

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

ИНСТИТУТ
ИСТОРИИ
ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ
И ТЕХНИКИ



СОВЕТСКАЯ
НАУКА
И ТЕХНИКА
ЗА 50 ЛЕТ

1917
1967

РАЗВИТИЕ
БИОЛОГИИ
В СССР

ИЗДАТЕЛЬСТВО

«НАУКА»

МОСКВА

1 9 6 7

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

академик

Б. Е. БЫХОВСКИЙ
(главный редактор),

академик

А. Н. БЕЛОЗЕРСКИЙ,

доктор биологических наук

Л. Я. БЛЯХЕР,

академик

Н. П. ДУБИНИН,

академик

А. Л. КУРСАНОВ,

доктор биологических наук

С. Р. МИКУЛИНСКИЙ
(заместитель главного редактора),

член-корреспондент АН СССР

Е. Н. МИШУСТИН,

член-корреспондент АН УССР

И. М. ПОЛЯКОВ,

академик

В. Н. СУКАЧЕВ ,

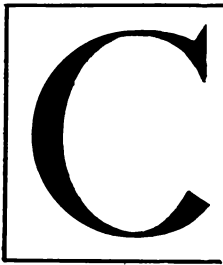
член-корреспондент АН СССР

Ал. А. ФЕДОРОВ,

академик

В. Н. ЧЕРНИГОВСКИЙ

ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ



строгого и общепринятого определения экологии как самостоятельной науки не существует. Это связано в значительной мере с тем, что широкое внедрение экологического подхода в практику других биологических наук с неизбежностью привело к известному сближению их задач с задачами экологии.

Тем не менее специфичность собственно экологической проблематики и методологии несомненно, хотя точное определение этой специфичности встречает известные затруднения. Необходимая основа для такого определения уже создана, и это нам представляется одним из наиболее существенных достижений экологии. Поэтому будет правильнее рассмотреть складывающееся сейчас определение экологии как вывод из ознакомления с историей новейшего периода развития экологии в СССР.

Какую бы конкретную форму ни принимало определение науки «экология животных», ее основа остается неизменной. Экология занимается исследованием законов, управляющих жизнью животных в естественной среде обитания. Проследить историю экологии — это значит проследить историю поисков пути к наиболее полному изучению проблемы «организм и среда», проследить совершенствование методов изучения организма в окружающей его среде. Естественно, что конкретные аспекты этой обширной проблемы могут быть весьма различными.

Экологический подход к исследованию в той или иной степени характерен для любых современных би-

ологических дисциплин, а многие из них с полным правом могут быть названы экологическими. Такова, например, гидробиология, которая в своей основе есть, собственно, экология водных организмов. В этой главе рассматривается история экологии наземных позвоночных животных, а материалы, касающиеся водных позвоночных и беспозвоночных, приводятся лишь в том случае, если они необходимы для анализа общих путей становления современного экологического мышления, современной экологической проблематики. Специальные вопросы экологии различных групп животных отражены в других главах настоящей книги.

Экологические исследования велись задолго до появления самого слова «экология», впервые введенного в науку Э. Геккелем в 1866 г. К началу рассматриваемого нами периода русская экология достигла довольно высокого развития, которое может быть охарактеризовано следующим образом.

1. В результате фаунистического обследования необъятной и чрезвычайно разнообразной в физико-географическом отношении территории России, энергично проводившегося в XVIII—XIX вв. многими талантливыми исследователями, были получены ценные сведения, касающиеся образа жизни важнейших видов в разной среде обитания. Этот период в истории экологии может быть назван периодом первоначального накопления фактов. Для развития экологии он имел исключительное значение, так как знание образа жизни вида является исходной точкой любых экологических исследований. С другой стороны, эти работы привели к ясному пониманию зависимости всех проявлений жизнедеятельности животного от условий внешней среды.

2. Русские биологи сформулировали важнейшие положения теоретической экологии и ее основные методические принципы. Здесь достаточно упомянуть о трудах К. Ф. Рулье, впервые не только в русской, но и в мировой литературе ясно показавшего значение изучения животных в естественной среде их обитания, в сообществе с другими организмами (биоценологический принцип современных ученых), и фактически сформулировавшего идею о популяции (своеобразие животных одной общины)¹. Идеи Рулье нашли развитие в работах Н. А. Северцова, наполнившего конкретным содержанием важнейшее положение своего учителя о зависимости состава фауны от особенностей среды и об отношениях животных в сообществах.

3. В конце XIX и в начале XX вв. была проведена большая серия исследований, фактическое содержание которых сводится к применению экологических принципов при разработке практических проблем в области охотничьего хозяйства и борьбы с вредителями (М. Н. Богданов, Л. П. Сабанеев, А. А. Силантьев, Н. А. Смирнов, Б. М. Житков, Г. Г. Доппельмайр и др.).

Таким образом, русская экология еще до революции достигла довольно высокого уровня, накопила много конкретных фактов, сформулировала ряд важных теоретических идей и приобрела первый опыт в применении этих идей на практике. Именно поэтому открывшиеся после

¹ Подробнее о трудах Рулье см. в работах С. Р. Миклулинского, Г. А. Новикова и Н. П. Наумова.

революции возможности могли быть полноценно и почти немедленно использованы для плодотворного развития экологических исследований.

Начало советского этапа в развитии экологии характеризуется интенсивным развитием фаунистических исследований, результаты которых имели большое экологическое значение. Вместе с тем пристальное внимание уделялось изучению экологии отдельных наиболее важных для человека видов. Типичными для таких исследований были экспедиции с четкой практической направленностью — изучение естественных производительных сил страны.

