 21,330
Колумбо В. (Colombo V.) 346
Коль М. (Kohl M.) 182
Кольквитц Р. (Kolkwitz R.) 31
Комаров В.Л. 4,68
Коммонер Б. (Commoner B.) 20,206,247,
257,312,353,**373**
Конан-Дойль А. (Conan Doyle A.) 260
Кондратьев К.Я. 336,355
Коннел Д. (Connell J.) 44,46,72,216,312,313
Коновалов С.М. 47
Кононов К.Е. 280,298
Корбет А. (Corbet A.) 241,245
Коржинский С.И. 67,275
Коровин Е.П. 66
Коропчевский Д.А. 292,324
Коротков В.Н. 290
Корчагин А.А. 251,257
Косидовский З. (Kosidowski Z.) 149
Костина Н.В. 14
Костицын В.А. 39,347
Котари Д. (Kothari D.) 168
Котельников В.А. 104
Котов С.Ф. 220
Коттем Д. (Cottam G.) 267
Коуплэнд Р. (Coupland R.) 65
Кравченко Л.В. 134
Крапивин В.Ф. 47,91,181,184,344,347
Краснов А.Н. 275
Краснощеков Г.П. 14,208,334,335,355,363,
367
Крашенинников С.П. 3,23
Кребс Ч. (Crebs C.) 8,11,187
Крестин С.В. 134,241
Криволицкий Д.А. 289-291
Кристиан Д. (Christian J.) 114,213
Кришнамурти Д. (Krishnamurti J.) 55
Крогерус Р. (Krogerus R.) 161,241,248
Круть И.В. 8,351
Крылов Ю.М. 179,208
Кубо И. (Kubo I.) 127

Кузеванова Е.Н. 95
Кузнецов В.И. 152
Кузнецов Г.В. 296
Куклин Л.В. 235
Кулагин Ю.З. 87,98
Кульчинский С. (Kulczynski S.) 279
Кун Т. (Kuhn T.) 51,53,54
Куражсковский Ю.Н. 42,352
Куркин К.А. 83,92,206
Кэди П. (Keddy P.) 49,52
Кэнтлон Д. (Cantlon J.) 260
Кэрролл Л. (Carroll L.) 319
Кэрсон Р. (Carson R.) 353,**373**
Кэфний П. (Caffney P.) 224

Л

Лавлок Д. (Lovelock J.) 45,**80**,332,333
Лавренко Е.М. 67,88
Лавуазье А.Л. (Lavoisier A.L.) 24,28,**57**,
250
Лагранж Ж. (Lagrange J.) 184
Лайель Ч. (Lyell C.) 25
Лайкинс Г. (Likens G.) 102
Ламарк Ж.Б.П. (Lamarck J.) 21,25
Лаплас П. (Laplas P.) 338,339
Лапо В.И. 63,190,324,328-331,342,349
Ласло Э. (Laszlo E.) 346,347
Лау Д. (Law J.) 122
Лебедев А.М. 300
Лебедев Н.К. 324,325
Левенгук А.ван (Loeuwenhoek A.van) 22
Левин М.Л. 38
Левин Р. (Levin R.) 320,321
Левин С. (Levin S.) 51
Левинс Р. (Levins R.) 219,230,231
Левич А.П. 107,244
Легасов В.А. 354
Лейбниц Г. (Leibniz G.) 22
Лейкарт Р. (Leuckart R.) 26,29
Лексин Ю. 88,97,99
Лемешев М.Я. 324,355
Ленобль Ф. (Lenoble F.) 32,260
Леонардо да Винчи (Leonardo da Vinci) 21,63
Леонардо из Пизы (см. Фибоначи)
Леонов Л.М. 355
Леополд О. (Leopold O.) 39,41
Лепехин И.И. 4,23
Леруа Э. (Le Roy E.) 37,324
Лесли П. (Lesley P.) 20,157,193
Ле Шаталье А. (Le Chatelier A.) 167,322,
335,343
Ли Д. (Lee J.) 243

Либих Ю. (Liebig J.) 26,**58**,150,152,172,
174-177,229,230,258,310
Лиёпа И.Я. 191
Линдеман Р. (Lindeman R.) 38,40,**78**,349
Линней К. (Linné C.) 21,23,74,188
Линстов О. (Linstov O.) 208
Липпмаа Т. (Lippmaa T.) 35
Лит Е. (Lieth E.) 104,217,218
Лит Х. (Lieth H.) 260
Личков Б.Л. 357
Логачев Е.Д. 257,258
Логофет Д.О. 46,91,176,188,191,193,219,
222,228,231,314
Ломоносов М.В. 23,63
Лоренц И. (Lorenz J.) 28
Лосев К.С. 355
Лотка А. (Lotka A.) 17,36,52,69,77,96,152,
193,216,335
Лукашевич Я. (Lukaszewicz J.) 280
Лукин А.В. 335
Лукнер М. (Luckner M.) 122
Лундегард (Lundegardh H.) 176
Лысенко Т.Д. 195-197,258
Лысенко Т.М. 306
Лэж Д. (Lack J.) 185
Любищенко В.Н. 4
Любищев А.А. 100,101,151
Люшер М. (Lüscher M.) 136
Ляпунов А.А. 83,102,104
Ляпунов А.М. 184

