

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
INSTITUTE FOR THE HISTORY OF SCIENCE AND TECHNOLOGY

ESSAYS
ON THE HISTORY
OF ECOLOGY

PUBLISHING OFFICE «NAUKA»

Moscow 1970

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ

ОЧЕРКИ
ПО ИСТОРИИ
ЭКОЛОГИИ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1970

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Г. А. НОВИКОВ, С. С. ШВАРЦ, Л. В. ЧЕСНОВА

К ИСТОРИИ ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ

С. С. Шварц

Экология — одна из наиболее интенсивно развивающихся биологических дисциплин. Она призвана решать крупнейшие задачи практики (теория создания измененного органического мира) и теории (эволюционное учение, энергетика живой природы). Несмотря на это, и в настоящее время споры о содержании экологии как самостоятельной науки не прекращаются. В подтверждение этому можно было бы привести длинный список цитат и фамилий. Мы воспользуемся более простым доказательством, которое заключается в одном шуточном документе, который родился на рабочем совещании повторичной продуктивности экосистем в Варшаве в 1965 г. Этот своеобразный документ гласит: «Настоящим подтверждается, что экология — это то, чем занимаюсь я, но не занимаешься ты». Среди подписавшихся были многие крупнейшие современные экологи — К. Петрусевич, Варли, Голли, Э. Макфедьен и др. Это, конечно, шутка, но она содержит вполне серьезную тревогу о дальнейшем пути развития экологии: предмет и метод экологии должны быть определены более четко и строго, чем в настоящее время.

Развитие экологии требует уточнения основных понятий, которыми она оперирует. Когда одним и тем же словом обозначают разные природные явления, то это рано или поздно не может не привести к путанице в теории и к ошибкам в практике. Существует, однако, и более реальная опасность. Если предмет науки строго не определен, то открывается возможность для неограниченно широкого ее толкования и различие между наукой, с присущими ей (и только ей) задачами и методами, и университетским курсом, объем которого определяется педагогическими соображениями, оказывается смазанным. В этой связи достаточно указать на книгу Вудберри (Woodberry, 1954), которая называется «Принципы общей экологии», но которая по существу является не более чем расширенным очерком естественной истории, предназначенным для лиц, занимающихся самообразованием. Создание подобных книг — дело очень полезное, но когда экология подменяется «естественной историей», то собственно экологические проблемы неизбежно выпадают из

поля зрения и автора и читателя. Нельзя выдавать за «экологию» введение в общую биологию для медицинских или сельскохозяйственных институтов.

Однако учебники и сводки, которые еще совсем недавно могли служить образцом строгого подхода к определению круга основных проблем экологии, в наше время уже не выдерживают критики. Это становится очевидным при сравнении определения задач экологии и физиологии сегодня и 20 лет тому назад.

Д. Н. Кашкаров писал: «Изучение приспособлений морфологических, физиологических, приспособлений в поведении, а также и противоречий между организмом и средой, изучение истории жизни вида (или комплекса), представляющей постоянные колебание между противоречиями и приспособлениями организма к условиям окружающей среды, и составляет сущность, содержание или предмет экологии» (1945, стр. 4). А в 1963 г. А. Г. Гинецинский так определяет основную проблему физиологии: «На современном языке — это проблема изучения механизмов функционирования систем организма и их регуляций, проблема взаимоотношения организма со средой, его приспособляемости и устойчивости к условиям внешнего мира» (стр. 683).

Сопоставление двух определений выдающихся биологов показывает, что основная проблематика экологии и физиологии практически совпадает (взаимоотношение организма со средой). Значит ли это, что одна наука поглощается другой, или что один из авторов ошибается? Нет, не значит, но это значит нечто большее: изменяются предмет, методы и задачи родственных дисциплин. Главная цель настоящей статьи как раз и заключается в том, чтобы показать, что процесс этот неизбежен, вполне объективен, не зависит от вкусов и воли отдельных исследователей. Проследим за эволюцией основных понятий экологии, и прежде всего за эволюцией определения самой науки «экология». При этом мы воспользуемся почти телеграфным стилем. Этот стиль удобен и оправдан, когда нужно подчеркнуть главное, не фиксируя внимание на деталях.

Э. Геккель (Haeckel, 1866): экология — это изучение отношения животного к окружающей его органической и неорганической среде, в частности его дружественные или враждебные отношения к тем животным или растениям, с которыми оно входит в прямой контакт.

Ч. Элтон (Elton, 1930): основная задача экологии — изучение популяций и (главное) динамики их численности.

Резолюция III Экологической конференции (Киев, 1955): экология призвана изучать изменение взаимосвязей организмов и среды в процессе изменения численности популяций видов и развития взаимодействующих группировок видов — биоценозов.

К. Фридерикс (Friederichs, 1958): экология — это наука о живых существах как членах природных комплексов.

Ф. Боденхеймер (Bodenheimer, 1958): главная задача экологии — изучение динамики популяций и ее причин; изучение среды не представляет самостоятельного экологического интереса (это подчеркивается очень резко).

И. Карпентер (Carpenter, 1962): экология — наука о сообществах.