Таковы экспедиции по изучению важнейших промыслово-охотничьих видов в Якутии и в других районах Восточной Сибири. Исследования этого типа имели большое значение — они дали ценные сведения о распространении изучаемых видов, их размножении, линьке, фенологии. Они помогли добиться заметного повышения численности ряда видов и достичь существенных успехов в акклиматизации некоторых хозяйственно ценных животных. Однако экспедиционные исследования, не подкрепленные систематическими и длительными наблюдениями на стационарных базах по определенной программе, страдали известной ограниченностью. Они не могли дать вполне объективной и всесторонней экологической картины. В центре внимания исследователя стояли отдельные виды, а не экологические связи различных видов, и их работы носили главным образом аутэкологический характер.

Преодоление ограниченности экспедиционного метода в экологии стало возможно лишь в результате планового развития науки, с организацией стационаров различных типов и специализированных учреждений (институты и станции противоэпидемической службы, станции защиты растений, охотоведческие опорные пункты и т. п.).

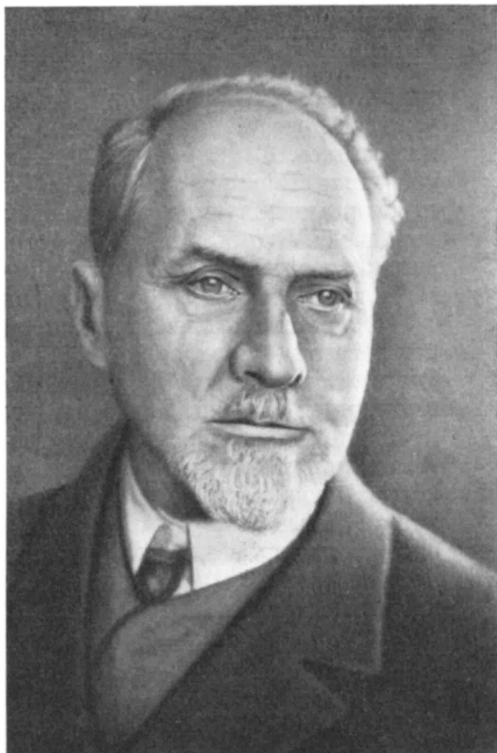
Новый цикл экологических исследований, начавшийся почти сразу же после установления Советской власти, строится на работе заповедников. Вскоре после революции был подписан декрет об охране природы, провозгласивший охрану природы делом государственного значения. В 1919 г. организуется Астраханский заповедник, в 1920 г. — Ильменский, в 1927 г. — Азово-Сивашский. Всего за первые 15 лет Советской власти было организовано 25 заповедников, которые с самого начала стали развиваться как комплексные учреждения (впрочем, в большинстве из них доминировало зоологическое направление) — комплексность исследований определялась самой обстановкой заповедников. Первыми серьезными биоценологическими исследованиями наша наука обязана заповедникам и стационарам. В заповедниках были созданы условия для круглогодичных исследований и монографического описания важнейших видов.

Сопоставление результатов исследований экспедиционного типа с данными стационарных исследований помогло понять как экологические особенности отдельных видов, так и место каждого вида в природных комплексах — биоценозах. Однако подлинно глубокое познание этого явления требовало всестороннего изучения непосредственных связей между отдельными видами. Эта важнейшая теоретическая задача была успешно решена в связи с конкретными практическими проблемами.

В гидробиологии она была решена несколько раньше, чем в экологии наземных животных.

В экологии наземных животных связь аутоэкологических исследований с биоценологическими была впервые осуществлена на высоком теоретическом уровне в связи с необходимостью изучения путей миграции возбудителей трансмиссивных заболеваний в природных очагах. В 1928 г. началась большая серия экспедиций под общим руководством Е. Н. Павловского, которые содействовали глубокому пониманию экологических связей между отдельными видами и группами животных. Результаты этих работ привели не только к созданию экологической, по существу, теории природной очаговости трансмиссивных заболеваний, но и к установлению важных закономерностей, касающихся структуры биоценоза. Сформулированные при этом общие идеи проникли в собственно биоценологические исследования и подняли их на новый, более высокий уровень.

И хотя экспериментальных исследований было еще очень немного (И. Д. Стрельников, Г. Ф. Гаузе, Н. И. Калабухов, В. С. Ивлев, С. В. Миропольский и др.), и в области биоценологии они не были даже начаты, а понятие о популяции оставалось, пожалуй, столь же смутным, как на заре экологии, все же к середине 30-х годов был накоплен богатый и разнообразный материал для разработки теоретических проблем экологии. Среди этих ученых надо назвать В. В. Станчинского, А. В. Мартынова, Д. Н. Кашкарова, В. Н. Беклемишева, С. А. Северцова, Б. К. Фенюка, К. В. Арнольди, И. В. Кожанчикова, С. Д. Муравейского, Н. И. Калабухова, Б. М. Житкова и др.



ДАНИИЛ НИКОЛАЕВИЧ
КАШКАРОВ

1878 — 1941

Зоолог. Эколог. Организатор обширных исследований фауны и экологии наземных позвоночных Средней Азии. Автор первых сводок и пособий в СССР по экологии диких и домашних животных, психологии животных, жизни пустынь. Сыграл важную роль в развитии советской экологии и пропаганде ее идей и методов.

Разработка теоретических проблем экологии выпала на долю Д. Н. Кашкарова. В 1933 г. он опубликовал книгу «Среда и сообщество», которую можно рассматривать как конспект будущей экологии животных. Тогда же он разработал курс экологии и читал его в Ленинградском университете, а в 1938 г. вышло первое издание его «Основ экологии животных». С 1934 по 1938 г. под редакцией Кашкарова издавались сборники «Вопросы экологии и биоценологии», в которых русские экологи впервые получили возможность помещать статьи монографического характера. Это был период быстрого развития экологии. В ведущем советском зоологическом издании — «Зоологическом журнале» — более 60% статей посвящалось тогда экологическим вопросам.