М

Магеллан Ф. (исп. Magallanes F.) 21
Мазинг В.В. 15,41,71,**82**,224,253-255,274
Майнард Смит Д. (Maynard Smith J.) 206,
320
Мак-Артур Р. (MacArthur R.) 42,44,46,47
51,**72**,184,187,188,216,223,227,229-231,
242,245-247
Макеев В.Б. 107
Макгилхрист К. (McGilchrist C.) 220
Макинтош Р. (McIntosh R.) 48,49,51,54,**80**,
83,224,245,267,280
Мак-Лиод Д. (MacLeod J.) 30,187,188
Мак-Люлич Д. (MacLulich D.) 216
Максвелл Д. (Maxwell J.) 54
Макфедьен Э. (MacFadyen A.) 3,6
Малер Г. (Mahler G.) 55
Малышев Л.И. 236,279
Мальтус Т. (Malthus T.) 24,74,188,191
Мальцев В.И. 255,257
Манн К. (Mann K.) 315

Маргалёф Р. (Margalef R.) 6,11,41,49,64,
79,87,120,217,245,311,314,315,320,321,
339,349,351
Маргулис Л. (Margulis L.) 45,**80**,332,333
Маркман Г.С. 202
Марков К.К. 103
Маркс К. (Marx K.) 357
Марсон М. (Marsson M.) 31
Марш Д. (Marsh G.) 28,29
Маршак С.Я. 343
Массо Э. (Massart E.) 292
Матвеев Н.М. 170
Мебиус К. (Möbius K.) 17,28,29,75,259
Медоуз Доннела (Meadows D.L.) **81**,346,347
Медоуз Деннис (Meadows D.H.) **81**,346,347
Межжерин В.А. 58
Мезьер А.В. 324
Мей Р. (May R.) 46,47,53,328
Мейен С.В. 56,100,274,283,321
Менделеев Д.И. 61,154,281
Менцель Х. (Menzel H.) 21
Меншуткин В.В. 95
Месарович М. (Mesarovič M.) 346,347
Месяцев И.И. 35
Мечников И.И. 29
Миддендорф А.Ф. 28,59
Миллер Т. (Miller T.) 49,358
Милне Б. (Milne B.) 49,52
Мильков Ф.М. 289
Миркин Б.М. 8,10,14,15,30,49-51,54,68,**82**,
83,90,91,101,135,150,154,155,183,186-
188,190,193,196,198,199,203,211,216,220,
222,224,229,242-244,252,253,261-268,
272,274-276,278-280,283,286,292,293,295,
301-304,306,308,312,314-318,324
Митчерлих Э. (Mitscherlich E.) 32,172,230
Михайловский Г.Е. 218,219,337,339
Мичинер К. (Michener C.) 279
Мозговой Д.П. 3,12,15,83,110,113,116,324,
352
Моисеев Н.Н. 8,47,347,353-356,**374**
Моисеевкова (Акимова) Т.А. 334,344
Молиш Г. (Molisch H.) 39,135,170
Монк К. (Monk C.) 260
Монор А. (Monar A.) 161,248
Монтбрайл Т.де (Montbrail T.de) 346
Морал Р. (Moral R.) 243
Морозов Г.Ф. 32,33,67,259
Морран Ш. (Morrant C.) 26
Мотомура И. (Motomura I.) 246,247
Муцсолини Б. (Mussolini B.) 62
Мэгарран Э. (Magurran A.) 244

Мэйлитжа М. (Malitza M.) 347
Мэтью П. (Matthew P.) 212

Н

Найколс Д. (Nichols G.) 34
Наканиши К. (Nakanishi K.) 127
Налимов В.В. 54,55,94,152
Наумов Н.П. 5,6,43,79,86,108,109,111,112,
114
Наумова Л.Г. 10,49,50,83,171,183,188,189,
196,198,203,223,224,233,234,236,264,267,
274,285,286,295,298,302,303,311,316
Небел Б. (Nebel B.) 49
Негри Г. (Negri G.) 32,260
Неронов В.М. 248
Николсон А. (Nicholson A.) 39,157,185
Никольский Г.В. 177,258
Нихолс Г. (Nichols G.) 308
Новиков Г.А. 7,59,60,241
Ной-Меир И. (Noy-Meir I.) 97,98
Номоконова В.И. 299
Норин Б.Н. 150,252,261
Носкова О.Л.
Ньютон И. (Newton I.) 54,97,155,335

