Предыстория публикации текста книги Павла Михайловича Рафеса «Основы биогеоценологии» в журнале «Биосфера»

Э.И. Слепян

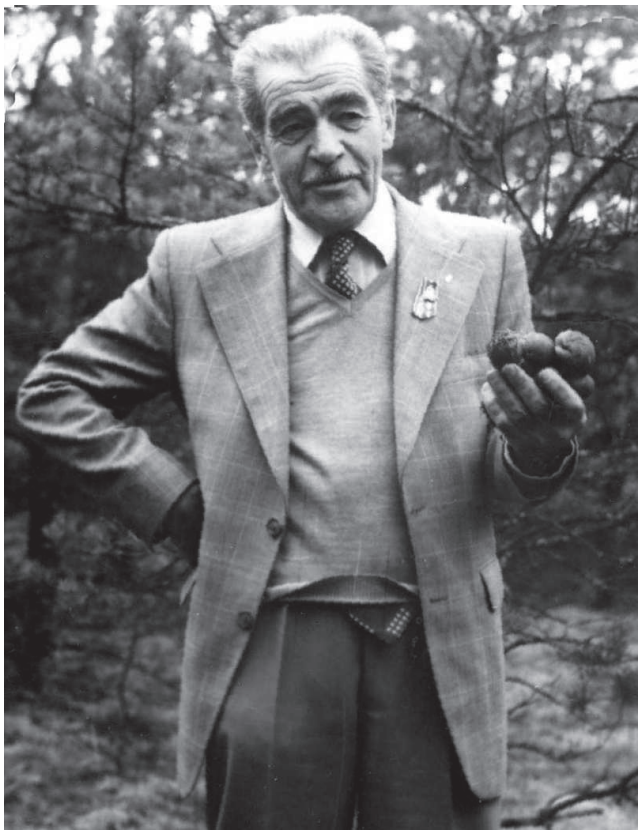
Машинописная рукопись Павла Михайловича была получена мной от его дочерей в 2009 г. по моей просьбе. Рукопись оказалась незавершенной, но даже в той ее части, которая сохранилась, она представляет значительный научный интерес. Ее было достаточно трудно читать из-за многих вставок и допечаток, и редакция журнала и я лично весьма признательны за обработку рукописи сотруднице журнала Вере Борисовне Куликовой.

Павел Михайлович Рафес (1903–1991) – ученый, лесной энтомолог по призванию и интересам, ученик академика Владимира Николаевича Сукачева, чье имя носит один из сибирских институтов Академии наук. В.Н. Сукачев – создатель лесной биоценологии, обосновавший ее принципы, методологическое и методическое содержание.

П.М. Рафес – человек с более чем достаточной личной судьбой и большого мужества. Известны, в частности, его военные воспоминания «Из записок переводчика дивизионной разведки», частично опубликованные в номере девятом журнала «Нева» в 2005 году.

Павлу Михайловичу в высокой мере были присущи научная принципиальность и гражданская справедливость. Подтверждение этому – его участие совместно с членом-корреспондентом АН СССР Раисой Георгиевной Бутенко, профессором Евпраксией Федоровной Гурьяновой и академиком АМН СССР Александром Ивановичем Серебровым в деятельности Комиссии по оценке исследований возглавляемой мной в Ботаническом институте Группы патологических новообразований у растений, когда предметом изучения стали реакции растений на действие химических канцерогенов. Эта комиссия была создана по распоряжению академика Бориса Евсеевича Быховского после того, как заместитель директора Ботанического института профессор М.С. Яковлев начал возражать против экспериментов с использованием химических канцерогенов.

Павел Михайлович – автор большого числа научных публикаций по разнообразным проблемам лесной энтомологии и познания природы леса в целом. В.Н. Сукачев привлек П.М. Рафеса совместно с Л.Г. Динесманом и Т.С. Перель к написанию в книге «Основы лесной биоценологии», опубликованной в 1964 г. (под редакцией В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса),



главы четвертой «Животный мир как компонент лесного биоценоза» (с. 216–299). В 1968 г. Павел Михайлович опубликовал монографию «Роль и значение растительноядных насекомых в лесу» (М.: Наука, 1968. – 235 с.), в 1980 г. – монографию «Биоценологические исследования растительноядных лесных насекомых» (М.: Наука, 1980. – 168 с.), в 1981 г. в издательской серии Всесоюзного института научной и технической информации ГКНТ и АН СССР «Итоги науки и техники. Серия Энтомология. Том 5» – монографический раздел «Взаимодействие лесных насекомых, повреждающих листья с кормовыми деревьями» (М.: ВИНИТИ, 1981. – С. 140–202).

Есть все основания полагать, что публикация сохранившихся глав рукописи П.М. Рафеса «Основы биогеоценологии» займет достойное место в рубрике «Наследие» журнала «Биосфера».

ОСНОВЫ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ
П.М. Рафес

Предисловие

Настоящая книга предназначена служить учебным пособием к курсу, который входит в программу студентов-дипломников географического факультета Московского университета, специализирующихся по кафедре биогеографии.

Курс «Основы биогеоценологии» разработан проф. Н.В. Дылисом, который начал его читать в 1965 г. Им же было написано под тем же названием первое учебное пособие к курсу (1978), опубликованное Издательством Московского университета и допущенное Министерством высшего и среднего специального образования СССР для студентов географических специальностей университетов.

С 1977 г. курс читает автор настоящей книги; в течение ряда лет преподавания содержание курса расширялось за счет введения новых тем. Эта расширенная программа опубликована в «Вестнике Московского университета. Серия 5. География» (1982, № 5, с. 24–28).

Основы биогеоценологии (иногда самостоятельно, а иногда как часть курса «Общая экология» или «Охрана природы») входят в программу обучения студентов географов и биологов не только Московского, но и Днепропетровского, Симферопольского, Казанского, Кубанского, Пермского и других университетов.

Содержание курса, с точки зрения автора, должно быть одинаковым как для географов, так и для биологов, но распределение учебных часов по разделам и общее их количество может колебаться в зависимости от того, в какой мере студенты знакомы с различными дисциплинами, с которыми связана биогеоценология.

Текст настоящей книги несколько превышает объем материала, излагаемого на лекциях, так как предполагается, что студент и после окончания университета может использовать книгу как справочное пособие. С этой точки зрения список литературы не разделяется на основные и дополнительные источники. Необходимая студенту информация из того или иного сочинения включена в текст: если читателю окажется нужным получить дополнительные данные, он по ссылке обратится к первоисточнику.

О первых двух главах мне кажется необходимым особо сказать несколько слов. Сущность биогеоценологии (не считая пары абзацев, которыми начинается первая глава) излагается в третьей главе. Остальной материал этих двух глав представляет собой изложение тех идей и концепций, которые стали основой представления В.Н. Сукачева о биогеоценозах и о специальной науке, посвященной их исследованиям. Идея существования природных систем складывалась с развитием не только биологии, но естествознания в целом, включая сюда и материалистическую натурфилософию.

Такой обзор ряда идей и концепций должен показать, как в разное время и в ходе различных исследований выдвигались положения, одни из которых стали общепризнанными, а другие и сейчас остаются спорными в биологии. Например, какая разница между живым и неживым, как возникла жизнь, как организмы взаимодействуют между собой и с косными телами, как они взаимодействуют со средой, где ее пределы в пространстве? Ответы на эти и на многие другие вопросы обсуждаются во многих науках и, в частности, в биогеоценологии.

Естественно, на лекциях кратко прослеживается лишь развитие идей с упоминанием авторов кардинальных воззрений, а в тексте книги студент сможет найти дополнительные сведения.

Выдержки, приведенные в тексте из публикаций на иностранных языках, даны в моем переводе.

В процессе работы над рукописью я обращался за консультацией по ряду специальных вопросов и получил ценные советы и указания от многих.

Всем им я приношу глубокую благодарность.

В тексте книги есть положения, которые другими авторами оспариваются; к некоторым из них приводятся предлагаемые мною трактовки вопроса. Замечания, которые будут мне сделаны после выхода книги из печати, я приму с благодарностью.

П. Рафес

Глава 1

Возникновение и развитие подходов к познанию взаимоотношений между организмами и средой

Только тогда можно познать сущность вещей, когда знаешь их происхождение и развитие.
Аристотель

Биогеоценология – одна из отраслей естествознания, т.е. совокупности наук о природе. Она изучает возникновение и жизнь биогеоценозов – природных систем, состоящих из живых и неживых компонентов; исследует строение этих систем, их развитие, взаимодействия и взаимозависимости их компонентов, связи между биогеоценозами и прочие вопросы, возникающие при изучении их деятельности. Биогеоценозы рассматриваются как элементарные единицы планетарной природной системы – биосферы.

Метод биогеоценологического исследования – учет и анализ явлений, происходящих в ценозах в характерные для каждого из них сроки, с целью прогнозирования, а в дальнейшем и управления теми или иными жизненными системами.

Понятия «биогеоценоз» и «экосистема» в принципе однозначны.

Биогеоценология возникла в ходе развития ряда наук о природе, обзору которых и посвящены первая и частично вторая главы курса.

Человеческое сознание формировалось в процессе накопления в первую очередь практических сведений: как добыть пищу, укрыться от неблагоприятных условий среды. Обеспечение примитивного существования зиждилось на познании съедобности или несъедобности тех или иных растений, на узнавании повадок животных, которых следовало опасаться или которые могли быть объектом охоты. Все пугающее и непонятное в своем окружении человек обожествлял; так возник пантеизм (греч. pan – всё и theos – бог) – многобожие.

Выявление различных свойств различных веществ породило знахарство, а знахарей считали умеющими использовать волю богов или даже преодолевать их могущество. Знахари становились наставниками, сочинителями жизненных правил, религиозных учений, жрецами.

Свыше 2500 лет назад, с появлением письменности и дальнейшим развитием культуры, возникла философия (греч. phileo – люблю и sophia – мудрость) – первая наука, по существу – толкования об устройстве окружающего нас мира. В Древнем Египте, Вавилонии, Индии, Китае, Греции, Риме и других странах мыслители искали первооснову мироздания, и через некоторое время выявились два крайних направления в мышлении. Одни философы склонялись к признанию того, что вещества – огонь, вода, земля, воздух – первооснова мироздания. Другие, например, грек Платон (427–347 гг. до н.э.), полагали, что реальный мир – лишь отражение мира идей. Так разделились соответственно материализм и идеализм (лат. materialis – вещественный и греч. idea – понятие). Второе направление было совершенно естественно поддержано религиозными деятелями. Жрецы во времена многобожия, а позднее – служители единого бога, действуя вкупе со светской властью или даже повелевая правителями, утверждали креационизм (лат. creatio – созидание) – сотворение всего сущего божьей волей.

Блестящим представителем античной материалистической философии был грек Гераклит из Эфеса (540–480 гг. до н.э.), учивший, что «мир единый из всего не был создан никем из богов и никем из людей, а был, есть и будет вечно живым огнем, закономерно воспламеняющим и закономерно угасающим». В.И. Ленин в «Философских тетрадях» (Собр. соч., т. 19, с. 34) написал об этом представлении Гераклита: «Очень хорошее изложение начал диалектического материализма». Огонь у Гераклита – принцип движения, а мир постоянно, но попеременно переходит из бытия в текущее небытие, а затем – в текущее бытие. Основной закон мира, по Гераклиту, – закон превращения в противоположность, в ходе которого и складывается единство и гармония. Закономерное начало, которому подчинено все в мире, Гераклит назвал логосом (греч. logos – слово, понятие, мысль, учение, разум), понимая этот термин как всеобщую закономерность.

Гармония окружающего мира (греч. harmonia), т.е. стройность, соразмерность и уравновешенность природы отмечалась многими древнегреческими философами, толковавшими законы природы, общества, мышления. Вполне естественно, что в те времена представления о гармонии в природе были очень расплывчаты и наивны. Приведем некоторые из этих воззрений.

Анаксагор (ок. 500–428 гг. до н.э.) основой всего существующего считал «семена всех веществ» – мельчайшие частицы, сочетания которых образуют тела; в философии укрепилось наименование таких частиц «гомеомериями» (греч. homeios – подобный и meros – часть). Однако, наряду с материалистическими воззрениями на природу, Анаксагор признавал внешней силой, управляющей гомеомериями, высший разум (греч. noos).

Эмпедокл (485–425 гг. до н.э.) говорил о происхождении организмов от случайного соединения рассеянных в мире органов, что могло приводить к появлению существ с телом одного вида и головой другого.

Демокрит (450 – ок. 370 гг. до н.э.) полагал, что их соединение зависит от условий среды, и лишь удачные соединения органов ведут к возникновению жизнеспособной организации. Демокрит развил представления Анаксагора, утверждая, что все вещи складываются из атомов (греч. atomos – неделимый). Движение, по Демокриту, неотделимо от материи; оно не имеет начала, но существует вечно. Качественное разнообразие свойственно не атомам, а телам.

Феофраста (IV–II вв. до н.э.) называют отцом ботаники; он объяснял своеобразие растительности разницей в местах произрастания, различиями почвенных и климатических условий.

Приведенные высказывания свидетельствуют о том, что древнегреческие философы-материалисты рассматривали природу в единстве и развитии.

Крупнейший античный философ-натуралист Аристотель (284–322 гг. до н.э.) сделал попытку дать научную классификацию организмов, начальные представления о единстве их строения и об их последовательной градации, о гомологии органов и об их равновесии, а также о компенсациях (лат. compensare – возмещать, уравновешивать) при их изменении. Представления Аристотеля оказали огром-

ное влияние на развитие многих наук. В частности, большой его заслугой была разработка логики как орудия всякого научного знания. Аристотель критиковал идеализм Платона, однако его собственная философия была в значительной степени идеалистической. Все существующее Аристотель объяснял четырьмя причинами: формальной, материальной, движущей и целевой. Материю он считал сущностью, но пассивной, а движущей – божественное воздействие, полагая, что движение – переход из возможности в реальность; такая двойственность в философии называется дуализмом (лат. duo – два). Исходя из того, что философские рассуждения Аристотель поместил в собрании своих сочинений после физических трактатов, он назвал философский раздел «метафизикой» (греч. meta – после), т.е. «после физики». Впоследствии метафизикой называли рассуждения о богах, о душе и т.д.

Многие философские представления развились в самостоятельные науки, однако этот процесс, как писал В.И. Вернадский (1977, с. 61), был достаточно сложным. «Философия всегда основана на разуме и теснейшим образом связана с личностью… Личность неотделима от философского размышления… Тысячелетним процессом своего существования философия создала могучий человеческий разум… выработала отвлеченные понятия, создала отрасли знания, такие как логика и математика, – основы нашего научного знания… Три или четыре центра создания философии… столетия и тысячелетия оставались друг другу неизвестными». Эти центры названы в том же труде: «…в Средиземноморье, в Месопотамии, в Северной Индии, в Южном и Среднем Китае, в Южной и Центральной Америке, вероятно и в других местах». Отличие научных утверждений от философских и религиозных – «общеобязательность и бесспорность правильно сделанных научных выводов, научных утверждений, понятий, заключений» (здесь и далее выделения Вернадского). Сила их в том, «что наука имеет свое особое строение и что в ней существует область… научных, эмпирически установленных фактов, эмпирически полученных обобщений, которые по своей сути не могут быть реально оспариваемы (там же, с. 69). «Основной… остов науки, далеко не охватывающий всего ее содержания, …состоит из 1) логики, 2) математики и 3) из научного аппарата фактов и обобщений» (с. 71). «Наука создалась и отделилась от… художественного вдохновения, религиозного мышления…, философии (с. 77). Установлено, что в области математики «халдейская научная работа шла в период с IV столетия до н.э. и до VI столетия н.э. в контакте с эллинской наукой… Едва ли много позже тоже как создания эллинского и индусского гения» были сформированы науки логические (с. 78). «Часть построений, логических представлений… должна относиться к философии» (с. 79). В другом месте той же книги (Вернадский, 1977, с. 116–117) указано, что философия, будучи наукой творческой и ищущей, приходит к выводам, которые необходимы ученому. Однако «философ принимает… естественное тело только как понятие… Ученый должен… быть в курсе философской работы, но… должен вносить в выводы философа поправки, учитывая отличия естественных тел, им изучаемых, от понятий о них». Добавим, что в таком же положении, как философ, находится и современный математик, моделирующий то или иное понятие. Особенно велика ответственность естествоиспытателя за правильное толкование явления, когда рассматриваемое философами и математиками понятие спорно, а исследователь имеет возможность аргументировать данными наблюдений или экспериментов.

Заметим, что под словом «наука» Вернадский явно подразумевал «естествознание», а под словом «ученый» – «естествоиспытателя».

В.И. Вернадский (1931) считал, что, делая обобщения или выдвигая гипотезы, естествоиспытатель сам становится в некоторой степени философом.

Логика (греч. logike) – наука о законах мышления – была создана Аристотелем, который тем самым открыл возможность философии стать наукой. Соблюдение законов логики придавало умозаключениям объективность, но лишь при обязательном наличии достаточного для анализа фактического материала. Таким образом философия, овладевая логикой осмысливания явлений окружающего мира, становилась наукой.

Математика (греч. mathematike, от mathema – познание) – наука о величинах, количественных соотношениях и пространственных формах. Поскольку осмысление накапливаемых данных невозможно без их количественной оценки, необходимость математики для любой науки совершенно очевидна. В настоящее время математика входит в естествознание и в другие науки не только для количественных оценок, но и для математического моделирования, для кибернетических методов анализа природных явлений.

Логика, порожденная философией, осталась ей близка, так как рассматривает мышление. Научная философия (в отличие от древней – созерцательной, а потому подчиненной личным соображениям) и логика устремились к объективной (лат. objectum – предмет), т.е. соответствующей реальным предметам и независимой от субъективных (лат. subjectum – познающее существо) оценок. Философия и логика были первыми гуманитарными (лат. humanitas – человеческая природа, образованность), т.е. в первую очередь общественными науками (в отличие от естественных и технических).

Математика, возникшая как представление о положительном числе предметов и о прямой линии (кратчайшем расстоянии между двумя точками), с течением времени изменялась и стала абстрактной (лат. abstraction – отвлечение), т.е. наукой теоретических обобщений. Однако, как и при своем зарождении, она имеет своим предметом реальные тела. В настоящее время математика, абстрагируясь от изученных взаимодействий и соотношений, выводит обобщенные правила этих явлений. Математический аппарат и математическая логика становятся необходимыми не только в физике и технологических науках, но и в естествознании.

Естествознание – совокупность наук о природе – исследует происходящие в ней явления, стремясь выявить законы их деятельности. Естествоиспытатели используют методы прямого наблюдения, измерения, описания, эксперимента, сравнения, индукции (лат. inducere – вести вовнутрь), т.е. изучения частных случаев как основы для общего вывода, дедукции (лат. de – из), т.е. умозаключений от общего к частному, синтезирования (греч. syntesis – сочетание, соединение), т.е. обобщения частных случаев, уста-

новленных аналитически или в наблюдениях, а также выдвижения гипотез. Во многих случаях данные естествознания используются в практике, но проводятся и такие исследования, которые необходимы для теоретических выводов.