Н. П. Наумов: «Взаимодействие организмов со средой изучается каждой биологической наукой в своей области. Экология имеет дело лишь с той его стороной, которая обуславливает развитие, размножение и выживание особей, структуру и динамику образуемых ими популяций отдельных видов и, наконец, структуру и динамику сообщества разных видов» (1963, стр. 4).

Э. Макфедьен (1965): экология — наука, изучающая популяции, характеризующаяся количественным подходом к исследованию природных явлений.

Е. Одум (Odum, 1963): экология — наука о структуре природы, характеризующаяся энергетическим подходом к исследованию природных явлений.

Т. Льюис и Л. Тэйлор (Lewis, Tylor, 1966): экология — наука о том, как реагируют индивиды, популяции и сообщества популяции на изменение среды.

Мы привели лишь несколько определений понятия «экология», которые даны крупнейшими зоологами. Их число можно было бы увеличить. В этом, однако, нет необходимости, картина и так достаточно ясна: основное содержание, которое вкладывается в экологию представителями разных школ, изменяется, их точки зрения сближаются, но еще не совпадают полностью. Это удачно подметил Макфедьен: «В начале 20-х годов нашего века термин «экология», если его и применяли, обычно определяли как «научную естественную историю». Под этим подразумевалась регистрация наблюдений о встречаемости организмов и некоторые весьма условные попытки связать эти данные с факторами среды. Новая фаза развития предмета началась с выхода «Экологии животных» Элтона, так как она переключила внимание с отдельного организма на популяцию животных как на единицу, которую следует изучать. Подобно тому, как внимание химика сосредоточено на изучении молекул, цитолога на изучении клетки, а морфолога на изучении организма, естественным и наиболее перспективным объектом изучения эколога служит популяция организмов» (1930, стр. 15—16). К сходному выводу пришли и некоторые советские экологи. Об этом, в частности, говорит Н. П. Наумов (1955) уже в первом издании своего учебника, об этом же писал и я в сводной работе «Принципы и методы современной экологии животных». Любопытно, что совпадают даже некоторые формулировки: «...в ряде американских и английских учебников экология

преподносится как современная «естественная история» и ее специфика как науки утрачивается» (Шварц, 1960, стр. 3).

Тем не менее этот вывод, который Макфедьен формулирует полнее и более четко, чем другие современные экологи, не кажется нам исчерпывающим. «Новая фаза развития предмета» (воспользуемся терминологией автора) автоматически не приводит и не может привести ко всеобщему переходу от экологии как научной естественной истории к экологии современной.

Книги, в которых экология понимается по-старому, выходят и продолжают выходить (см. выше). Десятками и сотнями продолжают публиковаться ценные наблюдения, характеризующие детали образа жизни отдельных видов в разных условиях среды, в которых нет даже намека на попытку связать их с основной проблематикой современной экологии — динамикой популяций (в ее качественном и количественном аспектах). Это не может не обеднить самые ценные частные наблюдения. Еще раз надо отдать дань Макфедьену, поставившему эпиграфом к своей книге выдержку из письма Дарвина к Уоллесу (22 декабря 1857 г.): «Я твердо убежден, что без обобщений невозможны хорошие или оригинальные наблюдения». Остается добавить: даже частные наблюдения приобретают большую ценность, если они анализируются на основе современных обобщений.

Одна из важных задач истории биологии заключается в том, чтобы показать, что перемещение центра внимания в экологических исследованиях с особи на популяцию — это не субъективное стремление отдельных зоологов, которому можно следовать, а можно и не следовать, а результат объективного хода развития науки, игнорировать который нельзя. Можно лишь оказаться вне русла развития современной науки со всеми вытекающими отсюда последствиями.

В первый период развития морфологии и физиологии, когда основные исследования были направлены на изучение известных морфологических и физиологических норм, существование экологии как науки, включающей в себя изучение морфологических и физиологических путей приспособления отдельных особей к среде обитания в качестве одной из главных задач, было оправданным. В настоящее же время, когда эволюционный принцип стал ведущим во всех биологических дисциплинах, задачи экологии должны быть конкретизированы. Не изучение взаимосвязи отдельного организма со средой, а изучение взаимосвязей и приспособительных реакций популяций с условиями их существования должно стать основной задачей экологии.

При этом изучение морфо-физиологических реакций отдельных животных по-прежнему остается в сфере внимания эколога. Но, в противоположность физиологу, эколог видит в этих исследованиях не конечную цель, а средство для познания приспособительных реакций популяций.

Под приспособительной реакцией популяции целесообразно понимать два различных, но взаимно связанных круга явлений.

Реакция популяции на изменение условий среды может проявляться в ее изменении как целого: изменении возрастно-половой структуры, характера освоения популяцией пространства, ритмики периодических явлений и т. п. С другой стороны, изменение среды вызывает изменение направления отбора. При этом морфо-физиологическая характеристика особей, составляющих популяцию, неизбежно изменится.