Несмотря на неизбежные в условиях того времени ошибки (из них важнейшая — пропаганда формального подхода к изучению и описанию биоценозов), работы Кашкарова сыграли исключительно важную роль в истории экологии. Кашкаров четко определил место экологии в системе биологических наук, наметил основные пути развития экологии (в том числе экологии домашних животных и экспериментальной экологии), впервые указал на значение экологического подхода для развития смежных с экологией наук, особенно систематики. В этой связи надо особо отметить его статью «Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки?» (1939). Из сказанного понятно, почему многие советские экологи с гордостью называют себя учениками Д. Н. Кашкарова.

В период деятельности Кашкарова особое развитие получают исследования, которые можно назвать аналитическими. Чтобы понять систему «среда — организм» как сложную целостность (конечная цель экологии), надо научиться исследовать основные элементы целого на столь же высоком теоретическом и методическом уровне, на каком физиолог изучает отдельные функции организма, хорошо понимая его целостность.

Узкая специализация никогда не заходила в экологии так далеко, как в физиологии, биохимии или систематике. Однако уже в то время разделение экологии на синэкологию (биоценологию) и аутоэкологию вытекало не из одних лишь теоретических соображений, а в определенной мере отражало и сложившуюся специализацию внутри экологии.

На первых этапах своего развития биоценологические исследования были, естественно, весьма односторонними. Несмотря на то, что всеми серьезными исследователями биоценоз рассматривался как принципиально неделимое целое и возникшие в то время термины «зооценоз», «фитоценоз», «орнитоценоз», «энтомоценоз» и т. п. в громадном большинстве случаев применялись лишь для удобства, можно утверждать, что пути комплексного исследования биоценоза к тому времени еще не были найдены. Экологи понимали, что биотические и абиотические компоненты включаются в понятие биоценоза как две стороны одного явления, как это вытекает из учения В. И. Вернадского о биосфере, но одно дело признать правильность этого тезиса, а другое — научиться исследовать реальные биоценозы как единое целое. Энергетический подход к изучению биоценозов не был еще теоретически обоснован, не было и серьезных попыток понять конкретную биогеохимическую роль биоценозов разных типов. Изучалась определенная группа животных в биоценозе,

а не биоценоз в целом. Естественно, однако, что в исследованиях подобного типа особое значение придавалось среде обитания отдельных групп и видов. Именно поэтому указанные исследования подготовили почву для дальнейшего прогресса в изучении конкретных биоценозов и для развития теории биоценологии.

Можно, пожалуй, сказать, что в те годы изучению «среды» (особенно ее абиотических компонентов) уделяли больше внимания, чем изучению самого животного. Для многих экспедиций того времени характерно, что они были превосходно экипированы для изучения климата и почвы, но не имели даже простейшего оборудования для изучения реакций животных на изменение климатических и эдафических (почвенных) факторов. Немало времени прошло, прежде чем стала ясна необходимость изучения этих реакций, а техника исследований достигла уровня, допускающего их изучение в природных условиях. Таким образом, новый этап экологических исследований явился результатом параллельного развития полевых и экспериментальных работ.

Исследования первого направления обобщены в книге Г. А. Новикова (первое издание, 1949), суммировавшей все, что было сделано в русской полевой экологии до конца 40-х годов (приведенная в книге библиография с полным основанием может быть названа для своего времени исчерпывающей). Книга Новикова дает хорошее представление об уровне и основных направлениях экологии рассматриваемого периода, она познакомила экологов других стран с обширной советской литературой (это отмечалось иностранными критиками), и ее опубликование стимулировало дальнейшее развитие экологии в СССР и некоторых зарубежных странах (Новиков, 1959).

Исследования второго направления начались с изучения реакций животных на изменение отдельных факторов внешней среды. В этом плане особое значение имели работы Н. И. Калабухова на позвоночных и И. В. Кожанчикова на насекомых (о работах последнего см. раздел «Энтомология»). Калабухов уже в конце 30-х годов начал систематическое изучение реакций животных на изменение температуры, влажности, освещенности и других внешних факторов. Общие закономерности реакций животных на изменение условий существования были изучены настолько полно, что возникла реальная возможность использовать полученные данные для анализа наблюдающихся в природе явлений. Этому в значительной степени способствовало и развитие физиологических исследований четкой экологической направленности (школа экологической физиологии А. Д. Слонима, которым составлена обширная сводка литературы по этому вопросу).

Несмотря на известное сходство в теоретической и методической направленности работ обеих названных школ, между ними есть существенное различие. Калабухов и его многочисленные последователи исходят от объекта (цель: изучить биологические особенности конкретной, экологически своеобразной формы), Слоним и его сотрудники исходят от фактора (цель: на максимально разнообразном материале изучить действие определенного фактора среды). Совокупность этих исследований и привела в конечном итоге к ясному пониманию закономерностей действия внешних условий на организм животных. Теоретический итог

был подведен Н. И. Калабуховым в статье «Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации» (1946). Выдвинутая в этой статье идея, четко сформулированная в заглавии, оказалась очень важной для развития экологии, так как она предлагала объективный критерий степени приспособленности вида к конкретным условиям среды. В дальнейшем этот критерий уточнялся и совершенствовался.