О

Овчинников Ю.А. 146
Одум В.Е. (Odum W.E.) 70
Одум Г.В. (Odum H.W.) 70
Одум Г.Т. (Odum H.T.) 70,154,334,335
Одум Е.П. (Odum E.P.) 6
Одум Э.С. (Odum E.S.) 70
Одум Ю.П. (Odum E.P.) 6,14,13,34,45,58,
60,66,69,70,83,87,89-91,100,103,104,150,
173-175,178,181-183,188,196,198-200,
205,210,213,215,216,222,224,226,229,237,
240,241,250,251,286,302,307,308,310,311,
317,325,328,332-335,339,340,342-347,
349,350,357
Озенда (Ozenda) 207
Оккам У. (Ockham W.) 96
Олли В. (Allee W.) 5,38,150,193,197,199,
200,202,210
Оллен Т. (Allen T.) 49,52
О'Нейл Р. (O'Neill R.) 47
Онипченко В.Г. 14
Онищенко Л.И. 270
Онсагер Л. (Onsager L.) 167,336,338
Опарин А.И. 328
Орлов Б.Н. 120,134,139
Орлоци Л. (Orloci L.) 243,267
Остроумов С.А. 117,120,126,130-133,135,

138

Оуэнс Д. (Owens D.) 251
Охаи А. (Ochiai A.) 279
Ошо (Osho) 55

П

Павийяр И. (Pavillard I.) 183
Павловский Е.Н. 39,139
Пайк Д. (Pyke D.) 253
Пайк Ф. (Pike F.) 336
Пайментел Д. (Pimentel J.) 213
Паллас П.С. 4,23
Парк О. (Park O.) 38
Парк Р. (Park R.) 35
Парк Т. (Park T.) 38,178,206
Пастер Л. (Pasteur L.) 28,57,250
Паттен Б. (Patten B.) 226
Паутова В.Н. 299
Пачоский И.К. 34-37,76,275,298
Пейве Я.В. 42
Пенев Л.Д. 236
Пестель Э. (Pestel E.) 346,347
Петерсен К. (Petersen K.) 32
Петерсон К. (Peterson C.) 153,174
Петр I “Великий” 352
Петровский В.В. 42,180
Печчеи А. (Peccei A.) 44,345,347
Пианка Э. (Pianka E.) 30,46,72,174,188,
222,224,226
Пивничкова М. (Pivničkova M.) 243
Пикет С. (Pickett S.) 53
Пилу Э. (Pielou E.) 45,97,203,244,276
Пинкертон Р. (Pinkerton R.) 154,335
Пирл Р. (Pearl R.) 26,77,192,193
Пирсон К. (Pearson K.) 271
Пифагор (Pythagóras) 269
Платон (Plátôn) 19
Плиний Старший К. (Plinius C.) 20,135
Погребняк П.С. 275
Полетаев И.А. 176
Попченко В.И. 179,296,297
Поувэл Т. (Powell T.) 53
Престон Ф. (Preston F.) 246,247
Пригожин И. (Prigogine I.) 167,202,322,
336,338,339
Пришвин М.М. 205
Прокруст (миф.герой) 10
Прохорова З.А. 173
Пуанкаре А. (Poincaré A.) 274
Пузаченко Ю.Г. 104,109
Пфедфер В. (Pfeffer W.) 30,250
Пэнтл Р. (Pantell R.) 97

Пястолова О.А. 113

Р

Работнов Т.А. 4,15,30,34,36,41,68,78,88,89,
104,107,135,136,170,171,183,187,190,196,
206,207,209,220,252,256,257,266,285,295,
301

Радкевич В.А. 7

Разумовский С.М. 65,308,312

Райков Б.Е. 59

Райс Э. (Rice E.) 107,135,170

Ракитов А.И. 98,99

Раковицэ Э. (Racovitza E.) 31

Раменский Л.Г. 5,17,30,32,36,40-42,54,68,
152,188,189,254,260,262,264-266,283,
285,286,288