Используя морфологическую и физиологическую технику для изучения отдельных особей, эколог прежде всего интересуется не средними показателями особей данной популяции, а специфичностью отдельных групп животных (разного возраста, разных поколений, находящихся на различных стадиях генеративного цикла, разных микропопуляций), создавая таким образом представление о биологической разнородности популяции и о ее динамике в пространстве и во времени.

Основная задача экологии в ее самом общем виде остается неизменной (изучение животных в естественной среде обитания), но она предстает перед современным биологом уже в иной, более конкретной форме: экология — это наука о взаимоотношении организма и среды на популяционном уровне. В развернутом виде мы даем следующее определение современной экологии. «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» (Шварц, 1967а, стр. 371).

Становится очевидным, что определению самого понятия «популяция» и основных ее свойств должно быть уделено особое внимание. Каждый биолог хорошо знает, что он понимает под словом «популяция», но точное определение понятия часто зависит от того, какие задачи ставит себе исследователь при его изучении. Генетик, эколог, систематик подходят к определению понятия «популяция» с очень близких, но все-таки различных точек зрения.

Популяция — это группа совместно обитающих животных определенного вида, обладающих известными общими свойствами. Эти общие свойства определяются, с одной стороны, непосредственно родственными отношениями, с другой — обитанием в сходных условиях существования.

Исходя из этого популяция определяется как взаимоскрещивающееся единство (акцент делается на генетическом родстве слагающих популяцию животных) или как население опреде-

ленных стадий (Поляков, 1950, 1959; Наумов, 1955), или как видовой компонент биоценоза (Гиляров, 1959).

Вместе с тем, как это уже было подчеркнуто ранее, с развитием ряда биологических дисциплин стало ясным, что популяция является конкретной формой существования вида. В этом биологическая сущность популяции, ее главное биологическое значение, которое и должно быть положено в основу общего определения понятия. Поэтому под популяцией целесообразно понимать элементарную совокупность особей, которая обладает всеми необходимыми условиями для поддержания численности на характерном для данного вида уровне в течение длительного периода и обладает известными общими свойствами, определяющими единство жизнедеятельности слагающих популяцию особей.

Такое определение термина популяция требует исторического обоснования. Он пришел в экологию из демографии и получил распространение уже довольно давно, причем почти одновременно в зоологии и ботанике. Г. Дю Рие (Du Rietz, 1930) считал возможным назвать популяцией любое конкретное сообщество растений, более или менее гомогенное или сложное. К. Фридерикс (Friederichs, 1930) понимал под популяцией сумму всех индивидов определенного вида на изучаемой территории. Сходной точки зрения придерживались и другие экологи 30—40-х годов. Расплывчатость подобных определений очевидна, но они и не могли в то время быть точными, так как представление о популяции как о форме существования вида еще отсутствовало, а популяционная генетика еще только зарождалась. Уточнение понятия «популяция» связано с прогрессом двух биологических дисциплин — генетики и экологии.

Генетические исследования показали, что ценность отдельного гена определяется не только его собственными свойствами, но и особенностями той генетической среды, в которой ген работает, а следовательно, общим генофондом той совокупности особей, в пределах которой осуществляется панмиксия. Эта совокупность особей с точки зрения генетики и есть популяция. Развитие идей популяционной генетики привело биологов-эволюционистов к важному заключению — популяция есть элементарная единица эволюции, а элементарный эволюционный акт заключается в преобразовании популяции.

Труднее дать строгое определение этому понятию с экологической точки зрения. Не случайно и до сих пор популяцией называют и колонию мышей в клетке или губок в аквариуме и видовое население целых ландшафтных зон. То, что это не просто результат недостаточно строгого пользования терминологией в конкретных экспериментальных исследованиях, а отсутствие точного определения, доказывается тем, что в недавно изданном словаре экологических терминов (Hanson, 1962) под

популяцией предлагается понимать любую группу организмов одного вида на общей территории. Подобное определение действительно подходит и для мышей в клетке и для населения пеща Евразии.

Нам кажется, что предлагаемое определение понятия «популяция» снимает ряд трудностей и противоречий теоретической экологии. Популяцией можно называть лишь такую группировку особей, которая действительно является формой существования вида, способной самостоятельно существовать в течение неограниченного времени. Поэтому нельзя называть популяциями временные группировки животных, срок самостоятельной жизни которых определяется годами или месяцами. По этой же причине нельзя называть популяцией группу смежных, но самостоятельных поселений, обладающих экологическими или морфо-физиологическим сходством. Нельзя называть популяцией часть популяции, но нецелесообразно также называть популяцией группу популяций. Этому вопросу недавно была посвящена специальная статья (Шварц, 19676), и поэтому нам кажется полезным сделать лишь одно дополнительное замечание. Строгое определение понятия «популяция» вытекает из современных представлений о задачах экологии, и, что особенно важно, способствует конкретизации ее задач. Главная задача экологии заключается в том, чтобы понять, какие свойства популяции позволяют ей поддерживать свое существование в течение неограниченного периода, в постоянно изменяющихся условиях среды, что делает ее потенциально бессмертной. Естественно, что для разных видов и в разной среде конкретный ответ на этот вопрос будет различным, но его решение крайне важно как для практики (определение оптимальной структуры популяций полезных видов, борьба с вредителями и др.), так и для теории (исследование начальных этапов эволюционного процесса).