В первые годы Советской власти промысловое дело, защита растений, здравоохранение удовлетворялись общими сведениями об образе жизни того или иного вида, но уже очень скоро прогресс в этих областях потребовал более точных знаний экологии ведущих форм и установления основных закономерностей, управляющих проявлением экологических особенностей животных при изменении условий среды. Решение этой задачи хорошо прослеживается на примере изучения экологии грызунов. Многочисленные работы были посвящены изучению деталей экологических особенностей ряда видов в разных условиях среды. В теоретическом плане особенно важным оказалось установление некоторых общих закономерностей и определение основных понятий. Исследование таких явлений и закономерностей, как географическая изменчивость экологических особенностей животных, динамика топографической и возрастной структуры поселений в связи с динамикой численности и т. п., в Советском Союзе было поставлено на подлинно научную основу.

Другие группы млекопитающих были изучены слабее грызунов, но и по ним выполнены работы, имеющие принципиальное значение. Стремление разработать рациональную систему прогнозов численности животных («служба урожая») привело к детальному изучению ряда видов и исследованию зависимости численности хищника от численности добычи. В работах этого направления были конкретизированы некоторые положения одной из важнейших общеэкологических проблем, которую в теоретическом плане начал разрабатывать Г. Ф. Гаузе еще в 30-х годах. В целом изучение экологии промысловых животных было менее комплексным (одним из исключений является работа С. П. Наумова по экологии зайца). Не случайно важнейшие этапы жизненного цикла даже «банальных» видов до сих пор еще мало изучены. Как правило, исследования проводились в промысловые сезоны, и их вели преимущественно отраслевые учреждения (Союзпушнина, система Главсевморпути, система Наркомзема и др.). Естественно, что они были заинтересованы прежде всего в получении данных, представляющих непосредственный практический интерес: численность вида, распределение по типам угодий, сроки линьки и т. п. Исследования же, необходимые для получения общей картины экологии вида, проводились лишь постольку, поскольку они не требовали специальных затрат. Такой подход к делу, нередко практикующийся и теперь, снижал не только теоретическую, но и практическую ценность проводимых исследований. Впрочем, в то время общая теория экологии, без которой нельзя оценить значение экологии вида в целом, только еще начинала складываться.

Аналогичный процесс может быть прослежен и при анализе ведущих экологических исследований, посвященных другим группам животных. Общие выводы этих исследований, существенно не отличаясь в принципе, различались по своему конкретному содержанию.

Ихтиологами была детально изучена зависимость роста, размножения и развития рыб от условий среды, и особенно от состояния кормовой базы, в связи с чем оформилось самостоятельное направление экологии — трофология, изучающая зависимость характера питания животных от количества и распределения пищевых объектов, пищевую конкуренцию, голодание и др. (Ивлев, 1955). Были сделаны первые шаги к кардинальному усовершенствованию методов учета численности, исследована изменчивость морфофизиологических особенностей видов в процессе акклиматизации и, что особенно важно, начались в соответствии с требованиями практики планомерные и детальные исследования биологических особенностей отдельных стад рыб. Эти исследования положили начало интенсивно развивающейся популяционной экологии.

В сходном направлении шло и развитие экологии насекомых (подробнее см. раздел «Энтомология»). Особое внимание уделялось изучению закономерностей, управляющих динамикой численности отдельных видов. Принципиальный интерес представляют работы И. А. Рубцова, И. В. Кожанчикова и других, которые пытались установить конкретную зависимость между условиями существования (температура, питание и т. п.) и интенсивностью размножения насекомых, и работы, указывающие на биологическую специализацию отдельных популяций разных видов. Интенсификация исследований, связанных с разработкой биологических мер борьбы с вредными насекомыми, способствовала развитию теории межвидовых отношений в биоценозах разных типов.

Прогресс во всех перечисленных направлениях привел к общему подъему уровня экологических исследований, более четкой теоретической направленности отдельных работ, более глубокому познанию целей и задач, стоящих перед экологией в целом. В конце 40 — начале 50-х годов начинает формироваться современная экология животных, для которой характерны следующие особенности: популяционный подход к исследованиям экологии отдельных видов; углубленное и всестороннее изучение биоценологических связей; исследование роли животных в преобразовании среды их обитания и энергетический подход к проблеме биоценоза в целом; моделирование природных явлений на популяционном уровне в лабораторных условиях (возник термин «модельные популяции») и исследование эколого-физиологических закономерностей с учетом динамики популяций; синтез ауто- и синэкологии, отвечающий положению «ценотические связи — это связи между популяциями, а не видами» (В. Н. Беклемишев).

Географический подход к исследованию экологических проблем привел уже в середине 40-х годов к убеждению, что не только виды и резко дифференцированные внутривидовые формы (подвиды), но и отдельные поселения животных биологически специфичны. Это убеждение подкреплялось быстро накапливающимся материалом по географической изменчивости экологических и эколого-физиологических признаков животных. Отсюда — один шаг до разработки целостного учения о популяции. Оно развивалось в следующих направлениях ¹.

¹ Далее приводятся лишь немногие из работ этого направления, преимущественно обобщающего характера.

Изучение морфофизиологической специфичности слагающих популяцию особей (Н. И. Калабухов, А. Д. Слоним, И. В. Кожанчиков, С. С. Шварц, А. С. Данилевский, Г. В. Никольский).

Исследование общих закономерностей топографической (Н. П. Наумов, В. Н. Беклемишев, А. А. Максимов) и возрастной (И. Я. Поляков, С. С. Шварц) структуры популяций; закономерностей внутрипопуляционной изменчивости (Л. С. Берг, Г. В. Никольский, Н. Л. Гербильский, С. В. Кириков, Г. Д. Поляков, П. В. Терентьев, С. С. Шварц, А. В. Яблоков), изменчивости популяций во времени (В. Н. Павлинин, И. Я. Поляков, С. С. Шварц).