Рамсей В. (Ramsay V.) 45

Рао К. (Raо С.) 279

Рассел П. (Russell P.) 279

Раункиер К. (Raunkiaer C.) 31,286,287

Раутиан А.С. 322,323

Ревелль П. (Revelle P.) 48

Ревелль Ч. (Revelle C.) 48

Реджнье Ф. (Regnier F.) 122

Реди Ф. (Redi F.) 21,339

Редингиус Я. (Reddingius J.) 187

Рей Д. (Ray J.) 21

Рейвен П. (Raven P.) 233

Реймерс Н.Ф. 9,10,13,49,50,73,150,152-155,
168,172,184,197,199,204,209,215,216,222,
227,231,232,247,248,257-259,290,294,
311,314,318,321,334,335,343,344,347,349,
352,376

Реклю Э. (Reclus E.) 29,75,248,292,293,318,
324,325

Ремане А. (Remane A.) 161,241,248

Реммерт Г. (Remmert H.) 314

Реомюр Р. (Réaumur R.) 22

Рид Л. (Reed L.) 26,192

Риклефс Р. (Ricklefs R.) 7,88,89,302,303,
339,340,342,344

Ричардс П. (Richards P.) 193

Робинс Р. (Robbins R.) 260

Ровоам (евр. Rôvoám) 149

Рогачев А.И. 300

Родин Л.Е. 43,104,344

Родионов А.И. 8

Розанов А.Ю. 329

Розенберг Г.С. 3,8,12,15,49,51,70,71,83,91,
92,95,97,113,116,134,152,177,191,193,
198-200,203,216,218,225,226,234,241-
243,264-268,272,275,276,279,280,292,

293,314,324,334,335,352,354,355,363,367,
370,371

Розенталь Д. (Rosenthal G.) 117,122,123,
125,127,129

Розенцвейг М. (Rosenzweig M.) 320

Ролло К. (Rollo C.) 51-53

Романова Е.А. 211

Романовский Ю.М. 338

Роут Р. (Root R.) 72,225,253

Рощевский Ю.К. 200,201

Рубакин Н.А. 324

Рукелшос Д. (Ruckelschaus J.) 354

Рулье К.Ф. 26,27,59,60,250,257,258

Рупрехт Ф.И. 28

Руцкой А.В. 50

Рэдфилд А. (Redfield A.) 167,351

Рэндерс Д. (Randers J.) 346

Рюбель Э. (Rübel E.) 35,173,231,252

Рябинина З.Н. 85

С

Сабина К. (Sabina C.) 285

Савина Е.Н. 173

Сагдеев Р.З. 354

Сагитов С.Н. 243

Самарский А.А. 94

Самойлов Ю.И. 253,286

Самуэльсон Г. (Samuelsson G.) 260

Сапегин Л.М. 270

Сахаров А.Д. 351

Свентицкий И.И. 102

Свиричев Ю.М. 46,47,81,91,176,184,188,
191,193,202,217,219,221,222,228,231,314,
348

Свифт Д. (Swift J.) 342

Северцов А.Н. 38,44

Северцов Н.А. 26,27,59

Северцов С.А. 40,218

Сейлигман Н. (Seligman N.) 99

Селье Г. (Selye H.) 114

Семенов Тян-Шанский В.П. 353

Семенов Тян-Шанский П.П. 32

Семенова Н. 51

Семкин Б.И. 279

Сенека Л. (Seneca L.) 20

Серебряков И.Г. 287

Сеченов И.М. 28,257,258

Симак С.В. 11,95,180,181,223

Симберлоф Д. (Simberloff D.) 16,47,51

Симпсон Б. (Simpson B.) 318

Симпсон Э. (Simpson E.) 245

Сиренко Л.А. 134

Скалецкая Е.И. 53
Скоу Й. (Schouw J.) 25
Скрябин К.И. 36
Скулкин В.С. 104
Слама К. (Slama K.) 128
Слейтер Р. (Slatyer R.) 312,313
Слэк Н. (Slack N.) 243
Смелянский И.Э. 51,269,312
Смирнов В.И. 353
Смирнов В.С. 204
Смит Ф. (Smith F.) 185
Снит П. (Sneath P.) 45,279
Сноу Ч. (Snow C.) 70
Соболев Л.Н. 42
Соколов В.Е. 10,42,44,83,233,234,296,324,
354
Соколов С.Я. 67
Сокэл Р. (Sokal R.) 45,278,279
Солбриг О. (Solbrig O.) 318
Солженицын А.И. 367
Соломеш А.И. 280,281,283
Соломон (евр. Selômô) 149
Сочава В.Б. 43,46,275
Спенсер Г. (Spencer H.) 29,260,310
Спирмен Ч. (Spearmen C.) 271,277
Стадницкий Г.В. 8
Станчинский В.В. 38,40,66,78,349,352
Старостин Б.А. 91,356
Старр Т. (Starr T.) 47
Стебаев И.В. 10,286,338,339,344
Стейгер де Дж.Э. 14
Стенгерс И. (Stengers I.) 336
Стенсет Н. (Stenseth N.) 320
Стил Д. (Steele J.) 350
Стоун Ф. (Stone F.) 213
Страбон В. (Strabon W.) 20
Стрингер П. (Stringer P.) 243
Стронг М. (Strong M.) 353,373
Струнин Д.Д. 324
Стьюдент (псевд. Госсет У.; Student; Gos-
set W.) 267
Сукачев В.Н. 4,32,34,40,67,68,90,195-197,
211,220,252,254,262,275,283,312,316,352
Сулей М. (Soule M.) 184,197,212
Сьерсенсен Т. (Sørensen T.) 78,153,269,278,
279,292
Сэлт Г. (Salt G.) 91