Из представленного выше краткого исторического обзора воззрений на предмет и метод экологии животных очевидно, что большинство современных исследователей рассматривает ее как науку не только о популяциях, но и о сообществах. Западные экологи безоговорочно включают учение о сообществах (экосистемах) в экологию.

Этап становления советской экологии, связанный с расцветом творчества Д. Н. Кашкарова, также характеризовался безусловным включением биоценологии в экологию. Сейчас, в связи с развитием учения о биогеоценозе, некоторые биологи рассматривают его как зародыш самостоятельной науки, родственной, но не тождественной экологии. Есть основания полагать, что в будущем биогеоценология действительно выделится из экологии на правах самостоятельной науки о биологических макросистемах второго порядка, но в настоящее время для

этого еще нет достаточных оснований. Об этом свидетельствует и история развития основных биоценологических концепций.

Воспользуемся тем же приемом. Дадим краткую характеристику взглядам разных авторов на природу растительно-животных сообществ.

К. Мёбиус (Möbius, 1877): биоценоз — это сообщество живых организмов, занимающих определенную территорию, приспособленных к внешней среде и друг к другу, связанных в единое целое, изменяющееся при изменении условий среды или изменении численности отдельных видов.

Р. Гессе (Hesse, 1924): группировки живых существ, которые населяют единообразный участок мест обитания и соответствуют по составу и числу видов средним внешним условиям среды.

А. Тинеман (Thinemann, 1925): «Каждое сообщество организмов образует вместе со средой, которую оно наполняет, единство, и часто единство столь тесно спаянное, что оно может быть названо организмом высшего порядка».

Г. Ф. Морозов (1926): общежитие растений и животных, взаимно приспособленных друг к другу, находящееся под влиянием внешней среды.

К. Фридерикс (Friederichs, 1930): система популяций, спаянная экологическими факторами в состоянии нестабильного равновесия.

Б. П. Уваров (Uvarov, 1931): экологическое единство популяций растений и животных определенного местообитания.

В. Шелфорд (Shelford, 1929): растения и животные однородного местообитания (границы совпадают с границами видов — доминантов).

В. Элли и др. (Allee a. all., 1949): естественное объединение организмов, которые в единстве со своим местообитанием достигло такого уровня выживаемости, что приобрело относительную независимость от смежных объединений того же ранга; в этих пределах (при наличии солнечной энергии) его можно считать самостоятельным.

Список подобных определений можно было бы увеличить, но в этом нет необходимости, так как эволюция понятия «растительно-животное сообщество» (мы умышленно употребляем нейтральный термин) вырисовывается достаточно ясно.

Уже в определении Мёбиуса сказано главное: биоценоз — единое целое, изменяющееся не только при изменении условий внешней среды, но и при изменении численности отдельных видов. Существенное уточнение сделал Тинеман: биоценоз образует единство со средой, в которой он развивается. Таким образом, зачатки биогеоценологического подхода к изучению природы обнаруживаются в трудах разных авторов уже довольно давно. Поэтому, когда в наше время тезис о единстве биоценоза и биотопа преподносится как нечто новое, это можно рас-

смагивать как простое недоразумение. Представление об этом единстве созрело уже свыше 40 лет тому назад, но, как всякое научное представление, оно развивается и конкретизируется, вызывает к жизни новые идеи и представления. Центром кристаллизации новых идей явилось учение о надорганизменных системах интеграции жизни. Эти системы А. Тэнсли (Tansley, 1935) назвал экосистемами, В. Н. Сукачев (1942, 1964, 1967) — биогеоценозами. Подлинно новым в учении Сукачева явилось не признание единства живых и косных компонентов сообществ, а геохимический и энергетический подход к исследованию этого единства. Отсюда Сукачев делает единственно правильный вывод не только о полном равноправии живых и косных компонентов надорганизменной биологической макросистемы, но и о ведущей роли биоценоза в развитии биогеоценоза. Вспомним Шелфорда (см. выше), утверждающего, что биоценоз — это растения и животные однородного местообитания; биоценоз рассматривается как нечто пассивное по отношению к местообитанию. В противоположность этому, Сукачев (1967) подчеркивает, что границы биогеоценозов определяются не столько изменением основных абиотических явлений (эти изменения обычно происходят постепенно), сколько характером взаимодействия между живыми компонентами, в значительной степени определяющими тип биогеоценоза и являющимися трансформаторами вещества и энергии. Отсюда следует, что биогеоценоз — это конкретная совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных и однородно взаимодействующих природных явлений (атмосферы, горной породы, гидрологических условий, растительности, животного мира, микроорганизмов и почвы) (op. cit.).