Особое внимание уделялось изучению законов, управляющих динамикой численности разных видов в разных условиях среды (Н. П. Наумов, Г. В. Никольский, Г. А. Новиков, И. Я. Поляков). Исследования в этих направлениях развивались очень интенсивно. Их обобщение позволило Н. П. Наумову создать учебник экологии животных, написанный уже на принципиально новой, популяционной основе (Наумов, 1955).

Термин «популяция», заимствованный биологами у демографов, вошел в научную биологическую, в частности, в генетическую литературу значительно раньше возникновения популяционной экологии. Впрочем, многие экологи прошлого изучали популяции, не применяя этого термина. Однако надо было проделать громадную работу в перечисленных выше направлениях, чтобы стало ясно, что вид осваивает среду обитания не в форме агрегата взаимно не связанных особей, а в форме популяций, что свойства популяций не исчерпываются суммой свойств слагающих популяцию особей. Только тогда стало возможно рассматривать популяцию как реальную форму существования вида, обладающую специфическими особенностями, обеспечивающими возможность ее самостоятельного существования и развития в конкретных условиях среды. Таким образом, понятие популяции послужило необходимой теоретической основой для разработки наиболее важных проблем экологии и создало предпосылку для научно обоснованного рационального использования животных богатств (определение оптимальной плотности популяций, при которой максимальное промысловое изъятие компенсируется воспроизводством).

Два направления популяционной экологии в настоящее время наиболее перспективны: изучение формы использования животными территорий и исследование внутрипопуляционной изменчивости как важнейшего приспособительного механизма вида.

Изучение топографической структуры популяций показало, что их пространственная организация определяется не только особенностями ландшафта, но и сложными, слабоизученными взаимоотношениями между отдельными особями и их группировками. Оказалось, что интенсивность и характер внутривидовых контактов в значительной степени определяют и темп воспроизводства стада, и систему использования территории. Были вскрыты и некоторые механизмы информации, которые используются популяцией для поддержания оптимальной структуры. С этой точки зрения давно известные факты получили новое освещение. Так, например, стало ясным, что пение птиц и лягушек, ритуальные бои и игры многих видов и другие аналогичные проявления жизнедеятельности животных являются составной частью системы информации о со-

стоянии популяции в целом. Новое значение стала приобретать этология — наука о поведении животных в сообществе, взявшая на вооружение объективные методы исследования. Многие современные зоологи видят в развитии этологии ключ к решению важнейших проблем экологии. Это стало особенно очевидным, когда от анализа популяций перешли к анализу внутривидовых группировок. Для многих видов животных групповой образ жизни (стаи, стада, семейные группы) — непременное условие нормального существования. Это давно известное явление получило в современной экологии принципиально новую интерпретацию. Стало известно, что в любой группе особей поддерживается совершенная система иерархических взаимоотношений, способствующая наиболее полному использованию наличных ресурсов. Исследование механизмов поддержания этой системы, среди которых важную роль играют «сигнальные коды», нервные и эндокринные реакции, открывает новые пути не только к познанию сложнейших экологических процессов, но и к управлению ими. Было обнаружено, что существенные различия в указанном отношении могут быть обнаружены не только между видами, но и между внутривидовыми формами. Установление этого факта надо расценивать как особо важное достижение современной экологии. Успехи таких исследований показывают современной экологии путь к достижению синтеза частных биологических закономерностей. Этот синтез — характернейшая черта современной экологии.

Другое важнейшее направление популяционной экологии исследует закономерности внутривидовой изменчивости. Доказано, что буквально по всем биологически существенным признакам популяция оказывается разнородной. Разнородность, определяющаяся, с одной стороны, генетическим своеобразием отдельных особей, а с другой — биологической специфичностью возрастных групп и поколений, позволяет популяции эффективно приспосабливаться к колебаниям внешних условий посредством перестройки своей генетической и экологической структуры. Это направление исследований связало экологию с популяционной генетикой и способствовало интенсификации исследований в области эволюционной экологии.

Экология и раньше имела большое значение для развития теории эволюции. Это значение особенно возросло в последние годы, когда стало ясно, что начальные стадии эволюционного процесса по существу протекают на уровне популяций. Отсюда следует, что изучение путей преобразования популяций в ходе их приспособления к изменяющимся условиям среды представляет интерес не только в собственно экологическом плане, что оно создает основу для непосредственного исследования эволюционного процесса. В подтверждение этого положения можно сослаться на большую серию исследований, выполненных экологами различных школ в самое последнее время (Н. Л. Гербицкий, Н. И. Калабухов, И. В. Кожанчиков, В. Н. Павлинин, Г. Д. Поляков, П. К. Смирнов, С. С. Шварц, А. В. Покровский).

Постепенно стало формироваться самостоятельное научное направление — эволюционная экология, задача которой — исследование основных закономерностей эволюции средствами экологии и изучение собственно экологических закономерностей эволюционного процесса. На этом

пути задачи экологии в значительной степени смыкаются с задачами теоретической систематики (изучение относительной роли клинальной изменчивости и внутривидового формообразования в процессе освоения видového ареала, механизмы ограничения панмиксии, обратимость внутривидовых преобразований и др.).