Т

Такемото Т. (Takemoto T.) 127
Танг М. (Tanghe M.) 103
Танфильев Г.И. 30,67,260,298

Тарко А.М. 47
Таунсенд К. (Townsend C.) 48
Тацит П. (Tacitus P.) 134
Тейлор У. (Taylor W.) 58
Тейяр де Шарден П. (Teilhard de Chardin P.)
37,324,357
Телитченко М.М. 118,120,126,130-133,135,
138
Темброк Д. (Tembrok G.) 114,115
Тенсли А. (Tansley A.) 34,39,64,250,253,
308,309
Теофраст (Theóphrastos) 20
Терентьев П.В. 280
Тернер Б. (Turner B.) 46
Тертуллиан К. (Tertullianus Q.) 20
Тильман Д. (Tilman D.) 47,171,205,223
Тимирязев К.А. 4
Тимонин А.К. 261
Тимофеев-Ресовский Н.В. 45,90,221
Тинберген Я. (Tinbergen J.) 346,347
Тинеман А. (Thienemann A.) 36,241
Титлянова А.А. 102,104
Тишлер В. (Tischler W.) 41,58,177
Толстой А.К. 59
Том (мульт.герой; Tom) 166,320,321
Томазелли Р. (Tomaselli R.) 260
Тонгуэй Д. (Tongway D.) 210
Торо Г. (Thoreau H.) 27,372
Трамбле А. (Trembley A.) 22
Трапезников В.К. 173
Трасс Х.Х. 17,68,195,252,287,308,310
Тревиранус Г. (Treviranus G.) 25
Тролля К. (Troll K.) 40
Трусов Ю.П. 8
Турнефор Ж.де (Tournefort J.de) 22,289
Тутельян В.А. 134
Тэйлор Л. (Taylor L.) 46
Тюрюканов А.Н. 90
Тютюнов Ю.В. 242

У

Уайтхед А. (Whitehead A.) 168
Уатт А. (Watt A.) 290
Уатт К. (Watt K.) 193
Уваров Б.П. 198
Уемов А.И. 84
Ужамецкая Е.А. 283
Уивер В. (Weaver W.) 236,244,245
Уивер Д. (Weaver J.) 196
Уилсон Э. (Wilson E.) 44,72,187,188,242
Уини-Эдвардс В. (Wynne-Edwards V.) 318

Уиттекер Р. (Whittaker R.) 6,30,34,44,46,
51,71,88,102,107,120-122,133,150,181,
184,186,188,193,198,216,222,225,228,232,
233,235-237,244-246,251,253,260,266,
267,275,285-287,295,296,298,302,308,
309,314,316,317,339,340,342,344
Уитфорд Г. (Whitford H.) 31,310
Унгер Ф. (Unger F.) 26,30
Уолкер Б. (Walker B.) 249
Уоллес А. (Wallace A.) 17,27,29,161,188,
212,248,321
Уранов А.А. 41,183,253
Урманцев Ю.А. 84
Урсул А.Д. 355
Усманов И.Ю. 14,135,183
Уткин А.И. 102
Ушер М. (Usher M.) 46,193
Уэбстер Н. (Webster N.) 6,11
Уэллс В. (Wells W.) 212

Ф

Фабр Ж.-А. (Fabre J.-A.) 137
Фабри К.Э. 116
Фалес (Thalès) 18
Фалинский Я. (Falinski J.) 279,280
Фегри К. (Faegri K.) 129
Федоров В.Д. 7,47,72,83,99,150,170,180,
181,244,253
Федоров Н.Ф. 352
Фейнман Р. (Feynman R.) 100
Фекете Г. (Fekete G.) 225
Фентон Д. (Fenton G.) 286
Феоктистов В.Ф. 14,236
Феофраст (см. Теофраст)
Ферсман А.Е. 63
Ферхюльст П. (Verhulst P.) 26,192,193
Фибоначи (Fibonacci) 20,180
Филипченко А.А. 39,208
Фини П. (Feeny P.) 120-122,133
Фишер Р. (Fisher R.) 36,185,221,241,245,
267
Флао Ш. (Flahault C.) 30,32
Флейшман Б.С. 81,83,86,91,92,95-97,107,
177,181,184,200
Флорек К. (Florek K.) 280
Флоренский К.П. 356
Флоркин М. (Florkin M.) 122
Форбс С. (Forbes S.) 30,34
Форель Ф. (Forel F.) 30
Формозов А.Н. 42,352
Форрестер Д. (Forrester J.) 81,94,312,345,
346