Естественные науки называют еще и точными, подчеркивая измеримость их данных, и чистыми, т.е. теоретическими, в отличие от прикладных.

Остановимся теперь на некоторых научных представлениях, сложившихся в относительно близкие нам времена.

«Система природы» (“Systema naturae”) – так назвал шведский натуралист Карл Линней (1707–1778) свой труд, который прославил его на весь мир. Первый том этого сочинения вышел в 1735 г., а последний – в 1758 г.; перевод первой части первого тома с латинского на русский язык был впервые опубликован Петербургской академией наук в 1804 г.

Линней предложил деление всех организмов на три царства: растений, ископаемых и животных. «Царство животных отличается от двух первых чувствительностью; оно украшает землю, движется произвольно, дышит, размножается яйцами, возбуждается к действию голодом, чувством удовольствия и страдания; оно владычествует над царством растений, ископаемых и над самим собою, полагает пределы размножению и все содержит в равновесии (Линней, 1804, с. 4).

Обратим внимание на то, что Линней, как и древние мыслители, видел равновесие (гармонию) в природе, но объяснял его своеобразно – деятельностью животных.

Царство животных (ему посвящен 1-й том) Линней делил на шесть «статей»: млекопитающие, птицы, двустихийные, рыбы, насекомые, черви. Статьи разделяются на отряды, роды и виды.

Вступление к 1-му тому Линней (1804, с. 1) начинает следующими словами: «Предвечный, беспредельный, всеведущий и всемогущий бог: от смертных созерцаем быть не может, но мы зрим следы могущества и мудрости его в творениях природы, и даже в наималейшем из них коль великая открывается сила!»

Линней первым ввел системный подход к биологическим исследованиям. Слово «система» как в греческом, так и в латыни (на ней писали в те времена научные сочинения) обозначает буквально «целое, составленное из частей». На многих языках это слово понимают как «порядок, в котором по соответствующим рангам распределены обозначения понятий, относящихся к одной логической категории» (греч. kategoria – определение, суждение). Линней предложил биноминальные или бинарные (лат. bis – дважды и nomen – имя), т.е. двойные наименования (род и вид) всех живых существ и принцип обозначения. Научную дисциплину, посвященную установлению признаков, по которым организмы относятся к тому или иному виду, стали именовать систематикой.

Развитие экологических идей началось еще в первой половине XVIII столетия, когда распространилось представление о том, что все организмы связаны «бесконечными» цепями питания. Тогда Дж. Свифт (автор знаменитых «Путешествий Гулливера») написал стишок о том, что натуралист наблюдал под микроскопом, как на блохе паразитирует блоха поменьше, на второй – еще меньше, так же на третьей, и так до бесконечности.

К. Линнею принадлежит заслуга применения системного подхода и к экологическим исследованиям. Он опубликовал «Речь об увеличении населения Земли» и «Академический трактат об экономике природы» соответственно в 1744 и 1749 гг. Приведем латинское название второго труда – “Specimen academicum de oikonomia naturae”, чтобы заострить внимание на древнегреческом слове oikonomia (oikos – дом, nomes – закон), вошедшем во многие современные языки. Его переводят на русский как «экономия»; по существу же этих публикаций и по смыслу греческого слова речь идет о «законах управления хозяйством». По-русски это понятие обозначается словом «экономика» и применяется в обществоведении как совокупность отношений, на которых основан общественный строй, а в экологии – как совокупность взаимодействий и взаимозависимостей в природе. «Экономия» же на русском языке имеет значение «бережливость».

В названных двух сочинениях Линней рассматривал размножение, сохранение и разрушение, происходящие в царствах растений и животных, как «явления поддерживающие экономику природы». Таким образом, он выдвинул, в сущности, экологическую теорию сочетания функциональных групп соответствующих друг другу, отметил наличие конкуренции между видами растений. При этом он пришел к выводу, что если бы растения не служили для избирательного питания насекомых, то одни их виды вытеснили бы другие; этим была подчеркнута регуляционная роль насекомых. Приведенными высказываниями Линней дал первое представление об уравновешенности в природе.

Экологические предпосылки учения об эволюции сформулировал также французский натуралист Ж.Л. Бюффон (1707–1788), который приписывал большое значение климату и питанию. Защищая представление о балансе в природе, Бюффон писал, что если наступает значительное размножение каких-нибудь видов (в результате повышения плодовитости) или их количество уменьшается (от плохих погод, воздействия хищников или уменьшения доступной пищи), то включаются силы, которые восстанавливают природное равновесие.

Ж.Б. Ламарк (1744–1829) – другой французский натуралист – в 1802 г. предложил термин «биология» (греч. bios – жизнь и logos – учение) – «наука о жизни»; составляющие это слово частицы в значениях «жизненный» и «наука» вошли во множество терминов. Ламарк выпустил в 1809 г. двухтомную «Философию зоологии» (русский перевод 1955). Она была первым капитальным трудом, показавшим зависимость живых существ от условий среды (климата, почвы, пищи, света, тепла и др.). Этому факту, писал Ламарк (1955, с. 331–332), «до сих пор не уделяли заслуживаемого им внимания… Влияние обстоятельств на тела, обладающие жизнью, проявляется всегда и повсюду, и если нам трудно бывает обнаружить его, то это… только потому, что результаты этого влияния становятся заметными… лишь по прошествии долгого времени». Ламарк показал происхождение сложных организмов от менее развитых, а также приспособленность организмов к условиям существования. Его, по существу, материалистическое эволюционное учение нанесло сильный удар по идеалистическим воззрениям, господствовавшим в

естествознании и философии в начале XIX столетия. К сожалению, термин «ламаркизм» нередко связывают лишь с ошибочной идеей Ламарка о наследовании признаков, приобретенных под влиянием изменяющихся жизненных условий.

Швейцарский ботаник О.П. Декандоль (De Candölle, 1778–1841) разработал новые естественные принципы систематики растений, написав физиологию (и включив в нее экологию) растительных организмов. Он еще до Дарвина придавал большое значение борьбе за существование и указал на конкуренцию как на одну из причин географического распространения растений. Возможно (Эгертон, 1978), что эта мысль могла быть навеяна Мальтусом (английский экономист, утверждавший, что размножение организмов опережает рост их ресурсов).

Мысль о значении конкуренции высоко оценил английский геолог Ч. Лайель (1797–1875), развивавший теорию исторической геологии на разносторонних данных о природе, в частности, о распространении и вымирании видов; конкуренцию он считал важным фактором вымирания, и внушил эту мысль Дарвину. Под большим впечатлением от работ Линнея, отвергая идеи Ламарка об эволюции и изменчивости видов, Лайель полагал, что хищники питаются преимущественно теми видами, которые размножились в избытке; таким образом восстанавливается баланс в природе. Как видно, идея гармонии продолжала развиваться.

Предшественниками Дарвина в России были К.Ф. Рулье (1814–1858) и А.Н. Бекетов (1825–1902). Первый из них, зоолог, развивал концепцию о возникновении органического мира из неорганического, о постепенном естественном изменении организмов и формировании многообразия существ под влиянием внешних условий («основной закон жизни»), о наследственности и изменчивости как основных свойствах живых организмов. А.Н. Бекетов в работе «Гармония в природе» (1858) приводил интересные данные об изменении растений в различных условиях существования.

Эволюционное учение Чарлза Дарвина (1809–1882) имело своей основой материалы, собранные им в длительном путешествии на корабле «Бигль». Двадцатидвухлетним молодым человеком Дарвин принял приглашение на должность натуралиста в экипаж этого экспедиционного судна; плавание на нем стало началом его научной деятельности естествоиспытателя. За пятилетний срок (1831–1836) «Бигль» обогнул с юга материк Южной Америки, прошел воды Австралии, Новой Зеландии, южную оконечность Африки.

Дарвин собирал зоологические, палеонтологические и ботанические коллекции, занимался и геологическими наблюдениями.

Первый набросок теории эволюции – своего главнейшего произведения – Дарвин сделал в 1842 г. Осмысливая накопленные наблюдения над жизненной деятельностью организмов и их приспособлениями к среде обитания, сопоставляя их с данными об искусственном отборе, он пришел к выводу, что в природе осуществляется чрезвычайно сложный эволюционный процесс. Этот процесс, по сходству с селекцией, Дарвин назвал естественным отбором.

«Я проделал около половины работы… – пишет Дарвин (1939, с. 228), – когда в начале лета 1858 г. м-р Уоллес прислал мне свой очерк «О стремлении разновидностей к неограниченному отклонению от первоначального типа»; очерк содержал в точности ту же теорию, что и моя. М-р Уоллес выразил желание, чтобы я – в случае, если я отнесусь одобрительно… – переслал его… Лайелю. Обстоятельства, при которых я согласился… на опубликование извлечения из моей рукописи (1844) и моего письма к Аза Грею от 5 сентября 1857 г. одновременно с очерком Уоллеса, были изложены в… 1858 г.» в Трудах Линнеевского общества.

Книга “On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life” («Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение рас, избранных в борьбе за жизнь») вышла в 1859 г. и быстро разошлась. В каждое новое издание Дарвин вносил исправления и дополнения; только шестое (1872) стало окончательным. На русском языке эта книга впервые вышла в 1864 г. В тексте настоящего пособия ссылки даны на перевод под ред. К.А. Тимирязева (Дарвин, 1937).

Заметим, что мы привыкли к переводу выражения natural selection словами «естественный отбор», но правильно было бы писать «природный»; эти слова почти синонимы, но первое воспринимается лишь как «не искусственный», а второе уточняет – «выполненный самой природой». Еще одно замечание: если стремиться к тому, чтобы название соответствовало сущности книги, следовало бы писать не «происхождение», а «формирование и совершенствование» видов; так точнее передается идея книги. Сам Дарвин подчеркивал, что происхождением живых существ он не занимался.

«Происхождение видов» стало основой современной теории эволюции (лат. evolutio – развертывание); вместе с тем неопровержимость дарвиновской концепции многое потеряла от метафоричности (греч. metaphora – перенос) и антропоморфности (греч. anthropos – человек и morphe – форма) его терминов; они уподобляют природные явления отношениям в человеческом обществе.

Неоспоримы приведенные выше указания В.И. Вернадского на то, что науке необходима объективность, «отделение от художественного вдохновения»; образность терминов лишает их точности, а вместе с тем – необходимой «общеобязательности и бесспорности».

В «Происхождении видов» Дарвин (1937, с. 157) писал, что выражение «борьба за существование» он применяет в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также подразумевая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в обеспечении себя потомством». Неуспех особи в выполнении всех жизненных функций приводит к ее гибели. На той же странице читаем: «Старший Декандоль[1] и Лойель глубокомысленно указывали на то, что все живые существа подвергаются жестокому соревнованию». Пока это заключение «не вкоренится в нашем уме, вся экономика природы со всеми относящимися явлениями распределения, редкости, изобилия, выживания и смертности будет представляться нам как бы в тумане или будет совершенно неверно нами понята». В той же книге (с. 169): «Все органические существа

[1] Ссылка на О.П. Декандоля, который кратко упомянут в обзоре биологических работ додарвиновского периода.

стремятся к размножению в геометрической прогрессии; …каждое из них… вынуждено бороться за жизнь и подвергаться значительному истреблению».

Сравнивая цитаты, касающиеся борьбы за существование и конкуренции, нетрудно заметить, что оба выражения указывают на трудности, с которыми сталкиваются организмы в процессах своей жизненной деятельности. К сожалению, Дарвин не уточнил, в чем выражается их деятельность и каковы возникающие перед ними препятствия. Нам придется еще вернуться к этому вопросу во 2-й главе.

Совпадение идей Дарвина и Уоллеса неопровержимо свидетельствует о том, что представление о естественном отборе уже назрело и идея эта в середине XIX столетия «висела в воздухе». Подготовленность научного мышления к концепции естественного отбора подтверждается и тем, что английский философ Г. Спенсер в своих трудах по биологии излагал эволюционные взгляды, которые положительно воспринял Ч. Дарвин. После выхода в свет «Происхождения видов» Г. Спенсер защищал и пропагандировал дарвинизм. В его двухтомнике «Основания биологии» (1864; цит. по русск. переводу 1870, с. 333) было, в частности, написано: «Выживание приспособленнейших… есть то, что м-р Дарвин назвал естественным подбором или сохранением благоприятствуемых рас в борьбе за существование». Подготовляя одно из очередных изданий «Происхождения видов», Дарвин писал: выражение Г. Спенсера «переживание наиболее приспособленного более точно» (Дарвин, 1937, с. 57). Поскольку Дарвин признал, что выражение Спенсера точнее отражает действительность, дарвинисты обязаны, говоря «естественный отбор», принимать во внимание, что оно означает сохранение в популяциях лучших особей, т.е. формирование и постоянное совершенствование популяционных фенотипов.

Известно, что не все идеи Дарвина оказались безошибочными.

Дарвин поддерживал концепцию Мальтуса, считавшего возможным «перенаселение» Земли, приводящее к недостатку ресурсов. К. Маркс отметил, что «Дарвин в своем превосходном сочинении не видел, что он опрокинул теорию Мальтуса» (Маркс К., Энгельс Ф., Соч., 2-е изд., 1963, т. 26, с. 127). «Геометрическая прогрессия в размножении организмов регулируется естественным отбором».

Ошибочной была теория «пангенезиса» (греч. pan – всё и genesis – происхождение, развитие), т.е. «происхождения из всего» (из любой части родительского организма). Было предположено, что наследование всех анатомических и физиологических свойств организма обеспечивается через «геммулы» (лат. gemmula – маленькая почка), которые отделяются каждой клеткой организма и передаются его половым клеткам. Впоследствии Дарвин согласился с критикой этой гипотезы. Однако велика ли ошибка автора «Происхождения видов», если вспомнить, что гипотеза была выдвинута, когда сама генетика (кстати сказать, тогда еще не признававшая теорию Дарвина) не имела сформулированной теории наследственности.

Дарвин допустил ошибочную ссылку на метафизическую формулировку «Природа не делает скачков» (“Natura non facit saltum”). Однако вся теория видообразования доказывает постоянную смену старых форм новыми; поэтому следует полагать, что Дарвин опровергал лишь «возможность резких… не подготовленных биологическими взаимодействиями, скачкообразных изменений» (Шмальгаузен, 1969, с. 125).

Вряд ли указанные ошибки можно считать умаляющими огромное значение принципиальных положений Дарвина для развития биологии и философии. «Материализм теории Дарвина выражается в том, что вся эта теория… построена на существовании одних только материальных факторов. Эти факторы подверглись исключительно глубокому исследованию» (Шмальгаузен, 1969, с. 123).

Почти тотчас после опубликования «Происхождения видов» Ф. Энгельс писал К. Марксу: «…До сих пор никогда еще не было столь грандиозной попытки доказать историческое развитие в природе, да к тому же еще с таким успехом» (Маркс К., Энгельс Ф., Соч., 2-е изд., 1963, т. 269, с. 424). А разбирая эволюционный процесс в изложении Дарвина, Ф. Энгельс пишет: «Можно рассматривать наследственность как положительную, сохраняющую сторону, а приспособление – как отрицательную сторону, постоянно разрушающую унаследованные признаки; но с таким же правом можно рассматривать приспособление как творческую, активную, положительную деятельность, а наследственность – как оказывающую сопротивление, пассивную, отрицательную деятельность» (Маркс К., Энгельс Ф., Соч., 2-е изд., 1963, т. 20, с. 526).

К. Маркс в ответе Ф. Энгельсу отметил, что «эта книга дает естественноисторическую основу для наших взглядов» (Маркс К., Энгельс Ф., Соч., 2-е изд., 1963, т. 30, с. 102). В письме же Лассалю от 16 января 1861 г. К. Маркс написал о «Происхождении видов»: «…Здесь впервые нанесен не только смертельный удар «телеологии» в естествознании, но и эмпирически объяснен ее рациональный смысл» (Маркс К., Энгельс Ф., Соч., 2-е изд., 1963, т. 30, с. 475).

Диалектический материализм – философская основа марксизма-ленинизма, наука о наиболее общих законах движения и развития природы, общества и мышления. Мы обращаемся к этой науке непосредственно после учения Дарвина, во-первых, потому, что Маркс и Энгельс (как было отмечено в конце предыдущего раздела) признали «Происхождение видов» крупнейшим трудом, доказавшим историческое развитие в природе и давшим естественноисторическую основу для их философских воззрений. Во-вторых, именно здесь уместно посвятить внимание диалектическому материализму потому, что это учение было разработано примерно в то же время, когда назревали идеи, сформулированные Дарвином.

В XV–XVIII столетиях естественные науки накопили много материала, который был характерен тем, что большая часть исследований была проведена без учета возникновения того или иного явления, его движения, развития, связи с другими. В те времена многие натуралисты размышляли как философы-метафизики, были под значительным воздействием религиозных идей, т.е. креационизма, и естественно склонялись к идеализму.

Идеалистическое направление достигло наилучшего выражения в трудах немецкого философа Г. Гегеля, появившихся в начале XIX века. Основой мира Гегель признавал абсолютную идею, развивающуюся по диалектическому принципу.

Диалектикой (греч. dialegosthai – вести беседу, спорить) в древности называли искусство добивать-

ся истины, преодолевая противоречия. В античной философии было выдвинуто понятие триады (тройственного соединения): тезис (положение), антитезис (противоположение), синтезис (сочетание); по смыслу – «в споре рождается истина».

По Гегелю, смысл элементов триады соответственно: чистые логические сущности, инобытие идеи – природа, конечный человеческий дух. Диалектический смысл развития был подкреплен законами: перехода количества в качество, взаимопроникновения противоположностей, отрицания отрицания.

Диалектический метод Гегеля привлек молодых Маркса, Энгельса и еще многих сторонников, но с идеалистической направленностью гегелевской философии основатели марксизма согласиться не могли.

К. Маркс (1818–1883) и Ф. Энгельс (1820–1895) отвергли гегелевскую философию и поставили диалектику на материалистическую основу. В вопросах естествознания они в большой мере использовали теорию Дарвина. В.И. Ленин развил диалектический материализм и выделил его основное учение о единстве и борьбе противоположностей. Диалектический материализм дает научное понимание объективной действительности и вскрывает законы ее развития, используя опыт всех наук. Единство мира диалектический материализм определяет взаимосвязанностью и взаимообусловленностью всех форм происходящего в нем движения материи как во времени, так и в пространстве. Единство мира характеризуется наличием в нем противоположностей, между которыми происходит борьба. Субъективная диалектика (развитие нашего мышления) отражает объективную диалектику (развитие объективного мира). О развитии мышления В.И. Ленин пишет в «Философских тетрадях» (Собр. соч.): «Процесс познания объективно содержит три стороны, три члена: природу, познание, мозг человека; форму отражения природы в познании человека».