Развитие популяционной экологии выдвинуло новые требования и к экспериментальному направлению экологии. Так как популяции различаются между собой менее резко, чем группы более высокого порядка, то для их морфо-физиологической и экологической оценки нужны более разносторонние, точные и тонкие методы. В 50-х годах для характеристики отдельных популяций стали применять не только классические показатели экологической физиологии (реакция на изменение температуры, интенсивность газообмена, простейшие гематологические показатели и т. п.), но и такие показатели, как содержание витаминов и микроэлементов в тканях, размеры внутренних органов, содержание сахара и белков в крови, гистологические особенности желез внутренней секреции, электрофоретическая подвижность белков, термостабильность тканевых белков и др. В эти годы Шварцем был разработан метод морфо-физиологических индикаторов, суть которого заключается в том, что на основе исследования динамики комплекса перечисленных показателей создается представление о степени жизнеспособности популяции, о соответствии условий ее существования ее биологическим особенностям. Метод морфо-физиологических индикаторов создавал возможность объективной оценки условий существования разных видов и оказался полезным при решении разнообразных вопросов теоретической и прикладной экологии.

Углубленное изучение биологических (в том числе и эколого-физиологических) особенностей животных в разных условиях среды привело к разработке двух важных экологических понятий: «биотопическая изменчивость» (В. А. Попов) и «жизненная форма» (К. В. Арнольди, Г. П. Дементьев, Н. И. Калабухов, А. Н. Формозов и др.).

Развитие учения о популяции благотворно отразилось и на развитии биоценологических исследований: новым конкретным содержанием наполнились важнейшие биоценологические понятия (обмен веществ и энергии в биоценозе, цепи питания, пирамида чисел, пирамида энергии и др.). Для того, чтобы ясно представить себе, например, какими конкретными причинами определяется пирамида чисел в разных звеньях цепей питания, совершенно необходимо, чтобы эти числа могли быть определены. Поэтому связующей проблемой, в равной степени занимавшей как популяционных экологов, так и биоценологов, сделалась разработка методов учета численности животных. Если до самого последнего времени учет численности рассматривался почти только как практическая задача, то сейчас он приобрел исключительно важное теоретическое значение. От правильного решения этой задачи зависит разработка таких фундаментальных общебиологических проблем, как определение биологической продуктивности экосистем и функциональная оценка отдельных видовых популяций в динамике биоценоза. В этой связи весьма показательно, что в экологии водных организмов, где точные методы учета численности стали применяться раньше А. Н. Державиным, С. А. Ти-

хенко, К. А. Киселевичем, Ф. И. Барановым, Н. Л. Чугуновым и другими и подготовили почву для кибернетических методов исследования, энергетический принцип исследования биоценологических проблем получил значительно более широкое распространение, чем в экологии наземных животных. Разработка методов учета численности является важнейшей общеэкологической проблемой, объединяющей интересы аут- и синэкологии. В исследованиях этого направления намечаются следующие основные этапы.

Уже в XIX в. некоторые охотничьи хозяйства вели учет численности животных методом простого подсчета. Позднее, в 20—30-х годах XX столетия, были разработаны специальные методы учета Д. Н. Кашкаровым, В. Н. Шнитниковым, Г. Н. Гассовским, А. Н. Формозовым и др. Существо их заключалось в том, что число животных (или следов их жизнедеятельности), подсчитанных на небольшой территории, служило основой для экстраполяции различного масштаба. Применение современной техники (учет с самолетов и т. п.) позволило получить удовлетворительные результаты для больших территорий. Используются и принципиально новые методы, основанные на анализе и строгой математической интерпретации изменений, которые происходят в структуре популяций в результате изъятия или маркировки части животных. Подобные методы довольно широко распространены за рубежом, а в последнее время начинают развиваться и в СССР В. С. Смирновым, С. С. Шварцем, Г. Д. Дулькейтом и др.

К середине 50-х годов были разработаны достаточно точные методы определения численности отдельных видов, что обеспечило возможность энергетического подхода к проблемам биоценологии. Это нашло отражение в двух линиях общего направления исследований. Первую из них можно назвать подготовкой к решению проблемы в целом. Это — энергетическая трактовка трофических взаимоотношений в экосистеме, успешно развиваемая Г. Г. Винбергом. Такие исследования открывают дорогу для изучения проблемы биоценоза в целом с энергетических позиций, причем выявляются и частные закономерности, тоже имеющие принципиальное общепроизводственное значение. Примером может служить установленная Винбергом закономерность, касающаяся баланса вещества и энергии в водных биоценозах: биомасса первого звена пищевой цепи экосистемы (фитопланктон) меньше годовой продукции этого звена, а иногда и меньше биомассы последующего звена. Естественно, что в подобных системах динамика биомассы и энергетический баланс принципиально отличаются от аналогичных процессов в системах, где биомасса первого звена более стабильна и значительно превышает биомассу последующих звеньев цепей питания.

От таких исследований закономерен переход к комплексному решению проблемы — изучению общей продуктивности биоценоза, закономерностей преобразования первичной органической продукции и ее дальнейшей трансформации в последующих трофических звеньях.

В целом биоценология последнего времени вскрыла ряд важных закономерностей, облегчающих понимание эволюции экологических комплексов и позволяющих установить связь между эволюцией организмов и эволюцией биоценозов. Особое значение имеет всестороннее изучение

влияния животных на среду их обитания. Наибольшие успехи достигнуты в экологии почвенных организмов. Исследования М. С. Гилярова и его последователей показали, что почвенные животные ускоряют процесс гумификации и минерализации остатков растений, способствуют увеличению некапиллярной скважности почвы, инокулируют почву полезными микроорганизмами. Исследования по экологии почвенных организмов с особой убедительностью показали, что среда обитания животных в известной мере создается ими самими.

Детальное исследование отдельных биоценологических явлений вплотную подвело современную экологию к изучению наиболее общих закономерностей структуры биоценозов: группировка организмов вокруг немногих доминирующих форм, снижение конкуренции между отдельными видами в развитых биоценозах, повышение коэффициента использования энергии при переходе от низших трофических уровней к высшим и при увеличении числа трофических звеньев в биоценозе и т. п.