Термины «экосистема» и «биогеоценоз» нередко употребляют как синонимы. Однако последний термин более точен и поэтому предпочтительнее. Термин «экосистема» нередко применяется по отношению к любой группе организмов, обитающих совместно. Так, в частности, сказано в уже упоминавшемся «Экологическом словаре» (Hanson, 1962). Вероятно, к подобной точке зрения можно было бы присоединиться, так как экология нуждается в термине, допускающем широкое толкование. Учитывая, однако, что «экосистема» употребляется и в строгом (узком) смысле слова, целесообразно в качестве термина, обозначающего любую группу взаимодействующих организмов, пользоваться выражением «экологическая система», а «экосистему» рассматривать в качестве синонима биогеоценоза. Это предложение было рассмотрено на Первом Всесоюзном методическом семинаре экологов (Свердловск, 1967 г.) и принято.

При беглом просмотре биогеоценологической литературы может создаться впечатление, что принципиальные дискуссии по проблемам этой молодой отрасли биологии позади. Споры ка-

саются хотя и важнейших, но принципиальных вопросов: о меньшей или большей степени интеграции организмов в биогеоценозе, о степени относительной их самостоятельности, о системе их объединения в биохорологические единицы более высокого ранга и т. п. Нередко эти споры достигают большого накала. Достаточно упомянуть о дискуссии, развернувшейся на страницах журнала *American Naturalists*, между Мардохом, Эрлихом и Берчем, с одной стороны, и Слободкиным, Хэрстоном и Смитом — с другой. Эта дискуссия ясно показала, что даже по таким вопросам, как наличие или отсутствие единых закономерностей, определяющих динамику численности отдельных трофических уровней в целом, нет даже намека на единство взглядов. А ведь этот спор имеет прямое отношение к определению самого понятия «биогеоценоз». От его решения зависит ответ на вопрос: можно ли трофические уровни считать первыми структурными единицами биогеоценоза, или это единицы чисто функциональные? В детали этого вопроса мы не считаем целесообразным вдаваться (это увело бы нас в сторону от основной темы), нам казалось лишь важным подчеркнуть неразработанность некоторых общих теоретических проблем биогеоценологии. Однако даже такие проблемы мы не относим к числу принципиальных, так как они не касаются главного — реальности биогеоценозов как надорганизменного уровня интеграции жизни.

Вопрос становится поистине принципиальным, когда сама эта реальность ставится под сомнение, когда ставится под сомнение реальность надорганизменного уровня интеграции жизни. Первые биоценологи проводили аналогию между биоценозом и организмом. Редко кто из современных авторов воздерживается от искушения подвергнуть эту точку зрения критике и с высоты современного уровня знания подчеркнуть различие между, допустим, функцией пищеварительной системы организма и функцией редуцентов в сообществе. Эта критика мне всегда казалась войной с ветряными мельницами. Наши научные предки не были столь наивными, чтобы понимать подобные аналогии буквально. Они стремились лишь подчеркнуть известную целостность надорганизменных биологических систем, которая возможна лишь при определенном балансе продуцентов, консументов и редуцентов и благодаря существованию определенных механизмов восстановления этого баланса при его нарушении.

Существуют, однако, и более серьезные критики концепции надорганизменных систем биологической интеграции. Для примера приведем анализ взглядов Боденхеймера (*Bodenheimer*, 1958), исследователя, которого смело можно отнести к числу основоположников современной экологии. Его трудно обвинить в незнании доступных современной науке фактов и концепций,

а глубина анализа — один из сильных элементов его творчества. Тем не менее Боденхеймер — один из активных противников концепции экосистем. Он утверждает, что «сообщество» — это лишь полезное эмпирическое понятие, а не динамическая надорганизменная реальность, что нет оснований полагать, что каждый организм сообщества связан с другим большей или меньшей степенью интеграции. Согласно Боденхеймеру, концепция биоценозов относится сейчас к царству философии, а не науки. Оставим на совести автора противопоставление философии науке и попытаемся подойти к его критике концепции биоценоза беспристрастно. Сделать это не трудно, так как Боденхеймер формулирует свои взгляды очень четко: организм биологически реален, так как в том диапазоне условий, в которых он вообще может существовать, он остается самим собой. В противоположность этому, изменение условий среды вызывает изменение сообщества.

Как ясно из предыдущего, я рассматриваю учение о биогеоценозе как одно из важнейших завоеваний современной биологии, но полагаю, что вопрос, поднятый Боденхеймером, заслуживает самого серьезного анализа.

Организм развивается согласно закодированной в зиготе программе, предусматривающей определенную норму реакции на изменение внешней среды. Отсюда различное фенотипическое выражение одинаковых генотипов. Поражает та щедрость, которую проявляет организм в процессе реализации генетической программы: тигра можно выкормить на витаминизированной каше, но он останется тигром. У других организмов изменения условий развития вызывают более заметные изменения, но даже возможный их диапазон генетически запрограммирован.

По сходному типу происходит и развитие первой надорганизменной системы — популяции, хотя она отнюдь не остается сама собой. Тем не менее тот же Боденхеймер в ее реальности не сомневается, считает популяцию основным объектом экологии.