Со второй половины XIX века Ф. Энгельс повысил свое внимание к естественным наукам, стремясь раскрыть диалектическую сущность природных явлений. В книге «Анти-Дюринг» (1878) были изложены его представления о естествознании, но венцом обобщения естественных наук с позиций диалектического материализма была незаконченная рукопись Ф. Энгельса «Диалектика природы». Записи, сделанные в тесном контакте с К. Марксом с 1873 по 1882 гг., были после кончины Ф. Энгельса утаены; книга вышла в свет в 1925 г. в Москве. Ее основные положения: неразрывность материи и движения (как формы бытия материи); качественно различные формы движения, изучаемые механикой, физикой, химией, биологией; диалектические переходы от одной формы движения к другой и соответственно от одной науки к другой.

Напомним положение Ф. Энгельса из «Диалектики природы»: «Вся... природа образует некую систему, некую совокупную связь тел... В том обстоятельстве, что эти тела находятся во взаимной связи, уже заключено то, что они воздействуют друг на друга, и это... и есть именно движение».

Концепция диалектического материализма базируется на каузальном (лат. causa – причина), т.е. причинном рассмотрении происходящих в мире явлений.

В «Диалектике природы» Ф. Энгельс поясняет, что диалектическая логика выводит формы суждений и умозаключений «одну из другой, устанавливает между ними отношение субординации, а не координации, она развивает более высокие формы из нижестоящих»; согласно значению латинских слов sub – под, ordinatio – приведение в порядок и cum – совместно, речь идет о подчинении и согласовании.

Религиозные деятели и светские власти во всех странах значительно способствовали подавлению материалистического мышления в древности, в средние века и до недавнего времени. По мнению Ф. Энгельса (Маркс К., Энгельс Ф., Соч., 2-е изд., т. 20, с. 347), знаменитое сочинение Коперника «Об обращении небесных сфер», напечатанное в 1543 г., было началом освобождения естествознания от теологии (греч. theos – бог). Католическая церковь в 1616 г. запретила чтение книги Коперника. Галилей, развивавший взгляды Коперника, 9 лет провел в тюрьме как узник инквизиции; книги его также были запрещены.

Исходя из принципов диалектического материализма, в числе основных задач естествознания следует считать: изучение жизненных систем как природных единств; выявление в них всех форм движения материи; определение причин и особенностей каждой из этих форм; раскрытие имеющихся в данной системе противоположностей и выяснение форм их сосуществования.

Советские естествоиспытатели признают диалектический материализм философией естествознания. Следует пожалеть, что недостаточное обращение к трудам классиков марксизма привело, например, к задержке биологических исследований в развитие приведенной выше идеи Энгельса о системности природы.

Эрнст Геккель (1834–1919) – крупный немецкий зоолог – через 7 лет после опубликования «Происхождения видов» выпустил в свет (Haeckel, 1866) «Общее описание развития организмов на основе реформированной Ч. Дарвином теории эволюции». Обратим внимание на слово «реформированной»; Геккель считал, что Дарвин выявил значение понятия «естественный отбор» и тем самым обосновал и развил, т.е. «реформировал» эволюционную концепцию, которую сформировал Ламарк. В своем капитальном труде Геккель развивал основные идеи Дарвина и на их основе переосмысливал состояние биологических наук; он указывал их недочеты и вместе с тем пути, по которым им следует идти далее. В частности, Геккель разработал основы экологии.

Критикуя физиологию, Геккель (Haeckel, 1866, с. 286–287) отмечает, что эта наука рассматривала почти исключительно способности организмов к самосохранению (поведение особей и видов, питание, размножение) и функции, связывающие отдельные части организма между собой и с организмом в целом. Связи же со средой, участие особи в «домоводстве природы» (Haushalt der Natur), т.е. в ее экономике, в значительной мере упустила; весь комплекс относящихся сюда фактов был предоставлен некритичной «естественной истории».

Этот пробел теперь заполнен работами Дарвина. Теория естественного отбора и происхождения видов показывает, что сложные взаимодействия организмов со всеми органическими и неорганическими условиями среды осуществляются не по планам создателя, а под воздействием существующей материи с ее невообразимыми особенностями, постоянно изменяющимися во времени и пространстве. Теория Дар-

вина разъясняет и механизмы воздействия организма на среду, которая представляет собой ряд неуклонно действующих факторов. Тем самым Дарвин подготовил монистическую основу экологии (там же, с. 287); она была монистической, поскольку признавала единый стимул возникновения экологических явлений, но этим стимулом было не божественное провидение, а взаимодействия организмов и среды. До настоящего времени физиологическая наука в наибольшей мере пренебрегала экологией и хорологией.

ЭКОЛОГИЯ (греч. oikos – домоводство) по Геккелю – наука взаимодействия организмов со средой, а хорология (греч. chore – пространство) – наука о распределении организмов в пространстве; этот термин охватывает и их географическое распределение, т.е. биогеографию, и учение о природных зонах. В биологическую литературу вошел термин «хора», или «биохора» в понимании «пространство, характеризующееся общностью условий обитания».

Подчеркнем, что, вводя ранее не существовавшие наименования двух дисциплин, Геккель относил их к физиологии. Он считал, что взаимодействия организмов со средой их обитания, как и распределение в различных жизненных условиях, зависит от их физиологических потребностей и реакций.

По современным взглядам не принято экологию и хорологию относить к циклу наук физиологических. Однако восприятие всех воздействий среды на организмы, а также реакции последних бесспорно осуществляются физиологическим аппаратом. В ходе приспособления живых существ в первую очередь формируются физиологические функции. Следовательно, роль физиологии в обеих предложенных Геккелем дисциплинах бесспорно очень велика. К сожалению, и сейчас экологи уделяют ей недостаточно внимания.

Геккель (там же, с. 286–287) считал важными следующие неорганические (физические и химические) условия среды: климат (свет, тепло, влажность и атмосферное электричество), неорганическую пищу, особенности воды, почвы и т.п. Из органических же важны взаимоотношения каждого живого существа со всеми другими, поскольку они способствуют или препятствуют его питанию, устройству укрытий и удовлетворению прочих потребностей. Все они важны для адаптирования (иногда с глубокими преобразованиями организма).

Геккель выделил группу приспособлений, которые он назвал «прямыми» (с. 196). К ним он относил изменения в способе питания организма, возникшие вследствие того, что в течение некоторого периода в онтогенезе (греч. on – существо и genesis – происхождение, развитие), т.е. в жизни особи, значительно менялись условия обитания. В настоящее время изменение в характеристике особи, возникающее в онтогенезе, называется «благоприобретенным» и не относится к приспособлениям, а лишь к реакциям на воздействие среды; по наследству оно не передается.

«Прямым» приспособлениям были противопоставлены «косвенные» – проявляющиеся только у потомков. В современном понимании именно «косвенные» (по Геккелю) представляют собой наследственные изменения, сохраняемые естественным отбором вследствие их благоприятного значения в борьбе за существование.

Геккель сформулировал ряд законов адаптации, первый из которых утверждает, что все особи одного вида даже при большом общем сходстве все-таки в чем-нибудь различаются между собой (с. 202). При колеблющихся или необычных условиях питания, создающихся в некоторые периоды, потомки могут чрезвычайно (до уродливости) отличаться от родителей (с. 204). Колебания в упитанности особей у видов, размножающихся половым путем, вызывают изменения гениталий (органов размножения), что ведет к изменению потомков (с. 206–207). Изменения могут быть химическими, морфологическими, физиологическими и пр.; возникают они в ходе приспособления отдельных особей к каким-либо особенностям в условиях существования. При этом изменения могут быть столь же неограниченно многообразны, сколь и воздействия среды, которые различаются качественно – по особенностям питания, восприятию тепла и т.д., а также количественно – по силе, длительности, повторяемости и пр. (с. 208–217).

Особый интерес представляет «закон совокупного, или кумулятивного (лат. cumulatio – накопление) приспособления» (с. 209–210): «Различное количество пищевых ресурсов, света, тепла, влажности оказывает определенное воздействие на величину, окраску, форму и внутренние особенности живых существ, их морфогенез и физиологические функции... Каждое изменение среды, в частности корма... приводит к соответствующим изменениям организма: в особенностях реакций они проявляются более отчетливо, чем в особенностях формы» (с. 209–210). В формировании признаков каждого организма играют роль и наследственность (атавизм), и изменчивость, т.е. возникновение новых приспособлений (с. 223).

К сожалению, в современных публикациях на английском языке встречается наименование экологии «наукой о среде» (environmental science). По-видимому, оно порождено распространенным пониманием слова oikos как «среда».

Представление Геккеля об экологии как о науке, изучающей взаимодействия живых существ со средой и их участие в экономике природы, гораздо глубже.

На русский язык переведено лишь несколько произведений Геккеля; заслуживают внимания «Естественная история миротворения» (русский перевод (1908а) с 10-го немецкого издания 1902 г.) и «Чудеса жизни» (перевод (1908б) со 2-го немецкого издания 1906 г.). В развитие понятия экологии Геккель приводит известный пример дарвиновской цепи питания «клевер – шмели – мыши – кошки» и дополняет его фразой: «Можно... утверждать, что у всякого животного и у всякого растения существует масса таких взаимных отношений. Однако мы редко бываем в состоянии открыть эту цепь и увидеть... связь так, как в приведенном примере» (Геккель, 1908а, с. 186). «Экология... наука о домохозяйстве организмов, об их жизненных нуждах и их отношениях к прочим организмам, совместно с которыми они живут (биоценоз, симбиоз, паразитизм)» (Геккель, 1908б, с. 45). Геккель был убежден в важности приспособлений как к органической, так и к неорганической среде; вторую, как он считал, Дарвин недооценивал. Геккель оценивал приспособления по степени облегчения физиологического функционирования с улучшением результатов при наименьших затратах энергии. Он подчеркивал, что по этим показателям сходны акции как хищника, так и жертвы.

В своем основном труде Геккель (Haeckel, 1866, с. 235) высказал мысли, которые можно считать предвидением представления о биоценозе: «Часто количество и состав всех организмов, которые живут... в одном и том же пространстве, взаимно обусловлены, и поэтому каждое изменение количества и свойств отдельного вида влечет за собой изменение остальных, взаимно с ним связанных. То, что эти взаимоотношения организмов очень важны и что они оказывают большое влияние на изменение и приспособление видов, ...первым со всей остротой указал Дарвин. К сожалению, нам почти неизвестны эти весьма запутанные взаимоотношения организмов, так как до сих пор мы почти не обращали на них внимания, хотя в действительности они представляют необозримую, интересную и важную область».

Геккель предложил использовать в исследованиях «тройной параллелизм» – сопоставление данных эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии.

Г.А. Новиков (1970) прав, опровергая авторов, считающих Э. Геккеля лишь популяризатором дарвинизма. Он, как и другие «дарвинисты первого набора» – Т. Гексли, А. Уоллес и др., а у нас – А.Н. Бекетов, К.А. Тимирязев и др., – развивал дарвинизм и дополнял его идеями, вытекающими из основных концепций Ч. Дарвина.

Разделение биологии на ряд наук, исследующих природу различных естественных тел, началось еще до формирования научного естествознания, т.е. в период философских размышлений о природе. Однако уже тогда, наряду с накоплением сведений о минералах, о жизни животных и растений создавались представления о мире в целом, о сущности воды, огня и прочих физических явлений, а также об их взаимодействиях. Линней в «Системе природы» (1735–1758), кроме царств растений и животных, предусмотрел царство ископаемых; их изучение стало предметом будущей палеонтологии, которая формировалась отдельно от ботаники и зоологии. В 1802 г. Ламарк предложил понятие биологии как науки о живых существах; уже к тому времени она объединила группу наук, так как ботаника и зоология выделили анатомию и физиологию растений и животных. Появились основания для формирования других новых дисциплин.

Попытаемся понять сущность выделения новых научных дисциплин. В ходе изучения какой-нибудь проблемы в уже развившейся науке выясняется необходимость более подробного рассмотрения возникших в ней частных вопросов; для этого вырабатываются соответствующие методы исследования, и таким образом раздел вырастает в самостоятельную дисциплину. Так, например, в циклах ботаники и зоологии формировалась экология растений и животных.

На данных анализа зависимости организмов от климата, почвы, пищи и пр., а также на анализе приспособлений к этим условиям Ламарк построил свою теорию эволюции. Дарвин, осмысливая приспособления в ходе борьбы за существование, обостренной конкуренцией, сформулировал теорию естественного отбора наиболее приспособленных. Геккель разработал законы приспособления, согласно которым формируются фенотипы (греч. phainein – появляться), т.е. наборы признаков у особей конкретных популяций – локальных совокупностей особей того или иного вида организмов. Естественно, методом исследования популяций стало количественное изучение адаптаций, накапливаемых особями, колебаний их численности, взаимодействий между популяцией и средой и пр. (понятие популяции мы обсудим подробнее в следующей главе).

Экология растений, как определенное направление исследований, зародилась в ботанике несколько ранее, чем в зоологии.

Немецкий натуралист А. Гумбольдт в «Идеях по географии растений» (1805) писал о зависимости растений от климатических условий. Швейцарец О.П. Декандоль озаглавил третий том курса физиологии растений (1832) «Воздействия внешних факторов на растения, или эпирреология растений» (греч. epirreon – внешнее воздействие); это была экология, объединенная с фитоценологией.

В дальнейшем экология растений (Поплавская, 1948; Шенников, 1950) выделилась в самостоятельную науку, исследующую не только взаимодействия со средой, но и зависимость от них анатомо-морфологических особенностей различных видов. Экологические исследования направлены на выявление видовых приспособлений в отношении следующих факторов среды: свет, вода, тепло, почва, рельеф, биотические и, в частности, антропические воздействия; кроме того изучаются характеристика комплексного воздействия факторов среды и приспособленные к ним жизненные формы растений.

Такие экологические характеристики растений как зависимость от климата и почвы, приспособленность к тем или иным местностям отмечал еще упомянутый в начале главы древнегреческий философ Феофраст, но это было еще до формирования ботанических наук.

Наука о растительных сообществах, которая долго не имела своего специального названия, формировалась самостоятельно наряду с экологией растений. На рубеже XVIII и XIX столетия естественные группы растений было предложено называть ассоциациями. Начало исследования таких групп, как и возникновение экологии растений, связывают с именами тех же двух исследователей. Гумбольдт в упомянутом выше труде физиономически, т.е. по внешнему впечатлению выделил 17 основных форм растений, которые определяют особенности ассоциаций и облик сообществ; он отмечал сожительство жизненных форм и замещение ими друг друга. О.П. Декандоль развивал представление о борьбе за существование между растениями в сообществе, о влиянии одного на другое.

Выход двух работ, посвященных истории науки о растительных сообществах (Воронов, 1970; Трасс, 1976), позволяет остановиться лишь на стадиях ее развития, не перечисляя всех авторов тех или иных идей.

После работ А. Гумбольдта и О.П. Декандоля до конца XIX века были отмечены следующие важные особенности растительных сообществ. Растения группируются в ассоциации сообразно своим стремлениям, но места обитания оказываются доступными лишь определенным видам, т.е. образование ассоциаций зависит от среды. Определены понятия типов растительности болот, степей, пустынь и т.п.; внутри областей с такими типами растительного покрова выделялись частные «флоры». А. Гризебах (1866) ввел термин «геоботаника», в который включил содержание ботанической географии, экологии растений и будущей фитоценологии, т.е. науки о фи-

тоценозах (греч. phyton – растение, koinos – община; на основных европейских языках это слово пишется caenose, а произносится «ценоз»). Установлена зависимость между характером ботанических формаций и историей геологических пород, на которых формировались специфические почвы. Выдвинута мысль о том, что борьба за существование свойственна не только особям и видам, но и таким формациям, как лес и степь; другие авторы отрицают допустимость такой аналогии, полагая что сообщества свойственны различным (по климату, почвам и рельефу) территориям. Разработана характеристика растительных формаций мира. Были предложены способы оценки обилия растений разных видов в ассоциациях. Дана группировка сообществ по типам: гидро-, мезо-, ксеро- и галофитов (соответственно греч. корням – водный, обитатель умеренных условий, обитатель сухой и соленой среды).

Задачи фитоценологии (под названием «флорологии»), по мнению И.К. Пачоского (1891), сводятся к изучению генезиса, жизни, развития и распространения ассоциаций (формаций). Наименование «фитоценология» было принято в XX веке.

Основы экологии животных были разработаны Э. Геккелем и развивались до конца XIX и начала XX столетия с его участием. Здесь уместно сказать, что до сформирования экологии животных (как и экологии растений) многие взаимодействия организмов и среды, в частности, реакции животных на свет, тепло и другие воздействия, были освещены случайными наблюдениями и недостаточно проанализированы с физиологической точки зрения. Накапливались сведения и о питании животных, устройстве убежищ и других видах деятельности, выявляющих формы их воздействия на среду.

Можно сказать, что в изучении реакций организмов на факторы среды задачи экологов растений и животных были в какой-то мере сходны. В воздействиях же на среду выявились резкие различия: растения неподвижны в отношении места произрастания и, как правило, не могут быть агрессивны по отношению к животным (исключение составляют насекомоядные росянки); мы сейчас не останавливаемся на сопротивлении растений их потребителям. Животные же подвижны и агрессивны в отношении кормовых объектов, которыми могут быть и растения и животные.

Особый экологический вопрос представляет собой образование сообществ животных. Растительные ассоциации привлекли внимание ботаников одновременно с экологическим изучением отдельных растений; фитоценология развивалась, пожалуй, даже плодотворнее, чем экология растений.

Животные в наземной среде обитания не столь тесно связаны между собой, как растения. Прямых связей между животными (хищничество, паразитизм и симбиоз) на суше значительно меньше, чем их прямых связей с растениями. Заметим, что в наземных природных системах животные составляют лишь 0,1% (одну тысячную долю!) всей биомассы (Воронов, 1976).

Многим зоологам было ясно, что наземное сообщество животных не может быть столь органично связанным, как ассоциация растений. Вместе с тем казалось необходимым найти комплекс связей, на основе которых можно было бы логично исследовать взаимодействия животных с другими живыми существами.

Понятие жизненного сообщества из представителей двух царств природы ввел К. Мёбиус (Moebius, 1877). Его небольшая книжечка «Устрица и устричное хозяйство» стала началом нового этапа в экологии, первым шагом к исследованию природных систем. Основой для теоретических выводов Мёбиусу послужили следующие наблюдения: на устричной банке (подводной отмели)[2] всегда обнаруживаются растения, виды которых для нее характерны, а в сети здесь попадают животные тех видов, которые всегда сопутствуют устрицам. Мёбиус пишет (там же, с. 75): «Каждая банка – определенное сообщество живых существ, набор видов и совокупность особей, которые именно на этом месте находят все условия для возникновения и существования: подходящий субстрат, близко расположенный корм, приемлемая соленость, а также терпимые и благоприятные для размножения температуры» Мёбиус назвал такую длительно существующую совокупность организмов жизненным сообществом, или биоценозом. Проведенные им наблюдения выявили, что сообщество своей организацией поддерживает равновесие с физическими условиями: изменение какого-либо одного фактора, действующего в биоценозе, вызывает изменения в характере его среды. Если же какое-нибудь из внешних условий существования длительное время отклоняется от средней величины, то изменяется весь биоценоз. Для каждого вида в этих условиях специфичны формы существования, поведения, а также пределы насыщения данной среды его особями. «Пространство и корм – первые условия каждого жизненного сообщества... При повышении плотности устриц их размножение замедляется, а размеры вследствие недостатка пищи уменьшаются... Эта реакция устриц подобна реакции других животных (там же, с. 77, 79).