Фуукюль Б. (Foucault B.) 280
Фредгольм Э. (Fredholm E.) 62
Фредрикссон А. (Fredrickson A.) 170
Фрей Т.Э.-А. 104,279
Френкель Г. (Fraenkel G.) 122
Фридерикс К. (Friedericks K.) 4,37,213
Фриз Д.де (Vries D.de) 42
Фрисман Е.Я. 53
Фролов И.Т. 354

Х

Хайлов К.М. 170
Ханин М.А. 96
Хансен Х. (Hansen H.) 36,266
Харборн Д. (Harborne J.) 126,170
Харди Г. (Hardy H.) 154
Хардинг В. (Harding V.) 27
Харитонов А.Ю. 248
Харман Г. (Harman H.) 271
Харпер Д. (Harper J.) 41,45,46,48,180,196,
208
Хаскин В.В. 344
Хатчинсон Д. (Hutchinson J.) 17,38,42,43,
46,72,79,160,204,215,224,229,230,232
Хилл М. (Hill M.) 245
Хильми Г.Ф. 198
Хлебников В.В. 55
Хоекстра Т. (Hoekstra T.) 52
Ходжес (Hodgess) 329
Хойзингер К. (Heusinger K.) 25
Холлинг К. (Holling C.) 184,220
Холодковский Н.А. 209
Хорн Г. (Horn H.) 46
Хотеллинг Г. (Hotelling H.) 271
Хофман А. (Hoffman A.) 320
Хохряков А.П. 341
Хундт Р. (Hundt R.) 42
Хэврулушун Б. (Hawrylushyn B.) 346
Хэдсон У. (Hudson W.) 31
Хэйрстон Н. (Hairston N.) 213
Хэмел Г. (Hammel H.) 173
Хэнски И. (Hanski I.) 264
Хэрдин Г. (Hardin G.) 353
Хэскел Э. (Haskell E.) 205
Хэслоп-Харрисон Д. (Heslop-Harrison J.) 209
Хэссел М. (Hassell M.) 46
Хэстингс А. (Hastings A.) 53
Хэтт Д. (Hett J.) 191

Ц

Цаценкин И.А. 42
Цвелев Н.Н. 321

Циммерман Э. (Zimmermann E.) 23
Циолковский К.Э. 352
Цыганов Д.Н. 42

Ч

Чайковский Ю.В. 55,56
Чебышев П.Л. 61
Чекановский И. (Czekanovski I.) 278
Чепмен Р. (Chapman R.) 37,113
Чернов Ю.И. 63,233,236,237,241,248,289,
290,321
Чернова Н.М. 8,48
Черномырдин В.С. 50
Чесноков В.С. 175
Четвериков С.С. 31,146,198
Чижиков О.Н. 42
Читти Д. (Chitty J.) 187

Ш

Шалимов А.И. 9
Шарма М. (Sharma M.) 210
Шатуновский М.И. 233,234
Шварц С.С. 7,43,45,79,113,170,180,181,
187,195,233,323
Шелфорд В. (Shelford V.) 32,40,58,65,76,
150,174,175,178,206,229,230,258
Шенброт Г.И. 222,224,228,230
Шенер Т. (Schoener T.) 230
Шенников А.П. 252,304
Шеннон К. (Shannon C.) 86,105,236,244,
245
Шеффер М. (Scheffer M.) 53
Шигин А.А. 207
Шидеи Т. (Shidei T.) 311
Шилов И.А. 8,46,108,113,114,187,332
Шимкевич В.М. 4
Шимпер А. (Schimper A.) 31
Широков А.И. 287
Шитиков В.К. 272
Шмальгаузен И.И. 212,323
Шмард Л. (Schmarda L.) 27

Шмидт К. (Schmidt K.) 38
Шмидт-Ниельсен К. (Schmidt-Nielsen K.)
117

Шнитке А.Г. 55
Шоу Б. (Shaw B.) 354
Шрейдер Ю.А. 104,274
Шререр К. (Schröter K.) 31,32
Шубин А. 11
Шугарт Г. (Shugart H.) 191
Шульман С.С. 207,208,328,333