Основные свойства популяции — ее генетический состав и экологическая структура — закономерно изменяются при изменении среды. Однако эти изменения не пассивны, популяция не глина, из которой среда лепит ту или иную форму. Это положение не самоочевидно. Если на отдельных участках, занятых популяцией, условия резко ухудшаются, то это ведет к локальному вымиранию животных — пространный структура популяции изменяется адекватно изменению среды; если весенний возврат холодов погубит неокрепший еще молодняк — изменится возрастной состав популяции и т. п. Создается впечатление, что среда активна, популяция — пассивна. Это впечатление ошибочно. Даже простейшая реакция популяции — интенсификация

размножения в ответ на гибель части животных — говорит о том, что популяция не беспомощна перед отрицательными факторами среды. В действительности же реакция популяции на изменение среды оказывается неизмеримо сложнее. Укажем лишь для примера, что снижение численности животных нередко ведет к изменению соотношения полов среди нарождающегося молодняка: рождаются преимущественно самки, а в **некоторых случаях самки, которые способны рождасть только самок.** Интересно, что это явление отмечено в разных группах животных, в частности у ракообразных и млекопитающих (Battaglia, 1965; Kalela a. Oksala, 1966) ¹. В результате популяция приобретает структуру, в наибольшей степени благоприятствующую быстрому восстановлению численности. Мы привели этот пример отнюдь не потому, что он наиболее отчетливо иллюстрирует активное приспособление популяции к изменению среды (можно было бы привести и более яркие примеры), а для демонстрации механизма популяционных реакций. Эти реакции так же, как и фенотипические реакции отдельных индивидов, закодированы, но закодированы не в отдельных геномах, а в общепопуляционном генофонде, который превращает популяцию в единое функциональное целое. Становится очевидным, что популяция не менее реальна, чем индивид. В безусловной реальности первой надорганизменной системы интеграции жизни нет возможности сомневаться.

Реальна ли вторая надорганизменная система? Очевидно, что саморегуляция биогеоценоза не запрограммирована. Более того, программы развития разных членов сообщества нередко противоречивы. Очевидно, что целостность (интеграция) второй надорганизменной системы основана на ином фундаменте, чем первой. И в данном случае при анализе удобно использовать в качестве исходного пункта критические заключения Боденхеймера, который пишет: «Внутри животного сообщества наблюдается взаимодействие между животными и растениями, но даже зачатки реальной интеграции членов биотического сообщества, биоценоза, в надорганизменную структуру крайне редки (и тогда моноспецифически). Как правило, каждый вид животного существует на своих собственных правах... Поэтому животное сообщество это полезная эмпирическая и статистическая концепция, средство описания жизни животных в разных местах обитания (habitats), но не динамическая, надорганизменная реальность». Нет нужды упрекать автора в том, что он не проводит четкой грани между понятием «сообщество животных» и «биоценоз», так как считает их лишь средством описания природных явлений. Важнее другое. Боденхеймер ищет основу

¹ На конкретных генетических механизмах этих интереснейших явлений нам нет здесь необходимости останавливаться.

интеграции видовых популяций в систему высшего порядка в прямых связях между видами, обнаруживает, что эта связь не всеобща и отрицает реальность надорганизменной интеграции. Между тем единство биоценоза определяется не прямыми связями между его компонентами (хотя они тоже существенны), а общностью геохимической и энергетической работы. Совместные действия составляющих биогеоценоз живых и косных компонентов создают специфику отдельных участков арены жизни, которая определяет не только возможность существования отдельных видов, но и характер их взаимодействия. Конкретный анализ этой проблемы не входит в нашу задачу¹. Нам важно было показать, что так как связь между членами «сообщества» определяется геохимическими и энергетическими процессами, то единственной реальной биологической системой выше популяции, которая может быть четко ограничена в пространстве и во времени, является биогеоценоз (в понимании В. Н. Сукачева, см. выше).

Это имеет прямое отношение к теме настоящей статьи, так как только на этой основе можно дать четкое определение двум другим экологическим понятиям. Биоценоз — это комплекс животных и растений данного биогеоценоза, биотоп — совокупность его неживых компонентов. В отношении понятия «биоценоз» достаточно сделать лишь несколько замечаний. Биоценоз реален как важнейшая структурная и функциональная единица биогеоценоза. Он обладает своими закономерностями развития, которые в настоящую эпоху развития жизни на Земле в значительной степени определяют развитие биогеоценозов в целом.

О понятии «биотоп» следует сказать подробнее, так как оно и до сих пор иногда смешивается с понятием «местообитание» (habitat). Кашкаров (1945), вслед за Хессе (Hesse, 1924), понимал под биотопом основную единицу арены жизни, сходную по характеру жизненных явлений и жизненным формам. Иной смысл вкладывается в это понятие терминологической комиссией Американского экологического общества. Под биотопом комиссия предлагает понимать минимальный участок арены жизни (microhabitat) внутри фитоценоза (травяной ярус, кустарниковый ярус и т. п.). Согласно этим представлениям, микориза и почвенные бактерии занимают разные биотопы. К. Браун-Бланке и его школа (Braun-Blanquet, Ravillard, 1932) по существу сводят в синонимы понятия место пребывания (Standort), место обитания (habitat) и биотоп. В словаре Хэнсона (1962) биотоп рассматривается как мельчайшее подразделение — habitat, очень однородное по среде, животным и растениям.