Отметим, что первое описание биоценоза сделано в водных условиях, где соотношения животных и растений не похожи на наземные; Мёбиус подчеркнул, что растений на банке мало.

По А.Г. Воронову (1970), биоценологические исследования и изучение фитопланктона развивались и в море, и в пресных водах.

В прошлом веке экологи уже пользовались терминами аут- и синэкология. Первый из них (греч. autos – сам) обозначал экологию особей; поскольку каждая особь характеризуется признаками и повадками свойственными виду, аутэкологию считают и экологией видов. Синэкологией (греч. syn – совместно) называют экологию сообществ (животных или растений), но некоторые авторы признают ее синонимом биоценологии.

Единство живого и неживого. Наряду с широким распространением представления о биоценозе публиковались и концепции живых и косных естественных тел. Первым сообщением о такой идее была речь американского лимнолога С. Форбса (Forbes, 1887) «Озеро как микрокосм», произнесенная на заседании научной ассоциации в Пеории. Заслуживает внимания тот факт, что и биоценоз и еще более сложная природная система – «микрокосм» – оба были выявлены в водной среде.

[2] В русском издании книги Одума (1975) ошибочно переведено: «на коралловом рифе».

Также в конце прошлого века В.В. Докучаев (1898; Соч., т. 6, 1951, с. 399) – крупнейший естествоиспытатель, создатель учения о почве – писал, что изучаются отдельные объекты, «но не их соотношения, не та генетическая, вековечная и всегда закономерная связь... между силами, телами и явлениями, между мертвой и живой природой, между растительным, животным и минеральным царствами... А между тем именно эти соотношения, эти закономерные взаимодействия и составляют сущность познания естества, ядро истинной натурфилософии – лучшую и высшую прелесть естествознания».

Попробуем резюмировать исторический путь, который прошла наука о взаимоотношениях в природе Она начала в форме философских трактатов, которые пытались осмыслить и объяснить накапливавшиеся наблюдения, затем использовала все более усложнявшиеся специальные исследования и эксперименты. На всех этапах развития естествознания с его разветвлениями на биологию, геологию и другие науки, поиски истины вольно или невольно были направлены на выявление взаимодействий и взаимозависимостей между живыми и косными естественными телами и на объяснение их более или менее гармоничного сосуществования несмотря на частую противоположность их потребностей.

В статье «Системы и систематизация в биологии» К.М. Хайлов (1970, с. 128) пишет: «Вид, биоценоз, биогеоценоз (экосистема) не могли быть открыты путем простого эмпирического поиска и описания их внешних свойств и признаков... Они были мысленно, концептуально синтезированы из… различимых или мыслимых элементов и связей, которые их составляют». Такое синтезирование и названо систематизацией. К.Линней установлением рядов усложнения организмов положил начало систематизации видов, принципы которой были упрочены привлечением генетических и палеонтологических методов, дарвиновским представлением об эволюции на основе естественного отбора, законом повторения филогенеза в онтогенезе и другими достижениями биологических наук. Экологическая систематизация началась с констатации множеств различных организмов и факторов абиотической среды; при этом стала очевидной необходимость изучения связей организмов между собой, а также между ними и взаимодействующими с ними косными компонентами. К.М. Хайлов усматривает четкую последовательность в развитии системных представлений о природе. Вначале изучаемые участки природы («макрообъекты») казались совокупностями (множествами) организмов в различных средах; затем они представлялись как множества видов; при этом идея центризма живых существ сменилась идеей центризма видов. Выявление взаимодействий привело к концепции биоценоза, потом – биогеоценоза (экосистемы) и биосферы; стало ясно, что при холистическом подходе (греч. holos – целый) центризм каких-либо компонентов вообще не обоснован. Такое развитие представлений о живых системах отражает историческую последовательность развития (усложнения) природных систем; они складывались в период возникновения жизни из случайных взаимодействий первичных органических соединений. С формированием и эволюцией организмов усложнялись их связи, вырабатывались приспособления, а взаимодействия становились закономерными. К этим вопросам мы еще вернемся при рассмотрении происхождения биогеоценозов.

Американский историк биологии и, в частности, теории эволюции Ф. Эгертон (1978) опубликовал подробный обзор представлений о сбалансированности природы начиная с мифов Древней Греции и кончая современными взглядами (к сожалению, он не использовал русские и советские источники). В конце этого исследования Эгертон выражает уверенность в том, что проблему сбалансированности природы еще нельзя сбрасывать со счетов. По существу он прав, но необходимо подчеркнуть, что в настоящее время сбалансированность рассматривается в исследуемых природных системах – биосфере и биогеоценозах. Ведется изучение их состава, структуры, динамики, а главное – взаимодействий и взаимозависимостей их компонентов. Современная задача – не регистрировать наблюдаемую сбалансированность, а выявлять ее причины.

Глава 2
О некоторых идеях в естествознании XX века, имеющих значение для представлений о природных системах

Происхождение простого соляного кристалла… не менее загадочно для нас и так же непонятно, как и происхождение животного из простой яйцевой клетки… Можно определенно утверждать, что у всякого животного и у всякого растения существует масса… взаимных отношений. Однако мы редко бываем в состоянии открыть эту цепь и увидеть эту связь так, как… в примере Дарвина «клевер – шмели – кошки».

Э. Геккель, (1902) 1908

Убежденность Дарвина в могуществе естественного отбора в значительной мере основывалась на его размышлениях о действенной селекции при выведении домашних животных и культурных растений. Хотя искусственный отбор был начат еще первобытными людьми, стало быть без какой-нибудь методики, но бессознательно наши праотцы сохраняли, например, более удойных коров и собирали семена более урожайных растений. Дарвин полагал, что за период формирования современных сортов сельскохозяйственных растений и пород домашних животных человек так или иначе культивировал организмы, которые разводил. Дарвина не убеждали представления о кардинальном воздействии окружающих условий; по его мнению, при изменении внешних условий обычно возникала неопределенная изменчивость. Самой важной силой, вызывающей изменение, он считал направленное воздействие отбора.

В настоящее время ясно, что для понимания процессов возникновения и последующего отбора полезных организму признаков недоставало генетических объяснений явления.

Формирование генетики связывают о «переоткрытием» менделевских законов в начале XX столетия. Грегор Мендель – монах из г. Брно (Чехословакия), занимавшийся гибридизацией сортов гороха, – в 1866 г. опубликовал трактат о том, что контрастные признаки родителей не смешиваются, а «расщепляются» в потомстве. Ген, который определяет признак, может быть либо доминантным (лат. dominans – управля-

ющий), т.е. более сильным, либо рецессивным (лат. recessus – свергаемый, иначе говоря, подавляемый).

При оплодотворении возможны такие случаи: оба родителя обладают по какому-нибудь признаку доминантными генами (А); оба имеют рецессивные гены (а); самка с доминантным, а самец с рецессивным или наоборот (Аа или аА). Оплодотворенное яйцо принято называть зиготой (греч. sygotos – обелкованный), при одинаковых генах родителей – гомозиготой, при различных – гетерозиготой (греч. heteros – иной). Значит, могут сложиться четыре комбинации: АА, аа, Аа и аА. Если учесть, что доминантный ген и в гомо- и в гетерозиготах обеспечит образование своего признака (А), то в потомстве первой, третьей и четвертой комбинаций проявится доминантный признак, и только во второй – рецессивный.

Мендель назвал соотношение 3:1 «законом наследования», так как установил, что у трех потомков (из четырех) проявляется доминантный признак, и лишь у одного – рецессивный. В то время закон наследования не был оценен по достоинству и забыт до тех пор, пока не был «открыт» вновь почти одновременно в Германии, Нидерландах и Австрии.

Генетика в своем развитии установила на молекулярном уровне основные черты строения генетических структур и связанных с ними явлений. «К настоящему времени известно, что элементарные генетические структуры (код наследственной информации, передаваемый от поколения к поколению) представляют собой длинные нуклеопротеидные полимеры, дифференцированные по длине на элементы кода – гены» (Тимофеев-Ресовский и др., 1973, с. 9). С генами связаны «способность к конвариантной редупликации, способность к локальным структурным изменениям (мутациям) и способность передавать хранящуюся в них информацию частным внутриклеточным управляющим системам» (там же). Эти системы служат «матрицами, рядом с которыми строятся соответствующие специфические макромолекулы», например, специфические белковые структуры в клетках (там же).

Термин «конвариантная редупликация» (лат. cum – с, совместно, varians – различный, re – опять, duplicare – повторять) обозначает «многократное самовоспроизведение с изменениями».

Хромосомная теория и теория мутаций раскрыли сущность наследственности и изменчивости, а следовательно и приспособляемости организмов.

Наследственность осуществляется тем, что родители передают потомкам гены, обеспечивающие формирование у них таких же внешних и внутренних признаков и таких же функциональных способностей, которые характеризовали родителей. Вследствие этого особи каждого следующего поколения в подавляющем большинстве черт сходны с особями предыдущих. Это сходство обеспечивается генетическим кодом.

Значение изменчивости, вызываемой мутациями (по Четверикову – «геновариациями»), состоит в том, что возникающие изменения закреплены генетически. Если мутация окажется в данных условиях обитания благоприятной, она повышает приспособленность особи к этой среде.

Рассматривая возникновение какого-либо признака, нельзя упускать из внимания плейотропию генов (греч. pleion – больше и trope – вращать), т.е. способность каждого из них воздействовать более чем на один признак; плейотропия приводит к полигении (по греч. корням – к «многогенности»), т.е. к зависимости каждого признака от нескольких генов. Следовательно, каждая мутация обусловливает не просто появление или изменение одного признака, а возможность новых комбинаций в воздействиях ряда генов.

С.С. Четвериков (1926), глубоко продумавший значение доминантности гена, формирующего благоприятный признак, использовал в качестве примера меланизм (почернение) березовой пяденицы; ген, формирующий черную окраску, оказался доминантным. Четвериков писал (там же, с. 36–37), что эта бабочка «в окрестностях Манчестера за 75 лет на 99,9% приняла черную окраску... В Голландии и в Германии она... стала многочисленной. Можно попытаться предсказать, что она будет проникать на восток до Приморья... На всей этой обширной площади основная белая форма будет замещаться... более жизненной черной соперницей. Так наглядно демонстрируется, что вид есть действительно единое скрещивающееся сообщество... Находка... белой формы будет считаться... редким событием».

На современном уровне генетики и эволюционной теории «единым скрещивающимся сообществом» считается не вид, а популяция. Березовая пяденица – полиморфный (по греч. корням – «многоформный») вид. Окраска крыльев ее особей — темные пятна и линии на очень светлом фоне; но расположение и величина пятен, а также интенсивность темного пигмента варьируют. Поэтому встречаются и светлые (почти белые) бабочки, и темные (почти черные), и многие переходные формы. Отбор приводит к тому, что в популяциях, обитающих в промышленных районах Англии, где стволы деревьев закопчены, выживают черные особи, а в «сельских» местностях – светлые.

Подчеркнем, что генетика дала правильное представление о сущности приспособления. Можно предположить, что понятие «приспособление» установилось на человеческом опыте, т.е. имеет антропоморфную основу. В процессе своего приспособления (начиная с палеонтологически раннего существования питекантропа) наши предки приобретали различные навыки; те, которые оказались наиболее удачными, естественно, использовались наиболее часто. Отсюда и зародилось представление о том, что приспособление – это выбор наиболее эффективного действия и дальнейшее его упражнение.

Теперь мы знаем, что приспособление основано на появлении у особи такой мутации, которая улучшает набор ее способностей выжить и дать потомство, наследующее этот набор и передающее его далее.

Генетики установили, что подавляющее большинство мутаций летальны (лат. letalis – смертельный, т.е. обреченный «кануть в Лету» – мифическую реку, текущую в загробном мире). Подчеркнем, что летальный ген гибнет не сам по себе; в процессе естественного отбора гибнет особь – его носитель.

Слово «популяция» (лат. populatio – население) в смысле «население» применяли Ламарк, Дарвин, Лайель, Гумбольдт и другие исследователи (Egerton, 1968, 1970); Эгертон правильно полагает, что эволюционная теория Дарвина частично базируется на новом направлении биологии популяций.

А. Гумбольдт (1769–1859) владел практически всей существовавшей в его время наукой, включая и со-

циальные дисциплины. Ч. Дарвин в письме Гукеру от 6 августа 1881 г. пишет: «Вы совершенно правы, называя Гумбольдта величайшим из живших когда-либо научных путешественников». Дарвин строил свои изыскания по образцу «Путешествия в полуденные страны Нового Света в 1799–1804 гг.» А. Гумбольдта. В частности, оба автора описывают население, не разделяя людей и животных. Однако в демографии людей Дарвин следует за Гумбольдтом, а в демографии животных, опираясь на взгляды Лайеля, оказывается новатором. Заметим, что Гумбольдт возбудил у Дарвина интерес к сочинению Мальтуса «О принципе населения с рассмотрением наших перспектив будущего вытеснения». Изучение Гумбольдтом демографии животных в основном было связано с нуждами человека.

Дарвин воспринял от Гумбольдта признание того, что анализ населения служит средством оценки выгод и затруднений, которых население (популяция) может ожидать от живой природы, окружающей человеческие сообщества, а также оценки состояния этих сообществ.

В «Дневнике исследований» Дарвина основное внимание было сосредоточено на вопросе о том, как популяции животных приспособлены к экономике природы. (В предыдущей фразе слово «популяция» использовано в современном понимании, которое далее будет уточнено.) Стремясь (как и Гумбольдт) к построению ортодоксальной науки, Дарвин шел своими непроторенными путями.

Гумбольдт не представлял себе связи между биогеографией и происхождением видов, между биологией и геологией, не мог составить себе всестороннего представления о «биологии популяции».

Ч. Лайель воспринял понимание биогеографии и экологии от О.П. Декандоля и А. Гумбольдта, но Декандоль дал ему еще и оценку важности конкуренции, а также уверенность в том, что загадки биогеографии разрешимы. Лайель сумел продемонстрировать, как могут быть связаны стратиграфия, палеонтология, биогеография и биология популяций. Дальнейшее обсуждение этих вопросов, а также эволюции в «Принципах геологии» Лайеля стало хорошим фундаментом для величайшего произведения Дарвина – «Происхождения видов». В «Дневнике исследований» Дарвин писал, что в его размышлениях оставались совершенно неясными механизмы эволюции и причины исчезновения видов; эти вопросы разрешил Лайель.

Первое определение современного понятия популяции дал генетик В. Йогансен (Johansen, 1903) в книге «О наследственности в популяциях и чистых линиях»; популяцией была названа группа животных, населяющих определенный район, область. В дальнейшем определение популяции давали многие авторы, но единого мнения по этому вопросу нет. В отличие от прошлого века, можно считать бесспорными следующие положения:

I) термин «популяция» принят не только зоологами, но и ботаниками; 2) демография в сложившихся ее принципах относится только к людскому населению; 3) популяции – элементарные единицы существования видов в природе.

В «Кратком очерке теории популяции» (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973) слово «популяция» употребляется в качестве генетико-эволюционного термина: «совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции» (с. 40–41).

Приведенное определение содержит три положения: 1) особи одного вида обитают в пространстве, не имеющем внутренних барьеров; 2) среди них осуществляется панмиксия; 3) популяция изолирована от ей подобных. Отметим, что генофонд и панмиксия (греч. pan – всё, mixis – смешивание, т.е. «спаривание каждого с каждым») в изолированных условиях обеспечивает поддержание сходства особей популяции между собой.

Однако в определении не выявлено действие микроэволюционного процесса, который приводит к специфической характеристике особей популяции. Воздействие микроэволюционного процесса на формирование фенотипа популяции упустили из внимания Олли с соавторами (Allee et al., 1949), Швердтфегер (Schwerdtfeger, 1968), Одум (1975) и многие другие авторы.

Мною (Рафес, 1972) была отмечена экологическая черта популяции – характер взаимодействий особей данной популяции со средой. Эти взаимодействия складываются в микроэволюционном процессе и порождают различия между фенотипами популяций одного вида.

В ходе обмена веществом и энергией генотипически сходные организмы одного вида, во-первых, одинаково воздействуют на среду (у животных при питании и устройстве убежищ, у растений при размещении на площади, создании фитоклимата, формировании корневых систем, воздействии на почвообразовательный процесс) и, во-вторых, одинаково реагируют на противодействия среды. Но среды разных популяций одного вида различны, следовательно противодействуют они по-разному, а от этого возникает несходство популяций в формах приспособления. При формировании фенотипов в разных средах происходят изменения и в генотипах популяций. Поэтому при любом подходе к определению популяций характер взаимодействий особей со средой игнорировать нельзя.

В определении Тимофеева-Ресовского и др. (1973) важно указание на значение длительности существования популяции. Понятно, что, например, на месте недавней вырубки популяции деревьев, которые возобновляют древостой, потребуются десятки поколений для его восстановления; при ежегодном обсеменении данного вида число поколений будет равно числу лет, а при обсеменении каждые два, три или четыре года число лет соответственно увеличится. Следует учитывать и то обстоятельство, что формирование популяций растений и животных, сопутствующих тем или иным видам деревьев, будет зависеть от их возраста, поскольку с ним связано формирование создающегося фитоклимата, а также почвы и других особенностей лесной среды.

Верно указание тех же авторов на возможность спаривания между особями разных популяций; однако такие явления случайны, панмиксия же внутри

популяции осуществляется постоянно. В популяциях ряда видов возможны обособления близкородственных особей – «демы» (греч. demos – народ); спаривание между особями внутри них более вероятно, чем с другими популяциями. Но демы недолговечны, и их нельзя рассматривать как внутрипопуляционное подразделение. Ф. Швердтфегер (Schwerdtfeger, 1968) считает, что популяция и дем – синонимы, и экологию популяций именует демэкологией.

Достаточно обосновано следующее представление: «Популяцией у агамных, партеногенетических и самооплодотворяющихся форм можно считать группу особей, происходящих из клона или чистой линии (или смесь близких по происхождению клонов или чистых линий), занимающую определенный ареал и находящуюся в сходном соотношении с другими компонентами биогеоценоза» (Тимофеев-Ресовский и др., 1973); однако правильнее было бы писать, что популяция занимает «определенное пространство», так как «ареалом» принято называть территорию (или акваторию), занимаемую видом или более высоким таксоном.