Чтобы дать количественную оценку использования энергии различными видами в разных условиях среды, необходимо знать, какая часть энергии используется организмом для накопления биомассы (рост, размножение) и какая для поддержания собственной жизнедеятельности. Естественно, что у разных видов и в разных условиях эти показатели будут существенно различаться. Для решения первого вопроса необходимо изучить скорость роста и интенсивность размножения животных в зависимости от сочетания биотических и абиотических факторов, в том числе и от структуры популяции. Физиологические реакции животных должны быть изучены на фоне динамики основных внутривидовых явлений (изменение численности, пополнение популяции новыми поколениями животных и животными-мигрантами, изменение интенсивности размножения, внутри- и межвидовые миграции, изменение защитных приспособлений и т. п.). Чтобы показать, насколько сложны подобные исследования, достаточно сослаться на такой пример: падение численности оказывает совершенно разное воздействие на интенсивность размножения в зависимости от того, явилось ли оно следствием катастрофы, вызванной абиотическими факторами среды, или связано со снижением числа особей, способных к размножению, или объясняется предшествующей миграцией, эпизоотией и др.

Еще сложнее решить второй вопрос — об использовании энергии для поддержания жизнедеятельности самого организма. Современная техника исследований позволяет определить интенсивность метаболизма любого вида животных в стандартных условиях и изучать ее изменения в простейших ситуациях. Однако развитие теории популяционной экологии и биоценологии требует особо точного определения интенсивности метаболизма животного в процессе его естественной жизнедеятельности в природных условиях, а для этого необходимы новые методы. Особо важно тщательное изучение физиологических особенностей животных в разной среде обитания, и вести его следует на фоне столь же тщательного анализа внешних проявлений их жизнедеятельности.

Узловые проблемы современной экологии могут быть успешно решены только при помощи современной же техники исследования, разработанной смежными биологическими дисциплинами — физиологией, биохимией

мией, биофизикой, генетикой и др. Специфические задачи экологии при этом не устраняются, так как специфичным остается и объект исследования (популяция) и подход к исследованию. Экология в большей степени, чем многие другие биологические науки, имеет дело с интегрированными системами, в большей степени сталкивается со статистическими закономерностями. Только применение вариационно-статистических методов создает уверенность в реальности выводов, основанных на сопоставлении совокупности особей. Крупные экологические проблемы (не только определение численности и биомассы животных, но и поддержание энергетического баланса, преобразование внутривидовой структуры, взаимоотношения типа хищник — жертва, некоторые вопросы эволюции, моделирование экологических процессов и т. п.) могут быть решены только при помощи математических методов. Поэтому в ближайшем будущем следует ожидать более широкого использования математики в экологических исследованиях и создания математического аппарата, специально приспособленного к экологической проблематике. Следует отметить, что в некоторых зарубежных странах уже в настоящее время достигнут значительный прогресс в использовании математических методов в экологии.

Основная проблематика теоретической экологии тесно смыкается с задачами практики (определение оптимальной плотности популяций промысловых животных, оптимальной продуктивности биоценозов разных типов и т. п.). Дальнейший прогресс экологии позволит решать еще более сложные задачи практики, позволит ей вместе с другими биологическими науками приблизиться к разработке системы управления жизнью на нашей планете. В этом убеждает нас история развития науки.

Необходимой основой любых экологических исследований является изучение образа жизни вида в разных условиях среды. В этом вопросе отечественная экология занимает ведущее положение в мировой науке. Ряд видов изучен почти с исчерпывающей полнотой, многим посвящены монографические исследования. Большинство советских экологических сводок и многие журнальные статьи переведены на иностранные языки и изданы за рубежом.

Как отмечалось выше, в Советском Союзе уже в 30—40-х годах стали развиваться эколого-физиологические исследования. Это позволило во многих случаях провести достаточно глубокий синтез данных, связывающих внешние проявления жизнедеятельности животных с их морфофизиологическими особенностями, и подойти к пониманию механизмов приспособления отдельных видов к изменяющимся условиям среды. Исследования эндокринных и некоторых других физиологических реакций животных на изменение плотности популяций, проводившиеся в США, Англии и других странах, выявили важные закономерности поведения животных при изменении их численности. Советская теоретическая и прикладная экология должна критически осмыслить эти закономерности и взять их на вооружение. Относительно медленно развиваются исследования по моделированию экологических явлений в контролируемых условиях. Такие работы с успехом ведутся в Польше, Австралии и ряде других стран. Они позволили вскрыть принципиально новые закономерности, касающиеся структуры внутривидовых группировок, влия-

ния степени внутривидовых контактов на проявление основных жизненных функций животных (скорость полового созревания, плодовитость, характер использования территории, этологические особенности и т. п.). Открытые таким методом закономерности еще мало используются для анализа природных явлений. Прогресс в этом направлении мог бы быть достигнут именно советскими экологами, накопившими обширнейший опыт в области сравнительной полевой экологии.

Экологический подход к разработке основных биологических проблем всегда был характерен для русской и советской биологии. Достаточно сослаться на работы В. О. Ковалевского, П. П. Сушкина, А. Н. Северцова, В. А. Догеля. Своими успехами советская эволюционная морфология во многом обязана сочетанию методов классической сравнительной морфологии с экологическим подходом. Экологический подход к решению специфических проблем частных биологических дисциплин привел к возникновению экологической морфологии (Б. С. Матвеев), экологической цитологии (Б. П. Ушаков), не говоря уже об экологических направлениях в физиологии и биохимии.