¹ Некоторые соображения по этому вопросу были нами опубликованы недавно (Шварц, 1967а, б).

Дэвис (Davis, 1960), правильно полагая, что понятие «биотоп» относится к сообществу, а не к виду, считает, тем не менее, возможным считать организм хозяина биотопом паразитов.

Становится очевидным, что строгое определение понятия «биотоп» может быть дано лишь на основе признания в качестве исходного понятия «биогеоценоз»: биотоп — не живые компоненты биогеоценоза. Этот подход к анализу экологических понятий оказывается плодотворным и при рассмотрении понятия «местообитание» (*habitat*).

Четкое определение содержания этого понятия было дан Кашкаровым (1945). Он справедливо утверждал, что термин «местообитание» следует применять только по отношению к виду (термина «стация» Кашкаров предлагал избегать). Эта (или близкая) точка зрения разделялась и разделяется многими экологами. Так, Шелфорд (1929) называл местообитанием место, которое занимает животное. Согласно рекомендациям Экологического общества Америки, местообитание следует понимать как тип места (*place*), где животное или растение живет. По Макфедену (1965), — это место, где следует искать животное. Может создаться впечатление, что в отношении термина «местообитание» большинство экологов придерживаются единой точки зрения. К сожалению, это не так. Ф. Клементс (Clements, 1905) понимал под местообитанием (*habitat*) все факторы среды, характерные для данной территории. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1932) считал, что этот термин можно применять как по отношению к виду, так и к сообществу. Близкая точка зрения выражена и в уже упоминавшемся нами экологическом словаре: местообитание — это сумма внешних условий территории, где обитает организм, популяция или сообщество (Hanson, 1962), а в руководстве Т. Льюиса и Л. Тэйлора (Lewis, Taylor, 1966) этим термином рекомендуются называть территории, сходные по климату, почве и растительности, которые соответствуют потребностям разных видов.

Этот список противоречий между взглядами разных авторов относительно понятия «местообитание» можно было бы продолжить. Отчетливо видно, что смешение понятий продолжается и по настоящее время. Путь к преодолению этой неразберихи — в признании биогеоценоза в качестве основной биохорологической единицы: биоценоз — живой компонент биогеоценоза, биотоп — среда биоценоза, местообитание — территория (или акватория), занятая определенным видом.

Попытки исторического анализа становления некоторых основных экологических терминов приводят к следующим выводам. Существуют два уровня систем биологической надорганизменной интеграции: популяция и биогеоценоз. Общим понятиям может быть дано точное и строгое определение. На этой основе возможно столь же четкое и строгое определение других эко-

логических понятий: биоценоз, биотоп, местообитание. Использование этих понятий не в их прямом смысле может только мешать развитию теоретической экологии и применению ее выводов на практике. Существует, однако, объективная причина, которая этому препятствует. Указанные термины не исчерпывают всего разнообразия явлений, с которыми приходится сталкиваться экологу. Отсюда — недостаточно строгое использование экологических терминов.

Выход из этого противоречия может быть найден применением «нейтральных» терминов. Мы уже касались этого вопроса, говоря об экологических системах. В заключение нам кажется полезным высказать некоторые дополнительные соображения, касающиеся терминов «местообитание» и «популяция».

Как ясно из только что сказанного, экологи, считающие возможным применять термин местообитание только по отношению к виду (а не к сообществу или к биоценозу), все-таки вкладывают в него разный смысл, что может привести к недопониманию. «Местообитание» — это место, где обитает животное данного вида, но это и «место, где следует искать животное», где оно может жить. Не нужно доказывать, что это не одно и то же. Нужен термин, который говорил бы о том, что условия среды на данном участке арены жизни удовлетворяют всем требованиям животных данного вида, независимо от того, заселен ли этот участок рассматриваемым видом, или нет. Мне кажется, что в данном случае можно было бы воспользоваться старым термином «станция». Этот термин, несмотря на разъяснения Кашкарова, искоренить не удалось. Им продолжают пользоваться, но употребляют его в разных смыслах. Первоначальное его значение, сформулированное на III Международном ботаническом конгрессе (Flauhault, Schröter, 1910), оказалось забытым (станция — это территория любого размера, комплекс условий которой допускает существование однородной растительности). Стацией стали называть «обычное местообитание определенного сообщества» (Braun-Blanquet, Pavillard, 1930), место встречи вида или особи (Braun-Blanquet, 1932). Сейчас «станция» чаще всего употребляется как синоним местообитания и, как правило, используют этот термин в качестве прилагательного («станциальное распределение вида»). Естественно, что пользоваться термином, которым обозначают столь разные биологические явления, затруднительно. Однако, если термин «станция» использовать в смысле «потенциальное местообитание», то он может оказаться полезным. Это легко пояснить примером. Утверждение: в лесостепной зоне местообитанием полевки-экономки являются осоковые заросли по берегам озер и рек, не точно: в ряде подобных мест экономки нет. Точнее будет слово «местообитание» заменить словом «станция». В тех условиях, когда описываются конкретные поселения вида,

уместно — «местообитание», так как описываются условия среды, где данный вид действительно существует, а не только может существовать.