Границами популяции служат границы природных систем (биогеоценозов), в которые они входят. Популяции некоторых организмов (например, деревьев или крупных млекопитающих) могут охватывать несколько биогеоценозов. Однако ни одна популяция не может обитать в части биогеоценоза, так как его территория едина и по ней не должна проходить ни одна граница биологического значения; если такая граница обнаруживается, она разделит биогеоценоз, который прежде казался единым. К этому вопросу мы вернемся при рассмотрении структуры биогеоценоза.

Особенности распространения водных организмов несходны с особенностями наземных, и к описанию их популяций мы обратимся при рассмотрении водных биогеоценозов.

В заканчиваемом разделе мы не касаемся вопросов динамики, поскольку популяции представляют собой функциональные единицы природных систем; поэтому динамика тех и других взаимосвязана и будет рассмотрена при описании деятельности биогеоценозов.

Гипотеза о самозарождении жизни на Земле была выдвинута биохимиком А.И. Опариным в 1924 г. В то время было распространено убеждение в том, что органические соединения синтезируются только живыми организмами и не могут создаваться в физико-химических процессах. А.И. Опарин напомнил, что химик Велер еще в 1828 г. изготовил органическое соединение; к тому же многие эксперименты показывают, что образование как органических, так и неорганических веществ подчиняется единым физико-химическим законам.

Независимо от Опарина британский биолог Дж.Б.С. Холдейн в 1929 г. написал о возможностях зарождения жизни на Земле; он придавал особое значение ультрафиолетовому излучению и восстановительному характеру ранней атмосферы. В докладе Дж.Д. Бернала «Физические основы жизни», представленном Британскому обществу физиков и опубликованном в 1951 г., рассматривались особенности концентрации микромолекул в макромолекулы, а также особенности адсорбции органических соединений глинистыми отложениями. Далее экспериментальные исследования возникновения жизни расширялись все больше и больше.

Было известно, что в период формирования Земли из солнечного «облака» в процессе аккреции (лат. accrecere – увеличивать) газы, космическая пыль и метеориты «намерзали» друг на друга. При температуре свыше 1000 °С в недрах Земли расплавлялись металлы и другие твердые породы, причем более тяжелые перемещались из мантии в ядро. Верхние слои мантии образовали земную кору (базальты, покрытые гранитами). Отвердение тела Земли окончилось свыше 4,6 млрд лет назад (отсюда ведется отсчет геологического времени); древнейшим породам в разных местах Земли 3,5–3,8 млрд лет.

Биохимические эксперименты, результаты которых подтверждали гипотезу Опарина – Холдейна, проводились многими исследователями, и не только для этой цели.

Еще в начале нашего столетия, например, было выявлено, что при прохождении искры сквозь искусственную смесь газов, по составу соответствующую первичной атмосфере Земли, происходят изменения в комбинировании атомов и создаются новые для этой атмосферы соединения.

А.И. Опарин производил свои опыты, исходя из следующих соображений: 1) об эволюции Земли, начавшейся до появления живых существ, можно судить по результатам экспериментов, в которых искусственно создаются физические и химические условия тех времен; 2) химические свойства веществ, входивших в первичную атмосферу, не изменились, и их взаимодействия можно повторять в современной лаборатории.

В исследованиях А.И. Опарина и других экспериментаторов применялись: ультрафиолетовый свет, электрические разряды и прочие виды энергии, которые, как предполагалось, воздействовали на ранней Земле; была имитирована древняя восстановительная атмосфера с большой долей водорода. В лабораториях были получены многие органические вещества. Исходными для синтеза соединениями служили метан, аммиак, пары воды (присутствовавшие в ранней атмосфере, лишенной свободного кислорода, а следовательно, и озонового экрана) и их производные – циан, формальдегид, ацетальдегид и др. Средой для большинства экспериментов служили водные растворы или взвеси.

Предполагалось, что энергия на ранней Земле воздействовала на атмосферу и гидросферу; формировавшиеся в атмосфере соединения падали на поверхность воды или суши. Полимеризация (соединение молекул одного и того же вещества, при котором остается тот же состав, но повышается молекулярный вес) происходила обязательно в воде или при ее участии. Поскольку мировой океан становился раствором органических веществ, исследователи называют его «первичным бульоном», каковой и моделируется в экспериментах.

Первыми химическими реакциями были эндергонические (потребляющие энергию). Образовывались сахара, аминокислоты, пуриновые и пиримидиновые основания (и их неспецифические полимеры), полифосфаты (и их органические соединения).

Аминокислоты (соединения аминогруппы NH_2 с карбоксильной группой COOH) имеют особенность – положительную заряженность с одного конца молекулы и отрицательную с другого; эта особенность способствовала образованию «пептидных цепей»

(соединений аминокислот). Когда аминная (или другая положительно заряженная) группа одной молекулы соединялась с карбоксильной (или другой отрицательно заряженной) группой второй молекулы, формировалась прочная пептидная связь.

Из оснований, входящих в состав нуклеиновых кислот, удалось получить аденин; его формула ($H_5C_5N_5$) позволяет предполагать формирование его из пяти молекул цианистого водорода (HCN), который, по спектроскопическим данным, обнаружен на многих кометах, а по лабораторным – формируется из метана, аммиака и воды.

Как уже отмечалось, в большинстве экспериментов за формированием микромолекул непосредственно следовала их полимеризация.

Так, две аминокислоты связываются в дипептид, основание и сахар – в нуклеозид. Соединения дипептидов ведут к формированию высокомолекулярных белков. Соединение нуклеозида с фосфором дает нуклеотид, а соединения нуклеотидов ведут к формированию нуклеиновых кислот.

Коацерваты (очень вязкие смеси коллоидов) захватывают из среды простейшие органические и неорганические катализаторы (вещества, изменяющие скорость, а иногда и ход реакций); ускоряющие катализаторы имеют для хода реакций наибольшее значение.

Повышение уровня организации молекул проявилось в освоении экзергонических реакций (освобождающих энергию), позволяющих использовать энергию для других процессов. Примером может служить синтез таких высокоэнергетических соединений как АТФ (аденозинтрифосфат), который с древних времен синтезируют очень многие организмы.

В результате исследований во многих лабораториях у нас и за рубежом процесс возникновения жизни представляется как сборка атомов различных элементов под воздействием тех или иных видов энергии в «строительные блоки»: микро- и макромолекулы, полимеры различных, в том числе и органических, соединений, коацерваты. Эксперименты показали, что в первичном бульоне под влиянием света и воды происходил не только синтез, но и разложение складывавшихся блоков. Выяснилось также, что за время, протекшее от формирования Земли до появления первых ископаемых, запас органических соединений, накапливавшихся в первичном бульоне, был бы недостаточен для осуществления эволюции.

Поскольку эволюция все же произошла, должны были быть использованы и другие источники органических соединений. Они обнаружились в космосе и в недрах Земли. В начале современных исследований гипотезы А.И. Опарина астрономы спектральным анализом выявили на других планетах углеводороды, цианистый водород, формальдегид и еще многие органические соединения. Синтез органических молекул и высокомолекулярных полимеров из космической пыли был возможен, по Дж. Берналу (1969), под действием солнечной радиации и космических лучей. Некоторое количество органических соединений могло образовываться при взаимодействии карбидов и нитридов с водой.

В «каменных» метеоритах (в отличие от «железных», содержащих самородное железо и углерод) был обнаружен углерод в виде графита, низкомолекулярных углеводородов и других полимеризованных органических веществ, подобных современным.

Эти открытия, с одной стороны, подтвердили предположения о возможности заноса на Землю органических веществ из космоса. С другой стороны, они подкрепляли гипотезу абиогенного формирования углеводородов и тому подобных соединений на Земле (тоже «небесном теле»).

В последние десятилетия доказано, что микропылинки кислорода, водорода, углерода, метана и других газов могут вступать в реакции между собой. Их оболочки могут соответствовать карбонильным и аминным группам аминокислот и другим органическим соединениям, а их общий состав – химической характеристике некоторых бактерий. При прохождении Земли через пылевые облака на таких микропылинках могут строиться будущие макромолекулы.

Еще до окончания отвердения Земли в ней образовывалась стойкие в отношении температуры соединения. Углерод тогда соединялся с металлами и неметаллами, образуя карбиды; карбиды металлов в силу своей тяжести сосредоточивались в ядре. При извержениях они «сталкивались» с перегретыми парами воды в атмосфере; образовывались органические соединения углерода с водородом – углеводороды.

Извержения вулканов и деятельность термальных источников выносят большие количества органического вещества. В настоящее время в извержениях из глубинных частей Земли (где существуют восстановительные условия) обнаруживаются углеводороды. Известно, что Д.И. Менделеев (с ним согласны и другие ученые) выдвинул оспариваемую, но не опровергнутую теорию неорганического происхождения нефти из карбидов металлов.

Число возникавших в экспериментах хемоэнергетических систем нарастало, но сохранялись наиболее совершенные, имеющие замкнутые циклы реакций, образовывающие продукты обмена, располагающие свободной энергией. Предполагается, что такой естественный отбор происходил и на ранней Земле.

Биофизик К. Эйген (1973; Эйген, Винклер, 1979) избрал объектом исследования макромолекулы, приблизившиеся к высшему уровню организации, имеющие в своем составе нуклеиновые кислоты и белки; их взаимодействие обеспечивает самовоспроизведение макромолекул.

Эйген согласен с Бродой в том, что в начале химической эволюции вещества не были упорядочены, существовал «молекулярный хаос». Самоорганизация макромолекулы начиналась со сложения взаимодействующих групп в системы. Так, нуклеиновые кислоты комплементарно (лат. complementum – дополнение), т.е. действуя «коллективами» (последовательностями) нуклеотидов, дополняющими друг друга, «инструктируют» (передачей информации) полипептидные цепи белков.

Белки обладают колоссальным функциональным разнообразием и высокой способностью узнавания; например, антитела узнают определенный антиген (антиген – чуждое вещество, вызывающее физиологические нарушения; антитела – защитные вещества, возникающие как реакция на антиген). Белки могут создавать большую емкость для поступающей информации. Инструктированная (кодированная) полипептидная цепь воспроизводится; специфичность воспроизведения обеспечена тем, что каждая предшествующая полипептидная цепь была кодирована предшествующей нуклеотидной.

В статье «Современные представления о происхождении жизни на Земле» А.И. Опарин (1980) констатирует, что обширные и солидные опыты доказали возможность появления на «субвитальной» («поджизненной», т.е. еще нежизненной) Земле органических веществ и их предшественников. Такие соединения эволюционировали сначала химически, затем предбиологически; предбиологические процессы должны были перейти в биологическую эволюцию.

«Диалектический материализм рассматривает жизнь как качественно особую форму организации и движения материи, закономерно возникшую на определенном этапе истории Земли (а может быть и других небесных тел) в процессе эволюционного развития материи» (там же, с. 246). Приведена цитата из Ф. Энгельса: «Движение, рассматриваемое в самом общем смысле слова, т.е. принимаемое как форма бытия материи, как внутренне присущий материи атрибут, обнимает все происходящие во Вселенной изменения и процессы, начиная от простого передвижения и кончая мышлением» (Маркс К., Энгельс Ф., Соч., 2-е изд.).

Химическая эволюция углеродистых соединений (только им свойственны важнейшие жизненные функции) проходила на основе квантовой механики, термодинамики и кинетики. Однако она сопровождалась процессами, которые характерны для жизни. Например, в опытах Эйгена было осуществлено не только соединение двух очень сложных макромолекул, но удалось еще и транслирование наследственной информации, т.е. возникновение одной из важнейших функций живых организмов. Выше отмечалось соединение с катализирующими веществами; ускорение химических процессов внутри организма – также характерное отличие живого от неживого.

Опарин (там же, с. 248, 251) указывает, что в ряде случаев мог происходить распад биологических образований, после чего продукты распада могли вновь соединяться; при этом самосборка по скорости роста, включению или выключению веществ и по другим показателям шла интенсивнее, так как ее компоненты ранее обладали той «целесообразностью», которая была у породивших их систем. Примером могут служить продукты распада органических веществ – окись углерода, вода, основная аминогруппа (CO, H_2O), вновь соединяющиеся в аминокислоту; в современных условиях подобного рода явления катаболизма-анаболизма происходят в организмах.

Возникшие в экспериментах наиболее развитые макромолекулярные системы было предложено называть про-, прото- или эобионтами (греч. pro – перед, ранее, protos – первый, eos – заря, biont – живущий).

Предполагается, что в мириадах случайных и непрочных соединений могли оказаться комбинации, приближающиеся к составу простейшего прокариота; с образованием клеточной оболочки такая макромолекула может обособиться от среды и достигнуть уровня живой клетки.

Однако «живущего» вещества в экспериментах пока получить не удалось. Опарин (1980) считает переход от химической к биологической эволюции наиболее острым вопросом. «Живущая» молекула должна обладать специфическим обменом веществ со средой: оболочка живой молекулы должна пропускать внутрь лишь необходимые ей вещества, а наружу – лишь отбросы. Внутренний обмен веществ такой молекулы должен быть упорядочен для постоянного поддержания ее физиологической деятельности.

В.И. Вернадский (1863–1945) внес вклад в мировое естествознание, который имеет принципиальное значение; он расширил и углубил эту область наук. В.И. Вернадский был избран действительным членом Российской академии наук в 1912 г.

После окончания в 1885 г. Петербургского университета В.И. Вернадский был оставлен для подготовки к профессорскому званию; он специализировался в минералогии, которую (вместе с кристаллографией) с 1890 по 1911 гг. преподавал в Московском университете. «Опыт описательной минералогии», который выходил из печати выпусками (1908–1922), был посвящен образованию минералов и минеральных ассоциаций, а также их изменениям, отражающим изменения геологической среды. Этим сочинением были заложены основы генетического направления в минералогии и советского направления в развитии геохимии – науки о химическом составе и законах распространения, распределения и миграции химических элементов на Земле.

Истоком геохимии за пределами нашей страны считается выпущенная в 1908 г. книга «Данные геохимии» Я. Кларка – химика Американского геологического комитета.

У нас геохимия развивалась в Геологическом и минералогическом музее АН СССР и базировалась на изучении минералов и рудных ископаемых. Курс геохимии впервые был прочитан А.Е. Ферсманом в 1914 г. в университете, организованном в Москве Шанявским.

В 1922–1923 гг. Вернадский читал курс геохимии в Сорбоннском университете в Париже и в 1924 г. выпустил на французском языке книгу «Геохимия». С некоторой переработкой она вышла в 1927 г. на русском языке под названием «Очерки геохимии».

К началу нашего столетия главными геологическими агентами считались реки, ветер, ледники, морские волны, вулканы, поднятия и опускания земной поверхности, и по сравнению с ними роль живых существ казалась малой. А в «Очерках геохимии» (Вернадский, 1927) написано: «Живое вещество охватывает своим влиянием всю химию земной коры и направляет в ней почти для всех элементов их геохимическую историю». Идеи Вернадского были революционными в мировом естествознании.

Вернадский выпускает в 1926 г. книгу «Биосфера». Термин «биосфера» был предложен австрийским геологом Э. Зюссом для обозначения той части поверхности Земли, на которой существует «чужеродная» для небесного тела органическая жизнь; им же, по аналогии с термином «атмосфера», были предложены для водной оболочки – «гидросфера» (греч. hyder – вода) и для земной коры – «литосфера» (греч. lithos – камень).

Заметим, что атмо-, гидро- и литосфера самостоятельны; они не наслаиваются друг на друга. Биосфера же выделена по принципу наличия в ней живых существ и частично захватывает все три перечисленные оболочки, характеризующиеся их физическим состоянием: соответственно, газообразным, жидким и твердым.

В.И. Вернадский, занявшийся изучением сущности биосферы, рассматривал ее как единую динамическую систему. Он отметил, что «биосфера может быть рассматриваема как область земной коры, занятая трансформаторами, переводящими космические

излучения в действенную земную энергию – электрическую, химическую, механическую, тепловую и т.д.» (цит. по Избр. соч. Вернадского, 1960, т. 5, с. 14); эту трансформацию осуществляет «живое вещество» – совокупность всего живого. В пределах биосферы он усматривал: 1) «поле устойчивости жизни», в котором существуют «условия, которые выдерживает жизнь, не прекращая своих функций, т.е. те, при которых организм хотя и страдает, но выживает», и 2) «поле существования жизни»; в нем есть «условия, при которых организм может давать потомство, т.е. увеличивать живую массу – увеличивать действенную энергию планеты... Пределы биосферы обусловлены прежде всего полем существования жизни» (там же, с. 72, 63). Разумеется, «мятежной» для современников выглядела мысль, которая сформулирована в книге «Биосфера»: «На земной поверхности нет химической силы более постоянно действующей, а потому и более могущественной, чем живые организмы, взятые в целом» (там же). В вышедшей посмертно книге «Химическое строение биосферы Земли и ее окружения» деятельность живого вещества определена столь же категорично: «Живое вещество есть самая мощная геологическая сила, растущая с ходом времени (Вернадский, 1965, с. 127).

Геологическая деятельность организмов, по Вернадскому, выражается в двух формах: 1) в переваривании пищи и других видах обмена веществ, осуществляющих созидание их тканей; 2) в воздействиях организмов на среду, приводящих к ее химическим превращениям.

Приведенное выше определение границ биосферы относится к ее современному состоянию. Однако деятельность живых существ продолжается с геологически давних времен. По Вернадскому (1965, с. 35) в земной коре обнаружен «в пределах нескольких десятков километров ряд геологических оболочек, которые когда-то были на поверхности Земли биосферами… Происхождение их всех из биосферы становится нам ясным только теперь. Это – былые биосферы». Палеонтологи и геохимики обнаруживают воздействия живых существ не только по ископаемым их остаткам, но и по их химическому воздействию. А.В. Лапо в книге «Следы былых биосфер» (1979) рассматривает очень многие идеи Вернадского, показывая, как тесно они связаны друг с другом, и не могут быть полностью осмыслены вне основной концепции о геологической роли живого вещества на нашей планете.

Все произведения В.И. Вернадского показывают, что он был под большим влиянием идеи своего учителя В.В. Докучаева, ратовавшего за изучение «вековечной и закономерной связи между мертвой и живой природой» (полностью цитата приведена в конце первой главы). Вернадский не только раскрыл эту связь, но и показал главенство живого вещества в биосфере.

В 1940 г. вышли в свет «Биогеохимические очерки» В.И. Вернадского; с их опубликованием в геохимии выделилась новая отрасль – биогеохимия, изучающая химический состав живых организмов, а также участие живого вещества и продуктов его разложения в процессах миграции, распределения, рассеяния и накопления химических элементов.

Еще в 1921 г. В.И. Вернадский организовал при Комиссии по естественным производительным силам Отдел живого вещества; в 1929 г. он был преобразован в Биогеохимическую лабораторию. После кончины великого геохимика Лаборатория стала Институтом геохимии и аналитической химии имени В.И. Вернадского.

В.И. Вернадский определил основу геохимической деятельности организмов: «Живое вещество всегда, в течение всего геологического времени было и остается неразрывной закономерной составной частью биосферы, источником энергии, ею захватываемой из солнечных излучений, – веществом, находящимся в активном состоянии, имеющим основное влияние на ход и направление геохимических процессов химических элементов во всей земной коре» (Избр. соч., т. 1, с. 217).