Э

Эванс Ф. (Evans F.) 253
Эверсман Э.А. 26
Эдвардс В. (Edwards W.) 25
Эдмонд Д. (Edmond J.) 331
Эйген М. (Eigen M.) 104
Эйнштейн А. (Einstein A.) 100
Экман С. (Ekman S.) 32
Элленберг Г. (Ellenberg H.) 42,244
Элмэндьяр М. (Elmandjra M.) 347
Элтон Ч. (Elton C.) 17,37,42,76,224,342
Эмерсон А. (Emerson A.) 38
Эмпедокл (Empedoklès) 18
Энгельс Ф. (Engels F.) 352
Энубле Г. (Anuble G.) 226
Эпиметей (миф.герой, брат Прометея) 19
Эрлих П. (Erlich P.) 249,353,372
Эрлих Э. (Erlich A.) 249
Эшби У. (Ashby W.) 99,102,155,322
Эшура Э. (Ezcurra E.) 210

Ю

Юрцев Б.А. 83

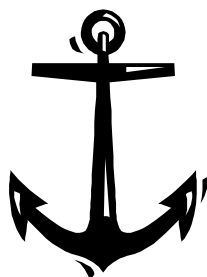
Я

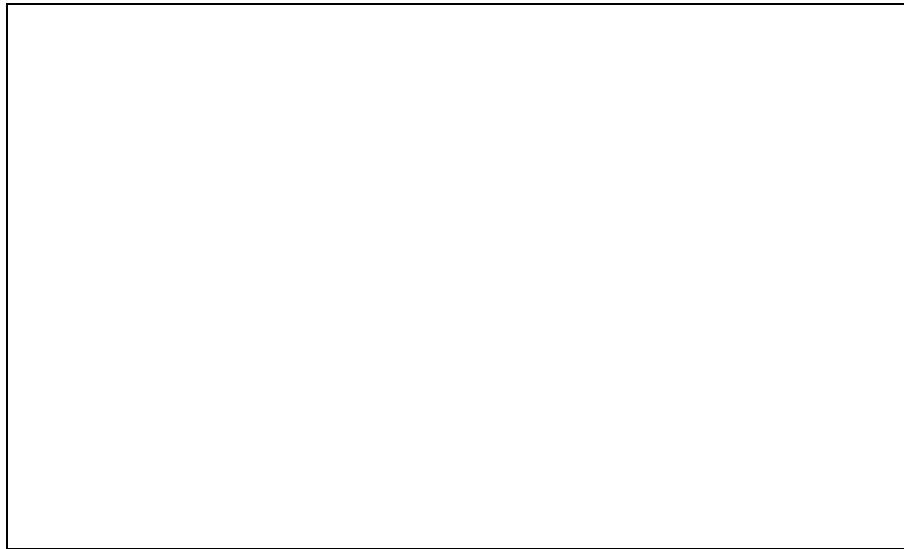
Яблоков А.В. 45,48,50,73,178,179,355,374
Якоби В.Э. 300
Яншин А.Л. 50,63,175,355,374
Ярослав “Мудрый” 352
Ятрас Д. (Yatras D.) 362