Достижения экологической морфологии и некоторых других разделов биологии позволили подойти к экологической точке зрения и к изучению вымерших животных. Морфологические особенности ископаемых остатков животных, в том числе и такие, как строение головного мозга, описанные Ю. А. Орловым, послужили основой для выводов о характере существовавших некогда взаимоотношений животных со средой их обитания. С другой стороны, характер захоронения отдельных форм, частота совместного нахождения в первичных отложениях остатков разных видов животных и растений позволили судить о древних флоро-фаунистических комплексах. Н. К. Быкова, например, показала, что смешение остатков различных сообществ донных фораминифер происходит в ограниченных пределах и не охватывает биотопов, резко различных по экологическим условиям. Комплексы фораминифер в грубом приближении соответствуют естественным сообществам бентоса. Была разработана также методика, позволяющая по косвенным показателям (сортировка ископаемых остатков организмов по размеру и весу, их ориентировка, окатанность, потертость, повторяемость совместного нахождения разных форм и их количественные соотношения и т. п.) определить экологический облик видов и их связь с определенными фациями. Так возникла палеоэкология (Р. Ф. Геккер), занимающаяся исследованием эволюционных изменений отдельных форм и групп в связи с эволюцией климата, ландшафтов, биоценозов (проблема экогенеза становится центральной проблемой современной палеоэкологии).

Благодаря интенсивному развитию указанных направлений проблема «организм и среда» разработана в Советском Союзе более разносторонне, чем в других странах.

Значительно медленнее внедряются экологические принципы исследования в генетику. Синтез этих наук может создать предпосылки для изучения экологических закономерностей эволюционного процесса и конкретных механизмов начальных стадий дивергенции популяций.

В последние годы (в отличие от 30—40-х годов) незаслуженно малое место в экологии животных занимают биоценологические исследования.

Общая теория биоценологии достигла в СССР исключительно высокого уровня развития (школа В. Н. Сукачева), поднявшись до исследования геохимической роли конкретных биоценозов и до энергетического подхода к анализу биоценологических явлений. Изучение отдельных звеньев биоценологических процессов при помощи современных методов исследования идет медленно, особенно это относится к экологии наземных позвоночных. Работы, проведенные в США, Англии, Японии, Польше и других странах, показали, что математическое моделирование (при помощи счетных машин) экологических систем, изучение цепей питания при помощи меченых атомов, длительные стационарные исследования с поголовной маркировкой животных и т. п. помогают вскрыть принципиально новые экологические закономерности. Однако этим исследованиям в преобладающем большинстве случаев недостает конкретности (до сих пор кибернетические принципы исследования применяются в основном не к реальным, а к идеальным экосистемам). В Советском Союзе имеются предпосылки для принципиального прогресса и в этом направлении. Использование накопленного опыта изучения природных популяций и сообществ для внедрения новых методов позволило бы в короткий срок поднять на более высокий уровень исследования по энергетике биологических макросистем (популяций и биоценозов).

Краткое рассмотрение новейшей истории советской экологии животных приводит к такому заключению: современная экология — это наука о путях приспособления видовых популяций к изменяющимся условиям внешней среды; наука о становлении, преобразовании и развитии видовых популяций; о законах их интеграции в биологические системы более высокого порядка, специфически приспособленные к наиболее эффективному использованию энергии в конкретных условиях среды. К такому пониманию современной экологии приводит не только путь ее собственного развития, но и прогресс других биологических наук, положивших экологический принцип в основу своего развития. В таком понимании экология включает в себя изучение реакций отдельных особей на изменение условий среды как подготовительный этап исследования биологических комплексов. В этом направлении мы видим залог дальнейших успехов советской экологии на пути решения одной из наиболее грандиозных научных задач наших дней — разработки принципиальных методов регуляции жизненных явлений на уровне природных комплексов (биологических макросистем) и в конечном итоге — биосферы в целом.

Глава тринадцатая	
ИЗУЧЕНИЕ ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ И ПУТЕЙ ИХ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ	345
РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ И ПУТИ ИХ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ	345
член-корреспондент АН СССР <i>Ал. А. Федоров</i>	
РЕСУРСЫ НАЗЕМНОЙ ФАУНЫ И ПУТИ ИХ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ	349
доктор биол. наук <i>Н. К. Верещагин</i>	
Глава четырнадцатая	
ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ	356
член-корреспондент АН СССР <i>С. С. Шварц</i>	
Глава пятнадцатая	
СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ	372
кандидат биол. наук <i>Э. Н. Мирзоян</i>	
Глава шестнадцатая	
ГИСТОЛОГИЯ	389
доктор биол. наук <i>Л. Я. Блягер</i>	
Глава семнадцатая	
ЦИТОЛОГИЯ	408
доктор биол. наук <i>С. Я. Залкинд</i>	
Глава восемнадцатая	
МИКРОБИОЛОГИЯ И ВИРУСОЛОГИЯ	427
МИКРОБИОЛОГИЯ	427
канд. биол. наук <i>В. Н. Гутина</i>	
ВИРУСОЛОГИЯ	450
член-корреспондент АН СССР <i>В. Л. Рыжков</i>	
Глава девятнадцатая	
УЧЕНИЕ ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ	464
доктор биол. наук <i>Л. Я. Блягер</i>	
Глава двадцатая	
ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА	482
доктор биол. наук <i>Г. П. Конради, К. А. Ланге</i>	
Глава двадцать первая	
БИОХИМИЯ ЖИВОТНЫХ	533
член-корреспондент АН СССР <i>С. Е. Северин</i>	
Глава двадцать вторая	
БИОФИЗИКА	550
канд. биол. наук <i>Б. Н. Вепринцев</i>	
Глава двадцать третья	
РАДИОБИОЛОГИЯ	566
член-корреспондент АН СССР <i>А. М. Кузин</i>	