В ряде своих произведений В.И. Вернадский уточнял задачу геохимического рассмотрения живого вещества, его геологическое воздействие на бытие Земли. Изучение живых естественных тел (организмов) он считал задачей биологов. Уточним эту задачу: биологи, в частности экологи, обязаны выявить, во-первых, в каких жизненных процессах организмы накапливают в своих тканях те или иные химические вещества, во-вторых, в каких процессах и какие химические преобразования они вызывают в среде обитания. Данные о результатах биологи на первых порах могут заимствовать у геохимиков. Первую часть задачи уже выполняют биохимики, но экологи их недостаточно используют. Известно о выявленных в ряде мест геохимических ландшафтах, которые возникают под воздействием соответствующих биогеоценозов, но необходимо повысить участие биогеоценологов в этих исследованиях.

Блестящим развитием и заключением концепции биосферы была статья Вернадского «Несколько слов о ноосфере», опубликованная в 1944 г.; она была перепечатана посмертно в книге «Химическое строение биосферы и ее окружения». Заключающая идея выражена так (Вернадский, 1965, с. 328): «Человечество, взятое в целом, становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом становится вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера» (греч. noos – разум).

Поразителен широчайший диапазон научных интересов В.И. Вернадского. В первой главе настоящей книги уже были приведены его соображения о философии и ее значении для возникновения других наук, о требованиях к обоснованию научных мыслей. Отметим высокое натурфилософское значение выпущенных посмертно двух книг «Размышлений натуралиста»; в настоящей главе рассказано о формировании генетической минералогии, геохимии и биогеохимии, учения о биосфере. Вернадским были организованы Радиевый институт, Комиссия АН СССР по истории знаний, по вечной мерзлоте, по изотопам; отдел химии моря в Океанографическом институте, а также КЕПС и Биохимическая лаборатория. Авторитет В.И. Вернадского очень высок и у нас и за рубежом.

Остановимся еще на проблеме, которой Вернадский посвятил большую статью «Об условиях появления жизни на Земле» (1931). В ней и не только в ней Вернадским были выдвинуты идеи равной извечности живых и косных естественных тел на Земле, а так-

же их принципиального различия и, следовательно, невозможности возникновения живого из неживого.

Основное положение: «Вне биосферы мы жизни научно не знаем. Организм, удаленный из биосферы, есть нереальное, отвлеченное логическое построение… столь же далекое от реальности, как далек от воздуха тропосферы воздух физика» (с. 634).

И все же сделано допущение (с. 637): «Возможны такие условия в земной истории, когда не было биосферы, и существовали на земной коре физико-химические явления или состояния, которые сейчас в ней отсутствуют и которые были необходимы для абиогенеза. Возможно и то, что есть нам неизвестные физико-химические явления (не учтенные принципом Реди), которые допускают абиогенез, происходящий и ныне на Земле, но по своей незначительности и недостаточной точности наших обычных методов исследования ускользающий из внимания».

Рассматриваемым положениям посвящен ряд высказываний и в посмертно опубликованной книге «Живое вещество» (1978). Отмечено, что в конце XIX – начале XX веков возникло «стремление свести все процессы, наблюдаемые в живых организмах, на процессы, изученные... на свойствах мертвой природы... Это стремление не... вытекает из эмпирического материала науки. Генезис его... в истории философского мышления» (с. 105). «Столь же далеким от научных исканий будет являться вопрос о начале жизни, как и вопрос о начале материи, теплоты, электричества, магнетизма, движения... Извечность жизни во Вселенной не предрешает ее извечности на нашей планете. На Земле она может быть новым явлением» (с. 143). Вопрос о начале жизни казался вытекающим из установления того, что слои архейской эры были безжизненными. Но (с. 144) «везде, где... стали изучать эти азойные отложения точно и внимательно, могли убедиться, что они являются сильно измененными метаморфизированными осадками, в которых были остатки организмов, но до нас не дошли, исчезли и до неузнаваемости изменились». «Организм составляет неразрывную часть земной коры, есть ее порождение, часть ее химического механизма, через который проходят во время жизненного процесса химические элементы» (с. 213).

В приведенных в предыдущем абзаце цитатах требует уточнения слово «жизнь», которое может иметь два значения: 1) обмен веществ, осуществляемый живыми организмами, и 2) совокупность всех живых существ в биосфере. В выдержке со с. 143 «извечность жизни во Вселенной» может быть понята и как непрерывно осуществляемый метаболизм неких простейших протистов, и как постоянное наличие живых существ в космосе, которое в некий период появилось и на Земле. Поскольку даже самое примитивное одноклеточное не могло бы существовать в фазе раскаленного планетного облака (ее проходит каждое небесное тело), рассматриваемое положение не выглядит убедительным.

Приведем еще две выдержки на эту тему из первой книги «Размышлений натуралиста» (Вернадский, 1975). «Для нас, натуралистов, развитие мысли в ходе времени неизбежно представляется такой же частью изменения природы... какой является эволюция элементов, космических тел, животных и растительных форм, – это... процесс, ничем не отличающийся от других естественных процессов» (с. 19). Цитированное утверждение совпадает с приведенным выше положением Энгельса и противоречит следующей цитате из названной книги Вернадского. «При таком резком отличии живого от косного эволюционный процесс не имеет места среди минералов и вообще косных тел нашей Земли» (с. 74).

В.И. Вернадский философию считал мышлением понятиями, а положения других наук – эмпирическими (греч. empeirio – опыт) обобщениями. И все же при категорическом отнесении идеи о возникновении жизни к философии и при утверждении извечности жизни великий геохимик допускал (Вернадский, 1931), что на Земле она могла когда-либо быть новым явлением, и что до появления биосферы вероятны условия, допускавшие абиогенез.

Выражение «Синтетическая теория эволюции» распространилось после опубликования книги «Эволюция. Современный синтез» выдающегося английского дарвиниста Джулиана Хаксли (Haxley, 1942, цит. по: 1955). В ней подчеркнуто значение вклада генетики в теорию Дарвина и рассмотрено развитие дарвиновских концепций за время, прошедшее после опубликования «Происхождения видов». Характерно, что с самого начала Хаксли отметил: «Существует много превратных представлений, причем суть концепции воспринимается не так, как во времена Дарвина. Понятие эволюционного процесса игнорируется» (там же, с. 1).

Разнообразие пониманий процесса эволюции легко заметить сравнивая труды современных дарвинистов. Приведем три примера. И.И. Шмальгаузен (1969) считает движущими факторами эволюции борьбу за существование и естественный отбор. Борьба за существование определена как борьба особей одного вида с воздействиями неорганической среды, с особями других видов и с особями своего вида (соревнование). Естественный отбор включает в себя прямую элиминацию особей физическими и биологическими факторами, а также косвенную элиминацию физиологическими факторами (голодание, снижение плодовитости и т.п.). Такая концепция представляется односторонней: особи борются с противодействиями, подвергаются истреблению, но не используют полезных условий среды.

Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.Н. Воронцов и А.В. Яблоков (1969) разделяют эволюционные факторы на пять групп: 1) поставляющие новый элементарный материал для изменения генотипического состава популяции (мутации); 2) популяционные волны (колебания численности); 3) факторы, изолирующие популяции друг от друга; 4) адаптации, направляющие эволюционный процесс; 5) естественный отбор, т.е. устранение из популяции генотипов с пониженной жизнеспособностью и плодовитостью. Возникает вопрос: имеет ли значение жизненная деятельность организмов, если все эволюционные явления определяются независимыми от живых существ факторами?

Дж. Хаксли в статье «Эволюционный процесс» (Hax1ey, 1958, с. 4) пишет: «Естественный отбор, к несчастью, вероятно, метафорическое, но удобное выражение, обозначающее возникновение различных вариантов потомства... Самовоспроизведение осуществляется со случайными ошибками... Ошибки мы называем мутациями; они неизбежно предоставляют своим обладателям различные степени биологической выгоды или невыгоды». На с. 2 того же

сочинения написано, что отбор действует как «генетический механизм». Цитированные положения разъясняют значение мутаций, но не скрывают сущности отбора. На с. 6 приведена выдержка из «Происхождения видов», где говорится, что результат естественного отбора «в том, что каждое существо стремится стать все более и более совершенным в отношении условий существования».

В 1-й главе настоящей книги уже было высказано сожаление по поводу метафоричности предложенных Дарвином терминов и было приведено утверждение Вернадского о недопустимости в науке «образных» выражений.

Поразительно упорство, с которым дарвинисты применяют их не в метафорическом смысле, который подчеркивал Дарвин, а в прямом. Допустимо ли в биологической науке все виды жизненной деятельности именовать борьбой за существование, а разнообразные формы гибели организмов – естественным отбором?

В книге «Борьба за существование как фактор эволюции» Я.М. Галл (1976, с. 9) пишет, что «многочисленные попытки истолковать понятие борьбы за существование в буквальном смысле заставили отказаться от него даже таких последовательных дарвинистов, как К.А. Тимирязев (1922; здесь и далее в настоящем абзаце все ссылки цит. по той же книге, с. 10, 20, 31, 33), Дж. Симпсон (Simpson, 1949), Ф. Добжанский (Dobzhansky, 1950, 1970)». А.Н. Бекетов (1882) трактовал борьбу за существование как прямое приспособление организмов в ответ на изменение среды и отводил ему (приспособлению) ведущую роль в эволюции; А.А. Бленкин (1907, 1921) считал борьбу за существование антропоморфным понятием и не признавал его научным; С.И. Коржинский (1888) относил идею борьбы за существование лишь к теоретическим представлениям, а Г.Ф. Гаузе (Gause, 1934) сомневался в том, что были сделаны попытки обнаружить реальное представление об этой идее.

Определим прямое значение метафорического термина «естественный отбор». С.С. Четвериков в цитированной выше работе делит отбор на положительный – выживание наиболее приспособленных к среде обитания, и отрицательный – гибель неприспособленных. Дополним, что формы гибели можно строго разделить на две группы: 1) гибель в процессе невозможности восстановить энергию, затраченную на выполнение физиологических функций; 2) уничтожение особей данной популяции хищниками и паразитами.

Главное, что упускают из внимания эволюционисты, – сущность деятельности организмов.

Странно видеть, что в книгах по эволюции живых существ игнорируется физиология – наука, изучающая жизненные процессы растений и животных, к тому же имеющая специальную отрасль – сравнительную физиологию, исследующую функции организмов в филогенезе и онтогенезе. Именно в физиологических процессах организм взаимодействует со средой; используя необходимые ему ресурсы, он наталкивается на противодействия или затруднения, в числе которых – встречи с хищниками, нападения паразитов и пр. Преодоление любых препятствий связано с дополнительными затратами энергии, что можно назвать борьбой за существование; в результате выживают наиболее приспособленные.

По современным воззрениям эволюция характеризуется четкой направленностью на повышение эффективности биоэнергетических процессов (Брода, 1976). Эволюция представляет собой совершенствование приспособлений к среде, вследствие чего улучшилась форма использования пищевых ресурсов; существовавшее когда-то потребление нужных веществ посредством всасывания через клеточную мембрану развилось у зеленых растений до фотосинтезирования органических соединений, а у животных – до сложного пищеварительного процесса с образованием ферментов. Вместе с тем повысилась экономичность обмена веществ: компенсируется, и даже с избытком, энергия, затрачиваемая на метаболизм.

Форма питания определила кормовое поведение и многие другие процессы жизненной деятельности: способы преследования добычи, разделение труда у общественных насекомых, различные виды симбиоза и пр. Совершенно очевидно значение экономики организмов в их взаимодействиях со средой, о чем говорили Линней, Геккель и ряд других биологов. Например, возникновение признаков, имеющих покровительственное значение (окраска, повадки и пр.), снимает или снижает расход энергии на сооружение укрытий, убегание или сопротивление врагам.

Эволюция осуществляется в процессе наследственной изменчивости особей популяции; при этом большинство их погибает, а немногие выживают и размножаются. Гибель может быть вызвана летальностью мутации или недостаточной способностью преодолеть препятствия к существованию в данной среде обитания. Пониженная способность может быть следствием фенотипических отклонений особи от нормы или недостаточности энергетических запасов в данный момент у того или иного индивида. В подавляющем большинстве случаев (за исключением катастрофических изменений в условиях существования) именно особь – инициатор взаимодействия со средой.

Эволюция – это филогенез, видообразование, осуществляющееся в первую очередь в формировании признаков у особей, популяций, т.е. эволюционирующих внутривидовых таксонов, которые характеризуются специфическими фено- и генотипами, поддерживаемыми наследственностью.

«Филогенез можно представить как цепь или поток связанных друг с другом циклов индивидуального развития – онтогенезов» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969); с этой концепцией согласен И.И. Шмальгаузен и ряд других эволюционистов. Непонятно, почему в названных и других книгах процессы эволюции и филогенеза излагаются по-разному. Вместе с тем в книге Тимофеева-Ресовского и др. (1969) есть глава «Пусковые механизмы эволюции и видообразования», в которой различия между этими явлениями не усматриваются.

С моей точки зрения, эволюция (она же – филогенез) осуществляется в процессах онтогенеза особей, причем вследствие индивидуальных особенностей каждого организма (дарвинизм исключает возможность двух одинаковых особей), развитие его в чем-нибудь несходно с развитием других. Отличия проявляются, в частности, в характере мутаций, что определяет их специфический генотип и фенотип особи, а отсюда – и физиологические процессы. Например, большую роль в скорости и эффективности ассимиляции потребленной пищи играет фермента-

тивный аппарат особи; при конкуренции за ресурс скорость метаболических процессов может быть решающим фактором ее выживания или гибели. Огромна роль количества энергии, которую особь накапливает в ходе обмена веществ. Степень адаптации к различным условиям среды также индивидуальна, а она тоже определяет выживание или преждевременную гибель особи. Барьеры, изолирующие популяцию, для некоторых особей оказываются преодолимыми. Популяционные волны возникают вследствие изменений в среде; не все особи данной популяции реагируют на эти изменения одинаково.

Изложенные соображения приводят к выводу, что особи с благоприятными мутациями в генотипе оказываются наиболее приспособленными к среде, так как они успешнее других осуществляют обмен веществ и энергии в своих физиологических процессах, а благодаря этому выживают до половой зрелости и оставляют потомство. Именно эти особи осуществляют эволюцию популяции. Такой вывод совпадает с определением эволюционного процесса в приведенной выше цитате из статьи Дж. Хаксли: «Благоприятствующие новые мутации... станут в популяции нормой и заместят особей с менее благоприятными признаками».

Положение, высказанное Хаксли, хорошо подкрепляет определение процесса развития, которое сформулировал В.И. Ленин (Полн. собр. соч., т. 29, с. 317): «Развитие как единство противоположностей (раздвоение единого на взаимно исключающие противоположности и взаимоотношения между **ними**)... дает ключ к «самодвижению» всего **сущего**... к уничтожению старого и возникновению нового».

Выживание наиболее приспособленных – прекрасный пример борьбы «нового» со «старым». В популяции, особи которой в большинстве признаков сходны, появляется мутант с «мельчайшим изменением, дающим преимущество»; «новая» особь становится «противоположностью» по отношению к «старым». Обладающие преимуществом потомки мутанта выживают в относительно большем количестве, чем потомки «старых», и через несколько поколений «новые» особи оказываются в большинстве.

В 1-й главе было приведено мнение Спенсера о том, что «естественный отбор» Дарвина по смыслу тождествен «выживанию наиболее приспособленных»; Дарвин признал, что выражение Спенсера более точно, и опубликовал это в очередном издании «Происхождения видов». Приведенные соображения о том, что процесс эволюции осуществляется в онтогенезах особей, развивает сущность понятия приспособленности.

Поскольку выражение «естественный отбор» и в настоящее время используется очень широко, остановимся на представлении о формах отбора. И.И. Шмальгаузен (1969, с. 236) пишет: «Стабилизирующая форма отбора – это отбор в пользу установившейся нормы... Движущая форма отбора представляет отбор некоторых отклонений от установившейся ранее нормы». Значительная часть эволюционистов соглашается с этими определениями; добавляют еще «плотностнозависимую», «дизруптивную» и пр. формы. Мне не удалось найти пояснения, где, когда и как возникает та или иная форма отбора. Остановимся на принципиальном вопросе: возможно ли, что в какое-то время или в каком-то месте выживают только неизменные по фенотипу особи (все мутации элиминируются) или выживают только уклоняющиеся от него («нормальные» элиминируются)?

Гораздо правильнее мнение Ф. Энгельса (приведено в 1-й главе), что наследственность и изменчивость – борющиеся противоположности, одна из которых соответственно поддерживает сохранение выработанной нормы, другая обеспечивает отклонения. Заметим, что в природе особи любой популяции сохраняют по основным признакам видовой фенотип; наряду с этим закрепляются мутации, благоприятствующие адаптации популяционного фенотипа к данным условиям.

В отдельных случаях возможно выживание особи, которая не наиболее совершенна, но в своем онтогенезе она не встретила непреодолимых противодействий. По всей вероятности, ее потомки, если им не помогут благоприятствующие мутации, окажутся недостаточно приспособленными и не доживут до половой зрелости.

Функциональное единство живого и неживого было всесторонне рассмотрено В.И. Вернадским в его учении о биосфере – природной системе глобального размера. Во второй книге «Размышлений натуралиста» (Вернадский, 1977, с. 116) написано: «В биосфере можно выделить множество естественных тел, которые состоят одновременно из живого и косного вещества... Изучение таких естественных тел играет в науке огромную роль, так как в них можно изучать самый процесс влияния жизни на косную природу – динамическое устойчивое равновесие, организованность биосферы». Из этих высказываний следует, что Вернадский рассматривал биосферу как глобальную систему, делимую на подчиненные ей системы, складывающиеся в различных частях земного шара.

В течение нашего столетия ряд авторов публиковал представления именно о таких локальных природных системах. С их представлениями мы познакомимся в следующей главе.

Глава 3
Локальные природные системы и программы их изучения

Организм, удаленный из биосферы, есть...
отвлеченное логическое построение...
далекое от реальности.
Организм составляет неразрывную часть
земной коры, есть ее порождение,
часть ее химического механизма,
через который проходят во время жизненного
процесса химические элементы.
В.И. Вернадский

В нашем столетии, помимо появления новых, продолжали развиваться ранее сложившиеся науки и в их числе экология – учение о взаимодействиях организма и среды. Значение экологии особенно возрастало в связи с разрушительным воздействием техники на окружающую нас среду. Плодотворное для человечества развитие техники не искупало тех бед, которые возникали прежде всего вследствие гибели растительности – единственного на Земле производителя кислорода. Развитие ноосферы, базирующейся, по представлениям Вернадского, на расцвете разума, в первую очередь направилось в сторону удовлетворения материальных потребностей чело-

вечества. К сожалению, экономика, вычислявшая прибыли от роста промышленности и транспорта, не учитывала потерь от неимоверного загрязнения атмосферы и водных источников. Очистные сооружения оказались практически бессильными попытками противостоять мощному напору отрицательных воздействий технического прогресса. Создана мировая межправительственная программа «Человек и биосфера» (англ. “Man and Biosphere”, отсюда сокращение MAB, повторяемое и по-русски – МАБ). Она ставит своей целью не только разработку мер охраны условий нашего существования, но и углубление научного исследования взаимодействий организмов и среды с учетом воздействий, которые исходят от промышленности и транспорта. Экологи поставлены перед необходимостью не только выяснять экологические взаимодействия, но и разрабатывать методы управления ими в прикладной экологии.