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
1. ПЕРИОДИЗАЦИЯ ЭКОЛОГИИ	14
1.1. КАЛЕНДАРЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ СОБЫТИЙ	14
1.2. СМЕНА ПАРАДИГМ В ЭКОЛОГИИ	50
1.3. "ПОРТРЕТНАЯ ГАЛЛЕРЕЯ"	56
2. СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ	83
2.1. ЧТО ТАКОЕ "СИСТЕМА"?	84
2.2. ЧТО ТАКОЕ "СЛОЖНАЯ СИСТЕМА"?	85
2.3. ОСНОВНОЙ ОБЪЕКТ ЭКОЛОГИИ	87
2.4. ПРОСТЫЕ И СЛОЖНЫЕ СВОЙСТВА ЭКОСИСТЕМ	91
2.5. ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ СИСТЕМОЛОГИИ	92
2.6. ОБЪЯСНЕНИЕ И ПРОГНОЗИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ	97
2.7. О РЕДУКЦИОНИЗМЕ И ХОЛИСТИЗМЕ В ЭКОЛОГИИ	100
3. ВЕЩЕСТВЕННЫЕ, ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ И ИНФОРМАЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЭКОСИСТЕМАХ	102
3.1. ЭЛЕМЕНТЫ БИОЭНЕРГЕТИКИ ЭКОСИСТЕМ	102
3.2. ИНФОРМАЦИЯ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ	105
3.3. ИНФОРМАЦИОННЫЕ ПОЛЯ ЖИВОТНЫХ	107
3.4. ХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ	117
3.4.1. ПРЕДМЕТНАЯ ОБЛАСТЬ	117
3.4.2. ТЕРМИНОЛОГИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ	119
3.4.3. ХЕМОРЕГУЛЯТОРЫ ПАСТБИЩНОЙ ТРОФИЧЕСКОЙ ЦЕПИ	123
3.4.3.1. Фитотоксины	123
3.4.3.2. Фагодетерренты	125
3.4.3.3. Пищевые аттрактанты	126
3.4.3.4. Хеморегуляторы онтогенеза и плодовитости фитофагов	127
3.4.3.5. Коэволюция растений и фитофагов	129
3.4.4. ХЕМОРЕГУЛЯТОРЫ ДЕТРИТНОЙ ТРОФИЧЕСКОЙ ЦЕПИ	129
3.4.4.1. Хеморегуляторы взаимодействия грибов и растений	131
3.4.4.2. Хеморегуляторы взаимодействий низших растений и животных	133
3.4.5. ХЕМОРЕГУЛЯТОРЫ АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКИХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ	135
3.4.6. ХЕМОРЕГУЛЯТОРЫ ВНУТРИ- И МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ У ЖИВОТНЫХ	136
3.4.6.1. Феромоны	136
3.4.6.2. Зоотоксины как алломоны	139
3.4.7. ЭЛЕМЕНТЫ ЭТНОТОКСИНОЛОГИИ	145

4. СИСТЕМА КОНЦЕПЦИЙ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ	150
4.1. НЕКОТОРЫЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ	151
4.2. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ПОНЯТИЙ	152
4.3. СТРУКТУРА "ЯДРА ТЕОРИИ" (СИСТЕМА КОНЦЕПЦИЙ)	155
5. КОММЕНТАРИЙ ОСНОВНЫХ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ КОНСТРУКЦИЙ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ	169
5.1. ФАКТОРИАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ	169
5.2. ДЕМЭКОЛОГИЯ. ДИНАМИКА	180
5.3. ДЕМЭКОЛОГИЯ. СТРУКТУРА	195
5.4. ДЕМЭКОЛОГИЯ. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ПОПУЛЯЦИЙ	205
5.5. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ	222
5.6. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ	233
5.7. ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ (СИНЭКОЛОГИЯ)	250
5.8. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ (ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ, КОНТИНУУМ)	260
5.9. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ (ЧАСТНЫЕ, ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТ)	289
5.10. ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ (СУКЦЕССИИ, КЛИМАКС)	295
5.11. ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ (ЭВОЛЮЦИЯ)	316
5.12. ЭКОЛОГИЯ БИОСФЕРЫ (ЭНЕРГЕТИКА, ПРОДУКТИВНОСТЬ)	324
6. КОНЦЕПЦИЯ "УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ"	352
6.1. К ИСТОРИИ ОХРАНЫ ПРИРОДЫ	352
6.2. НООСФЕРА И УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ	356
6.3. ШАГИ В НАПРАВЛЕНИИ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ	358
6.4. ПРИНЦИПЫ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ	366
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	375
Список рекомендуемой литературы	377
Предметный указатель	379
Указатель имен	384





Д.П.Мозговой

Заведующий кафедрой зоологии, общей генетики и экологии Самарского государственного университета, кандидат биологических наук, доцент. Автор более 100 научных работ и 5 монографий.

Г.С.Розенберг

Директор Института экологии Волжского бассейна РАН, доктор биологических наук, профессор. Автор более 350 научных работ, в том числе более 30 монографий и брошюр.

Д.Б.Гелашвили

Заведующий кафедрой экологии Нижегородского государственного университета им.Н.И.Лобачевского, доктор биологических наук, профессор. Автор более 100 научных работ и 2 монографий.

***Розенберг Геннадий Самуилович
Мозговой Джон Поликарпович
Гелашвили Давид Бежанович***

**ЭКОЛОГИЯ. ЭЛЕМЕНТЫ
ТЕОРЕТИЧЕСКИХ КОНСТРУКЦИЙ
СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ
(Учебное пособие)**

Редактор *О.Л.Носкова*
Компьютерная верстка *Г.С.Розенберга*

Издательство Самарского научного центра РАН
Лицензия на издательскую деятельность ЛР № 040910 от 10.08.1998 г.
Подписано в печать с оригинал-макета 01.04.1999 г.
Формат 84x108/32 Печать офсетная. Усл.печ.л. 34,9
Тираж 1000 экз. Заказ № 55.
Отпечатано в Институте экологии Волжского бассейна РАН,
445003, Самарская обл., г.Тольятти, ул.Комзина, 10