Кажется также целесообразным использование терминов, аналогичных «популяции», в тех случаях, когда нет уверенности, что рассматриваемая совокупность животных действительно является формой существования вида (способна поддерживать численность в течение неограниченно длительного периода), а не представляет собой лишь часть популяции (микрораспространения) или, наоборот, группу популяций. В первом случае можно пользоваться словом «поселение» (поселение мышей отдельного здания или поселка, поселение лягушек определенного озера и т. п.), во втором — население (население водной полевки предтундрового редколесья, население углозуба водоемов южной тайги и т. п.). До тех пор, пока не получены доказательства, что рассматриваемое «поселение» животных действительно экологически самостоятельно, а рассматриваемое «население» действительно функционирует как единое экологическое целое, термина популяция полезно избежать. Его употребление может создать впечатление о завершенности исследования в тех случаях, когда его еще следует продолжать, так как выделение элементарных биохорологических единиц и изучение их функционирования и места в экономике природы в конечном итоге является основной задачей экологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Гиляров М. С. 1954. Вид, популяция и биоценоз. — Зоол. журн., 33, вып. 4.
- Гиневинский А. Г. 1963. Регуляция и приспособление организмов. В сб. «Глазами ученого». М., Изд-во АН СССР.
- Кашкаров Д. Н. 1945. Основы экологии животных. Изд. 2. Л., Учпедгиз.
- Макфедьен Э. 1965. Экология животных. М., изд-во «Мир».
- Морозов Г. Ф. 1926. Учение о лесе. Л., Госиздат.
- Наумов Н. П. 1955. Экология животных. М., изд-во «Сов. наука».
- Наумов Н. П. 1963. Экология животных. Изд. 2. М., изд-во «Высшая школа».
- Резолюция III экологической конференции. 1954. Киев.
- Сукачев В. Н. 1942. Идея развития в фитоценологии. — Сов. ботаника, № 1—2.
- Сукачев В. Н. 1964. Основные понятия лесной биогеоценологии. В кн. «Основы лесной биоценологии». М., изд-во «Наука».
- Сукачев В. Н. Биоценология и ее современные задачи. — Журн. общ. биол., 28, № 5.
- Шварц С. С. 1960. Принципы и методы современной экологии животных. — Труды Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР.
- Шварц С. С. 1967а. Экология животных. В кн.: «Развитие биологии в СССР». М., изд-во Наука.
- Шварц С. С. 1967б. Популяционная структура вида. — Зоол. журн., 46, вып. 10.

- Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park Th., Schmidt K. P. 1949. Principles of animal ecology. N. Y.
- Battaglia B. 1965. Advances and problems of ecological genetics in marine animals. — Gen. Today, v. 2. London.
- Bodenheimer F. S. 1958. Animal ecology to-day. Den Haag.
- Braun-Blanquet J. 1932. Plant sociology: the study of communities. Mc Graw-Hill.
- Braun-Blanquet J., Pavillard J. 1932. Vocabulary of plant sociology. Montpellier.
- Carpenter J. Q. 1962. An ecological glossary. N. Y. — London.
- Clements F. E. 1905. Research methods in ecology. Lincoln.
- Davis J. H. 1960. Proposals concerning the concept of habitat and a classification of tipes. — Ecology, 41, N 3.
- Du Ruetz G. E. 1930. Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. — Handbuch biol. Arbeitsmethoden. Abt. II, T. 5, H. 2. Lief. 320.
- Elton Ch. 1930. Animal ecology and evolution. Oxford. Ecol. Soc. America. Committee on Nomenclature, Tentative glossary of ecological terms. List P. 1, 1933, List P. 3, 1935.
- Flauhault Ch., Schröter C. 1910. Phytogeographical nomenclature reports and propositions. 11th Internat. Bot. Congr., Brussels.
- Friederichs K. 1930. Die Grundlagen und Gesetzmässigkeiten der land und forstwissenschaftlichen Zoologie. Bd. I. Ökologischer Teil. Berlin.
- Friederichs K. 1958. A definition of ecology and some thoughts about basic concepts. Ecology, 39, N 1.
- Haeckel E. 1866. Generelle Morphologie. Berlin.
- Hanson H. 1962. Dictionary of ecology. N. Y.
- Hesse R. 1924. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena.
- Kalela O., Oksala I. 1966. Sex ratio in the wood lemming. — Ann. Univ. Turkuensis, ser. A.
- Lewis T., Taylor L. K. 1966. Introduction to experimental ecology. London — N. Y.
- Möbius K. 1877. Die Auster und die Austernwirtschaft mit Karte. Berlin.
- Odum E. P. 1963. Ecology. N. Y. — London.
- Shelford V. S. 1929. Laboratory and field ecology. Baltimore.
- Tansley A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. — Ecology, 16, N 2.
- Thinemann A. 1925. Der See als Lebensseinheit. — Naturwissenschaften, 13.
- Uvarov B. P. 1931. Insects and climate. — Trans. Entomol. Soc. London, 79.
- Woodberry A. 1954. Principles of general ecology. N. Y.