Исследования жизненных сообществ – биоценозов расширялись и углублялись. Экологам стало ясно, что каждый организм нельзя рассматривать автономно, без связи с другими; в этом была положительная черта биоценологии. Отрицательная же черта этого направления состояла в том, что такие исследования в конце предыдущего и с начала нынешнего столетия в подавляющем большинстве ограничивались изучением жизненных сообществ. Абиотические тела рассматривались лишь как среда обитания и изучались с точки зрения ее пригодности для биоценоза: приемлема ли соленость, температура и пр.

Более подробно среда обитания была описана лишь в начале нашего столетия Далем (Dahl, 1908), который и предложил наименование «биотоп» (греч. topos – место) – «место жизни». Используется в литературе и термин «экотоп», т.е. «место экологических процессов»; в биологических словарях (напр., Henderson, Henderson, 1963) их объясняют одинаково: однородное пространство, заселенное видом или жизненным сообществом. Поскольку принципы для различия эко- и биотопа практически отсутствуют, следует считать эти термины синонимами.

Нет пока общего мнения относительно экологии особи (аутэкологии), которую большинство считает и экологией вида. Поскольку же эта отрасль исследует реакции особи (вида) на воздействия различных факторов среды, высказывались предложения называть ее экологической физиологией. Вместе с тем опубликовано авторитетное воззрение (Слоним, 1971) на экологическую физиологию животных как на ветвь эволюционной физиологии; предмет ее исследования – физиология адаптаций, адаптивное поведение.

Не останавливаясь на мелких спорных положениях, отметим важное указание Р. Вольтерека в его «Основах общей биологии» (Wolterek, 1932, цит. по Schwerdtfeger, 1963): «Предмет экологии – общность, или система, т.е. такая совокупность, части которой состоят в определенных отношениях друг с другом». Недостаточно обдуманно некоторые биологи уподобляли биоценоз «сверхорганизму», т.е. структуре надорганизменного уровня, которая лишь по своей функциональной уравновешенности подобна организму (напр., Clements, 1916, цит. по Tansley, 1935; Emerson, 1946, цит. по Allee, Emerson et al., 1949).

Исследования взаимодействий живого и неживого, которые начались в конце прошлого века, были в текущем столетии значительно усилены. В нашей стране было создано учение о биосфере Вернадского (1926) и опубликован ряд работ других авторов, к которым мы обратимся несколько ниже.

За рубежом были выдвинуты концепции «биосистемы», «голоцена», «экосистемы» и др.

Понятие биосистемы дал А. Тинеман в статье «Озеро как жизненное единство» (Thienemann, 1925); в последующих сочинениях он не один десяток лет развивал свое представление. Исходя из концепции Сороса (см. гл. 1), он утверждал, что исследование озера выявляет закономерности, свойственные космосу, а потому вполне логично называть озеро микрокосмосом. Хотя в озере заметны три разные составные части – берег, водное пространство и его глубины, но все они входят в одно целое. «Пространство и жизнь, которая его наполняет, нераздельны; ни один из членов этого единства нельзя представить себе не рассматривая целого» (Thienemann). Сосуществование организмов в образуемом ими сообществе приводит к постоянству количественных взаимоотношений. Таким образом, озеро сохраняет биологическое равновесие; созидание, потребление и разложение балансируются в течение каждого годичного цикла. В целом оно приближается к закрытому автарктическому (греч. autarkeia – самоудовлетворение), т.е. экономически обособленному жизненному единству, соответствующему занимаемому им пространству. Принципом жизни природы Тинеман провозглашает совместность, что следует понимать как зависимость всех элементов друг от друга.

Представление о голоцене (греч. holos – цельный) было выдвинуто К. Фридериксом в статье «Основные понятия жизненных сообществ более высокого порядка и об экологическом факторе единства» (Friedericks, 1927). Автор этого представления исходил из широко известного наблюдения: любое жизненное сообщество испытывает многие разнонаправленные экологические воздействия; сохранение сообщества обеспечивается взаимодействием этих сил, которое ведет к динамическому, никогда не достигаемому равновесию.

Экосистема – в настоящее время наиболее распространенное наименование единства живого и неживого. Термин был предложен английским фитоценологом А. Тенсли (Tansley, 1935) в статье «Правильное и неправильное использование ботанических понятий и терминов». Основной задачей этой публикации было поддержание и развитие идей основоположника американской фитоценологии Ф. Клементса (Clements, 1916). Клементс выявил в растительных сообществах последовательный ряд изменений, который он назвал сукцессией (лат. successio – преемственное замещение). Не затрагивая полемических вопросов, разбираемых в названной статье, рассмотрим идеи, которые касаются экосистемы.

А. Тенсли сформулировал следующие принципиальные положения: 1. Достаточно оснований, чтобы признать природное сообщество целостной системой (в понимании физиков), в которой взаимодействуют не только организмы, но и физические факторы среды, и назвать такую систему экологической, сокращенно «экосистемой». 2. В экосистеме всегда идет обмен между органическими и неорганическими веществами. 3. Концепция экосистемы применима к любому единству «от солнечной системы до атома». 4. Чем выше интегрирована (лат. integer – целый), т.е.

связана в одно целое автономная экосистема, тем стабильнее ее динамическое равновесие. 5. Сукцессия сообщества – это ряд автогенных (греч. autos – сам, genesis – рождение), т.е. порождаемых им самим стадий – серий (лат. serere – ставить в ряд) саморазвития. 6. Явления аллогенные (греч. allos – иной), т.е. порожденные внешними факторами, а также ретрогрессивные (лат. retrogressus – идущий назад), т.е. нарушающие ход саморазвития, включать в сукцессию недопустимо. 7. Климаксом (греч. klimax – лестница), т.е. кульминацией сукцессии следует обозначать достижение максимальной интеграции и приближение к совершенству динамического равновесия природного единства. 8. Приравнение природных систем к организму («сверхорганизму» или «комплексному организму») неправильно; допустимо говорить «квазиорганизм» (лат. quasi – якобы, мнимый), т.е. отмечать некоторое подобие природного единства организму. В названной статье и в более поздней работе (Tansley, 1946) Тенсли не привел ни примера экосистемы, ни характеристики ее состава, ни сущности динамического процесса.

Понятие «биогеоценоз» формировалось в ходе развития биологических наук, и в частности лесоведения, в нашей стране в начале текущего столетия. Разрабатывавший эту идею В.Н. Сукачев (1880–1967) в 1902 г. окончил петербургский Лесной институт (ныне Лесотехническая академия) и был оставлен при кафедре ботаники; учителями его были И.П. Бородин (заведовавший кафедрой ботаники) и Г.Ф. Морозов (заведовавший кафедрой лесоводства).

Однако научные интересы В.Н. Сукачева выходили далеко за пределы этих дисциплин. Еще будучи студентом, он заинтересовался обнаружением в 1901 г. трупа мамонта в слоях вечной мерзлоты на реке Березовке (приток Колымы). Сукачев предложил исследовать его желудок. Результаты этой работы были большим вкладом в методику спорово-пыльцевого анализа и новой науки палинологии (греч. palynein – распространять, pale – пыльца) – учения о распространении пыльцы, спор и семян растений. То же исследование сыграло большую роль в развитии палеоботаники и палеоэкологии; оно помогло характеризовать растительный покров Сибири в четвертичный период и выяснило состав пищи мамонтов. В.Н. Сукачев на всю жизнь сохранил интерес к стратиграфии; он был одним из инициаторов образования Комиссии по четвертичным отложениям АН СССР.

В Лесном институте В.Н. Сукачев в 1919 г. создал кафедру дендрологии и систематики растений, которую возглавлял до 1941 г. В 1941–1942 гг. Сукачев заведовал кафедрой биологических наук в Уральском лесотехническом институте (Свердловск). Велик вклад Сукачева в фитоценологию (в частности, луговедение, лесоведение, болотоведение) и географию растений.

В 1920 г. В.Н. Сукачев был избран членом-корреспондентом, а в 1944 г. – действительным членом АН СССР. В 1944 г. он организовал Институт леса АН СССР и руководил им, а с 1959 г. (после перевода института в Красноярск) возглавил выделенную из него Лабораторию лесоведения. Кроме того, он организовал в Ботаническом институте АН СССР Лабораторию биогеоценологии.

С 1915 г. В.Н. Сукачев был членом-учредителем Российского (затем Всесоюзного) ботанического общества, с 1946 г. – его президентом, а с 1964 г. – почетным президентом. В.Н. Сукачев был президентом Московского общества испытателей природы (1955–1967). Будучи главным редактором «Ботанического журнала», Сукачев развернул на его страницах дискуссию с Т.Д. Лысенко.

Во «Введении в учение о растительных сообществах» Сукачев (1915, с. 59) писал, что растительные сообщества тесно связаны с теми внешними условиями существования, среди которых они живут, сложными и глубокими взаимодействиями и образуют с ними одно целое... животные тоже должны быть включены в состав этого единого целого». Заметим, что эта основополагающая идея была высказана задолго до публикаций Тинемана (1925), Фридерикса (1927) и Тенсли (1935). На год раньше Р.И. Аболин (1914) в статье «Опыт эпигенологической классификации болот» развил представление об эпигенеме – особой оболочке Земли, слагающейся из эпиморф. Эпиморфы – участки, на которых одинаково взаимодействуют эпигоны (грунт, почва и растительность). В.Н. Сукачев (1932, с. 56) рассматривал эпиморфу как ландшафт в узком смысле слова, и отметил, что растительное сообщество – объект изучения ботаника, биоценоз – биолога, а ландшафт – географа.

Главным и основополагающим для своих теоретических идей В.Н. Сукачев считал знаменитое «Учение о лесе» Г.Ф. Морозова (1912). В нем были обобщены взгляды передовых русских лесоводов того времени и подчеркнуты связи роста и развития деревьев со всеми условиями среды, окружающей древостой, а также связи компонентов леса между собой. Называя лес «биоценозой», Морозов включал в это понятие не только сообщество организмов, но и среду его существования. «Именно Морозов должен по праву считаться основоположником лесной биогеоценологии» («Основы лесной биогеоценологии», 1964, с. 9).

Близкими к изложенным представлениям были идеи тартуского исследователя Э. Маркуса (Markus, 1925, 1932) о «натуркомплексе» хорологии и границах жизненных сообществ.

Для развития концепции биогеоценоза имели большое значение идеи В.В. Докучаева и В.И. Вернадского. В частности, биогеоценологическому мышлению близко такое опубликованное посмертно положение В.И. Вернадского (1977, с. 147): «Нет той инертной, безразличной, с ним не связанной среды для живого вещества, которое логически принималось во внимание при всех наших представлениях об организме и среде... и нет того противопоставления: организм – природа, при котором то, что происходит в природе, может не отражаться в организме, а есть неразрывное целое: живое вещество – биосфера, причем совокупность организмов представляет живое вещество».

Описание единства ландшафта с соответствующим ему биоценозом особенно важно было Сукачеву в связи с обдумыванием роли географической среды в лесном производстве, а еще более – при разработке вопроса о фитоценотическом покрове Земли. Сначала им был предложен термин «геоценоз» (Сукачев, 1940), а позднее – «биогеоценоз» (Сукачев, 1944, 1945).

В «Основах лесной биогеоценологии» (1964, с. 10) подчеркнуто: «биоценоза» Морозова, «эпиморфа» Аболина и «биогеоценоз» Сукачева – понятия зна-

чительно более узкие, чем «географический ландшафт». Биогеоценозу соответствует понятие «элементарный ландшафт» Б.Б. Полынова (1925, с. 73 и далее), который «в своем типичном проявлении должен представлять один определенный элемент рельефа, сложенный одной породой или наносом и покрытый в каждый момент своего существования определенным растительным сообществом. Все эти условия создают определенную разность почвы и свидетельствуют об одинаковом на протяжении элементарного ландшафта развитии взаимодействия между горными породами и организмами».

Большое значение автор представления о биогеоценозе придавал работам Б.Б. Полынова, А.И. Перельмана, В.В. Ковальского, которые выявляют миграцию химических элементов атмосферы, гидросферы и литосферы в пределах занимаемого им пространства, создавая геохимический ландшафт. В этих исследованиях не только учитывается обмен между различными оболочками Земли, но и изменения в организмах, а также в почвах, коре выветривания, природных водах.

Термин «биогеоценоз» состоит из частиц: «био», означающая живое; «гео» (греч. ge – земля), которая означает связанность биогеоценоза с земной средой, т.е. его ограниченность в пространстве; «ценоз» – сообщество.

По последней авторской формулировке (Сукачев, 1967, с. 565), «биогеоценоз – это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействий этих слагающих ее компонентов, свою особую структуру и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы и представляющая собой внутренне противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении и развитии». Приведенная формулировка отличается от часто цитируемой из «Основ лесной биогеоценологии» (1964) указанием на «свою особую структуру».

Заметим, что после перечисления природных тел, входящих в состав биогеоценоза, подчеркнуты: особая специфика взаимодействий слагающих его компонентов (лат. component – составная часть) и определенный тип обмена веществом и энергией.

Сущность этих взаимодействий В.Н. Сукачев рассмотрел в гл. 7 «Основ лесной биогеоценологии» (1964, с. 459). Все компоненты биогеоценоза «в совокупности составляют некоторое целостное диалектическое единство, характеризующееся внутренними противоречивыми действиями, которые никогда не приводят к состоянию равновесия внутри этого единства (системы). Напротив, эти внутренние противоречия являются силой, определяющей его непрерывное движение, которое и есть его развитие... Конечно, и до появления живых существ шел процесс взаимодействия находящихся на этой территории элементов мертвой природы... который состоял также в обмене веществом и энергией... но теперь он... становится качественно другим. Этот новый специфический тир обмена… характерный для биогеоценоза, можно назвать биогеоценотическим процессом». С «физико-географическим процессом» лучше «связывать совокупность процессов... происходящих лишь в косной природе».

«Биогеоценотический процесс охватывает не только взаимодействия и обмен веществом и энергией между компонентами биогеоценоза, но и... с их окружением... с другими биогеоценозами – как непосредственно его окружающими, так и более удаленными. Это взаимодействие распространяется и на такие пространства, где... существует только косная природа» (там же, с. 460).

Биогеоценотический процесс, «начинаясь на земной поверхности при первых признаках заселения ее микроорганизмами, высшими растениями и животными, уже... определяется... особенностями… формирования... главным образом фитоценоза, связанного со все большим... заселением территории организмами, с процессом... сингенеза…». Смены (сингенетические сукцессии) определяются в основном составом вселяющихся растений и животных, их размножением и… сживанием между собой. «…Уже на самых первых этапах развития биогеоценозов… горная порода, вода и атмосфера подвергаются изменениям… начинает формироваться почва» (там же, с. 461).

В биогеоценозах образуется свой микроклимат. «Почва, образовавшись в каждом биогеоценозе… далее развивается по… специфическим закономерностям. Однако эти закономерности… тесно связаны с закономерностями развития всего биогеоценоза» (там же, с. 462–463).

«Если... считать приток солнечной радиации неизменным, а также признать неизменными в течение известного промежутка времени свойства организмов, входящих в состав данного биогеоценоза, то биогеоценотический процесс будет определяться четырьмя процессами: во-первых, взаимодействием компонентов... между собой, все время в той или иной мере их изменяющих и изменяющих самый биогеоценотический процесс; во-вторых, заносом ветром, водой и другими организмами зачатков растений и животных и вообще вселением из окружения новых организмов, которые, изменяя состав биогеоценоза, в той или иной мере изменяют и биогеоценотический процесс; в третьих, внесением с пылью или притекающими водами минеральных, а частью и органических веществ; в четвертых, выносом из данного биогеоценоза минеральных, а частично также и органических веществ водой и другими агентами» (там же, с. 464).

Первый процесс – внутренних взаимодействий в нашей и иноземной литературе называют «эндокоакцией» или «эндокоакциями» (греч. endon – внутри).

Второй и третий процессы принципиально сходны, и их разумно объединить в понятии «приток» неорганических и органических веществ, которые включаются во внутренние взаимодействия в данном биогеоценозе. Притоку соответствует «вынос» таких же косных и живых естественных тел.

Очень важно, что в непрекращающемся процессе внутренних взаимодействий организмы повышают свою приспособленность к ним. Добавим, что в этих взаимодействиях участвуют и косные компоненты, которые также приобретают черты приспособленности к динамике данного биогеоценоза.

Естественно, что накапливающиеся черты приспособленности у всех компонентов биогеоценоза поддерживают его существование; смены биогеоценозов происходят либо под дополнительным воздействием

экзогенных факторов, либо вследствие таких эндогенных причин, которые резко нарушают уравновешенность противоречивых компонентов. Например, повышение кормового качества растительных тканей для насекомых, способных к массовым размножениям, может вести к оголению и гибели кормовых деревьев, к последующей гибели этих насекомых, т.е. к сильному изменению биогеоценоза, перенесшего такой катаклизм, и к возможности его смены другим.

В биогеоценотическом процессе, объединяющем все виды движения в биогеоценозе, необходимо вычленить, во-первых, взаимодействия, складывающиеся в биогеохимический круговорот, который представляет собой главную функцию каждого биогеоценоза – непрерывное формирование органического вещества и его минерализацию, а во-вторых, выявить взаимодействия, обеспечивающие постоянное развитие биогеоценоза.

Подчеркнутая В.Н. Сукачевым (1967, с. 565) внутренняя противоречивость биогеоценотического единства состоит в том, что потребности и действия компонентов постоянно сталкиваются. Потоки воздуха и воды встречают сопротивления; на организмы они оказывают наряду с полезными и вредные воздействия. Одни организмы поедают другие, между потребителями общего ресурса возникает конкуренция, некоторые формы жизненной деятельности встречают сопротивление косных компонентов, каждый организм борется за свое существование и сохранение потомства, и в живых остается лишь малая часть особей каждой популяции.

Важнейшим примером противоречивости в функционировании компонентов биогеоценоза может служить созидание органического вещества одновременно с его разложением; эти два противоречивых процесса обеспечивают друг друга, а тем самым и непрерывное функционирование биогеоценоза, его единство и самодвижение. Формулировку диалектического единства и самодвижения в биогеоценозе В.Н. Сукачев основывал на цитированном выше представлении В.И. Ленина о развитии как единстве противоположностей, которое дает ключ к «самодвижению» всего сущего .

Сравним принципиальные положения понятия «биогеоценоз» с понятием «экосистема» по тем же пунктам (см. выше): 1. В понятии «биогеоценоз» так же подчеркивается целостность живого и косного. 2. Между компонентами биогеоценоза осуществляется непрерывный обмен веществ. 3. Понятие «биогеоценоз» характеризует единство организмов и косных естественных тел в пределах растительного сообщества; подобные ему единства большего объема (до биосферы включительно) представляют собой совокупности (системы) биогеоценозов, а подобные ему единства, выделяемые в пределах биогеоценоза, именуются биогеоценотическими синузиями. Понятие «биогеоценоз… близко, хотя и не тождественно термину «экосистема», который… более неопределенен» (Сукачев, 1967, с. 561). 4. Автономность, интегрированность, целостность и динамическая уравновешенность характерны и для биогеоценоза. 5. Приравнение ценоза к сверхорганизму и Сукачев считал неправильным. 6–7. «К… развитию биогеоценоза можно относить только… изменения… вследствие эндогенных процессов в них… Биогеоценотический процесс... экзогенными причинами может нарушаться и изменяться» (там же, с. 573). Сукачев, признавая саморазвитие биогеоценоза, различал в нем стадии 1) сингенеза – совместного развития (сживания) всех его компонентов и 2) эндогенеза – изменений, вызванных внутренними (внутриценозными) взаимодействиями компонентов. 8. «Если пользоваться термином «климакс», то только в смысле приобретения… биогеоценозом... относительно большей замедленности в развитии» («Основы...», 1964, с. 467). 9. Сукачев (1967) отметил характерную для наземного биогеоценоза структуру, которую не предусмотрел для экосистемы Тенсли.

Сравнение показывает, что принципиальные идеи, сформулированные Тенсли (1935) и независимо от него Сукачевым (1940, 1944, 1964, 1967), по существу, совпадают. Подчеркнем, что и В.Н. Сукачев рассматривает биогеоценотическое единство как систему («Основы...», 1964). Разногласие в том, что Тенсли любое функциональное единство живого и неживого назвал экосистемой, а биогеоценологи такие единства рассматривают как подсистемы, системы и надсистемы, нельзя считать принципиальным.

Очень важно, что наряду с формулировкой принципов новой науки В.Н. Сукачев, его ученики и последователи практически изучали биогеоценозы в лесах и на лугах, в тундре и на болотах, в пустынях, полупустынях и других типах растительности. Благодаря этим исследованиям теоретические положения биогеоценологии развивались и уточнялись. Разделяя мнение многих ботаников о том, что фитоценология не относится к экологии, В.Н. Сукачев полагал, что биогеоценология также не входит в циклы ни биологических, ни географических наук. В настоящее время к биологическим дисциплинам относят: экологию особи (или вида), т.е. аутэкологию (растений и животных), экологию сообществ (фитоценологию, синэкологию животных, а также биоценологию); вполне логично на третий уровень (выше первых двух) поставить экологию единств живого и неживого, т.е. биогеоценологию, а также океанологию, лимнологию и другие отрасли гидробиологии, болотоведение, песковедение и т.д.

Концепция биогеоценоза отрицает возможность самостоятельного (т.е. в отрыве от абиотических компонентов) функционирования биоценоза (сообщества организмов). Абиотические компоненты биогеоценоза постоянно и независимо друг от друга взаимодействуют с живыми существами, причем с особями, а не с их совокупностями. В сложных условиях борьбы за существование выживают лишь наиболее приспособленные особи. Почва, атмосфера или вода, представляя собой среды обитания и ресурсы потребных веществ, реагируют на воздействия организмов, приобретают химические (в первую очередь) и другие особенности, в результате чего создается специфический режим функционирования биогеоценоза в целом (химический ландшафт и иные особенности). Косные компоненты не только окружают организмы, но и циркулируют в их физиологических процессах: атмосфера – в дыхании и фотосинтезе; вода – в основе протоплазмы всех клеток, в пищеварении и созидании всех (в особенности жидких) тканей в телах животных, а также в потоках растворов в сосудистых системах растений; почва – в питании растений, а также дождевых червей и многих других почвенных обитателей.

Г.А. Новиков (1975) полагал, что биогеоценология – новый этап в развитии биоценологии. Такое представление порождено широко распространенным мнением, что единство биогеоценоза (экосистемы) – это «единство биоценоза и биотопа». К сожалению, оно подкреплено схемой, помещенной в «Основах лесной биогеоценологии» (1964, с. 24); на схеме показано, что биогеоценоз включает в себя экотоп и биоценоз. Хотя подразумевается, что в биогеоценозе не суммированы, а функционально интегрированы (т.е. связаны взаимодействиями в одно целое) все косные и все живые естественные тела, но зрительно создается представление, что они объединены как две группы – косных и живых тел, но это неверно.

На предшествующей странице того же труда В.Н. Сукачев, оспаривая мнение, что «биогеоценоз – это группировка организмов, которая находится во взаимодействии с условиями среды», пишет: «Но ведь биогеоценоз… не группировка организмов, а комплекс организмов и среды их обитания. Организмы (растения, животные и микроорганизмы) лишь компоненты того единства, в которое входят столь же равноправными компонентами атмосфера, горная порода, почва и гидрологические условия участка земной поверхности, занимаемого данным биогеоценозом».

Изложенные соображения опровергают реальность не только биоценоза, но и его составных частей – фито-, зоо- и микробоценоза, все они – не ценозы, а лишь совокупности живых существ. Схема была разработана к одной из ранних работ Сукачева; к ней привыкли и не заметили ее несоответствия предшествующему тексту.

Можно полагать, что в некоторых исследованиях биоценозов обнаруживались зависимости тех или иных организмов не от биотопа в целом, а от тех или иных абиотических явлений. В других исследованиях оказывалось, например, что с грунтовыми водами постоянно взаимодействуют растения, а многие виды животных с ними непосредственно не взаимодействуют. Так, у исследователей возникали сомнения в правомерности связи «биоценоз – биотоп». Идея биогеоценоза (экосистемы) оказывалась противоположностью к биоценологической концепции. Дальнейшие исследования и дискуссии углубляли разногласия, и в этой борьбе противоположных концепций к настоящему времени все больше фактов подтверждало правомерность понятия биогеоценоза (экосистемы). Это еще один пример развития науки в борьбе противоположных идей.

Подобно разногласиям Тенсли и Сукачева (а также их последователей) с адептами идеи биоценоза возникла их неудовлетворенность концепцией фитоценоза.

Исторически важно, что и А. Тенсли, и В.Н. Сукачев пришли к своим концепциям не от биоценологии, а от фитоценологии, полагая, что фитоценоз (сообщество растений) не самоуправляем и что способность к авторегуляции может возникнуть лишь в такой системе, в которую входят, помимо растительности, и гетеротрофы и косные компоненты. В.Н. Сукачев показал взаимозависимость биогеоценоза и ландшафта; теоретические разногласия на эту тему освещены в «Основах лесной биогеоценологии» (1964). Концепция биокосных систем была подкреплена также тем, что после работы Р.Л. Линдемана (Lindeman, 1942; русск. пер. 1943) повысилось внимание к трофодинамическому аспекту экологии; в этом направлении анализировали не только сельскохозяйственные обороты, ресурсы рыбного промысла, охоты и т.п., но и созидание и движение биомассы всех видов. Это направление было значительно развито в исследованиях по Международной биологической программе; в настоящее время представление о биокосных системах стало принципом ряда исследований по проблеме «Человек и биосфера».

Сходство основных принципов экосистемы и биогеоценоза показано в «Экологическом словаре» (Hanson, 1962, с. 50): «Биогеоценоз – конкретная или действующая экосистема, напр. определенное болото», в «Словаре биологических терминов» (Henderson, Henderson, 1963, с. 66, 161): биогеоценоз – «сообщество организмов, связанное с их специфической средой»; экосистема «формируется совместным взаимодействием организмов и их средой»; в «Словаре терминов и понятий, связанных с охраной живой природы» (Реймерс, Яблоков, 1982) биогеоценозу и экосистеме даны сходные характеристики.

По сходству объектов исследования науку об экосистемах можно считать принципиально сходной с биогеоценологией; ее называют еще «общей экологией» или даже просто «экологией» (напр., Одум, 1975).

Наука об экосистемах не сразу возникла, во-первых, потому, что сам Тенсли после статьи 1935 г. не высказывался по принципиальным вопросам изучения экосистем. Во-вторых, на первых порах различные авторы трактовали понятие экосистемы по-своему, причем нередко основываясь на своеобразных условиях конкретных исследований.

Однако в 40-х гг. нашего века появились труды, в которых излагались теоретические положения, одинаково приемлемые для любого наименования единства живого и неживого. Так, в классическом американском руководстве «Принципы экологии животных» (A11ee et a1., 1949) в заключительной части «Экология и эволюция» последний раздел посвящен эволюции межвидовой интеграции и экосистеме. Например, в этой книге (с. 693) мы читаем: «Биология – это исследование свойств целостных систем, а также их частей, а экология – одна из разнообразных отраслей биологии – стремится использовать холистический подход».

Экологический словарь (Hanson, 1962) дает такое определение холизма (греч. holos – цельный) – «концепция, утверждающая, что жизнь во всех ее формах и ее неорганическая среда образуют взаимодействующую интегрированную систему». Цитированные концепции о природных единствах живого и неживого согласуются с определением холизма в словаре Хенсона. Можно еще сказать, что холистический метод исследования, направленный на рассмотрение явлений в целом, приобретает все больше и больше сторонников.

Ю. Одум (1975, с. 31, 191, а также в предыдущих непереведенных изданиях) указывал на то, что экологические явления, установленные мерологическими (греч. meros – часть), т.е. частными методами, не могут быть правильно поняты без связи с процессами, происходящими в экосистеме в целом.

Вспомним, что в исследованиях организмов давно применяются два подхода. «Редукционизм» (лат. reducere – возвращать, приводить к известному) сводит отдельные биологические явления к физическим и химическим процессам. Его можно в какой-то мере

считать меристическим, но точнее – аналитическим; редукционистов называют еще «физицистами».

Второй подход – «органицизм», который полагает невозможным сведение сложного к простому, так как оно нарушает систему организма, исключает его функционирование как целого. В.А. Энгельгардт (1970), называя молекулярную биологию детищем редукционизма, указывает на необходимость «интегратизма», т.е. выявления внутриорганизменных связей, которые обеспечивают зависимость процессов, изученных методами редукционизма, от деятельности организма в целом и не допускают возможности их автономного функционирования.

В зависимости от целей экологического исследования мы можем начинать с частного (например, с популяции) или же с целого (с природной системы». Системный подход – основа современного холистического метода исследования в экологии.

Слово «система» (греч. systema – целое, составленное из частей) имеет много значений: 1) взаимосвязь принциров (представлений, понятий, идей, норм), служащих основанием для какого-либо учения; 2) порядок, обусловленный планомерным, правильным расположением частей в определенной связи; 3) совокупность частей, связанных общей функцией. Каждое из приведенных определений (есть и другие) дает лишь некоторые признаки системности, но всегда предусматривает закономерность, упорядоченность, взаимообусловленность.

Из приведенных трех значений слова «система» первое может быть отнесено к биогеоценологии как к учению о природных системах; второе – к структуре биогеоценоза (структуру справедливо называют инвариантной, т.е. неизменной, особенностью системы данного типа); третье – к любой экосистеме, биогеоценозу, системе биогеоценозов, связанных взаимозависимостями, к биогеоценотической синузии, так как каждая из них – совокупность компонентов, связанных общей функцией.

Системы принято делить на открытые и замкнутые; в первых обмен веществом и энергией может осуществляться не только внутри системы, но и с потоками вне ее; во вторых же, т.е. в замкнутых системах, обменные процессы осуществляются только внутри них.

Ю. Одум (1975, с. 54) полагает, что «любая естественная замкнутая система с проходящим через нее потоком энергии... склонна развиваться в сторону устойчивого равновесия». Это положение поддержано и другими авторами (в их числе Рафес, 1980, с. 15). Следует признать, что такая формулировка верна не во всем; правильно то, что в природной системе за длительный период существования действительно вырабатываются саморегулирующие механизмы, но систему «с проходящим через нее потоком» нельзя считать замкнутой.

Природные системы любого уровня интеграции – от биосферы до биогеоценотической синузии – открытые системы с постоянным притоком солнечной энергии, а иногда и водным или воздушным притоком и оттоком тех или иных веществ.

Биогеохимический круговорот, возникающий внутри природной системы, есть та функция, которая связывает все компоненты биогеоценоза (экосистемы) в единое целое, Р. Линдеман (Lindeman, 1942) хорошо изложил сущность процессов, складывающихся в названный цикл.

Зеленые растения, используя неорганические вещества из атмосферы и почвы, а также некоторую часть поступающей в систему солнечной энергии, продуцируют свои ткани; продукцию с биологической органикой и разлагающими организмами; он возражает против наименования последних редуцентами (по предложению Тинемана), так как они выполняют не только восстановление.

В следующей главе мы более подробно рассмотрим питание живых существ и зависящие от его особенностей названия группировок организмов. Здесь отметим лишь, что описанный круговорот образован питанием, а организмы отличаются друг от друга характером корма. Зеленые растения потребляют неорганические вещества и сами преобразуют их в органические; поэтому они называются автотрофами. Остальные существа способны усваивать лишь готовые органические вещества, созданные другими, и поэтому называются гетеротрофами; питающиеся живыми тканями именуются гетеротрофами-биофагами, а питающиеся отмершими (начинающими разлагаться) – сапрофагами.

Целостность природной системы поддерживается круговоротом, поскольку автотрофия обеспечивается углекислотой, которую выделяют все организмы в результате метаболизма, а гетеротрофия – использованием органической материи, созданной их жертвами.

Разумеется, энергетика биогеоценоза не ограничивается использованием ничтожной части электромагнитной энергии солнечной радиации в фотосинтезе. А.И. Уткин (1980) пишет, что за счет перестройки молекул освобождается химическая энергия, которую аккумулируют автотрофы, а затем используют гетеротрофы. Из названной работы можно получить представление о путях поступления и формах действия тепловой, механической, магнитостатической энергии, о возможности использования термодинамики для характеристики биогеоценотического процесса и о некоторых других вопросах биогеоценологии.

«Системная экология» по Одуму (1975, с. 358) – это «приложение системного анализа к экологии». Такое неверное определение, к сожалению, часто дают недостаточно знакомые с экологией математики-прикладники, полагая, что только математическая интерпретация (т.е. толкование) экологических данных вносит в их содержание системность.

Ю. Одум поручил написать в своей книге главу о системной экологии К.Дж. Уолтерсу, который в первых же строках своего текста высказывает иные соображения. Он пишет: «Процесс перевода физических или биологических представлений о любой системе в ряд математических зависимостей и операции над полученной математической системой называется системным анализом. Математическая система называется моделью, и она представляет собой неполное и абстрактное отображение реального мира» (Одум, 1975, с. 359).

Следуя правильному определению Уолтерса, будем считать, что задача «системной экологии» – выявлять системы в самой природе; в этом состоит «системный подход к экологическим исследованиям». Анализ же природных систем с помощью моделирования мы будем называть «математической экологией» (подобно математической генетике и пр.). Ей будет посвящен специальный раздел этой книги; после того как мы выявим сложность состава струк-

туры и функционирования природных систем, мы получим представление о том, какие явления поддаются имитации, а какие допускают, по Уолтерсу, лишь неполное отображение реальности.

В известном американском труде об экологии животных (Allee et al., 1949) сформулирован очень важный принципиальный вывод: «Во взаимодействии между организменными единствами различных уровней интеграции мы обнаруживаем, что жизнь и среда интегрированы в эволюционирующую экосистему, в конечном счете инкорпорированную в биосферу Земли» (последняя часть фразы дана со ссылками на работу Вернадского о биосфере).

Расширение и углубление экологических, а также геохимических и др. исследований показало, что биосфера представляет собой не случайную совокупность живых и косных естественных тел, а глобальную систему их взаимодействий. Выявляются границы между пространствами, в которых функционируют биокосные системы, несходные между собой по составу компонентов и по характеру обмена энергией и веществом.

Отметим еще два положения из названного сочинения. «Совместная деятельность организмов и ее результаты выявляют направленность эволюции на максимальное использование солнечной радиации и на максимальное растекание свободной энергии в процессах распространения как живых, так и разлагающихся мертвых организмов. Иными словами, эволюция стремится к ускорению метаболизма экосистемы в целом» (с. 598). «Эволюционные тенденции ведут к повышению гомеостаза в организме, видовой популяции и в экосистеме» (с. 695).

Понятие развития (саморазвития) фитоценоза, экосистемы, биогеоценоза (а также других природных единств) означает непрерывное совершенствование целостного комплекса живого и неживого. Такое совершенствование нередко называют «стремлением к уравновешенности». Совершенно правильно Тинеман (см. выше) отмечает постоянное приближение природной системы к автарктическому, экономически обособленному единству, а Фридерикс подчеркивает стремление к динамическому, никогда не достигаемому равновесию. Слободкин (Slobodkin, 1961, с. 46) утверждает, что «любая взрослая самка ныне живущего животного – любого вида и почти любого местообитания – будет замещена именно одной самкой следующего поколения». Надо вспомнить и указание В.И. Вернадского (1977) на то, что, несмотря на разнообразные отклонения в количественных показателях, компоненты биокосных систем возвращаются к средним величинам.

Против таких представлений, в частности Клементса (1916), резко выступил Элтон (Elton, 1930), известный английский эколог (многими признаваемый классиком европейской экологии, однако не признавший концепции экосистемы): «Равновесия в природе нет и, вероятно, никогда не было. Численность диких животных постоянно изменяется, а изменения эти обычно нерегулярны по времени и всегда нерегулярны по размаху». Элтон отмечал далее, что «каждое изменение численности одного вида прямо или косвенно отражается на численности других, а так как многие из этих последних количественно варьируют независимо от первых, результаты оказываются весьма запутанными». Это возражение казалось настолько убедительным, что в «Биоэкологии» Клементс и Шелфорд (Clements, Shelford, 1939) привели его текстуально.

Элтон, конечно, прав, говоря о равновесии в точном смысле слова. Однако остается неопровержимым рассмотренное выше стремление к равновесию в каждой природной системе.

Связь биогеоценологии с рядом наук о природе (в некоторой мере рассмотренных в первых двух главах настоящей книги) состоит в том, что все они исследуют взаимодействия организмов со средой и накопленные ими данные так или иначе используются при изучении природных систем.

В заключении 1-й главы была резюмирована статья К.М. Хайлова (1970), показывающая, как с накоплением научных данных уточнялось представление об окружающем нас мире и вместе с тем укреплялись сами науки. Представление Дарвина о борьбе за существование и естественном отборе подготовило, по мнению Геккеля, монистическую и при этом материалистическую основу экологии – науки о взаимодействиях организмов и среды. Экологи считают деятельностью организмов выполнение ими физиологических процессов, а сущностью борьбы за существование – накопление таких приспособлений к среде, которые повышают экономичность жизненных процессов (приобретение энергии, покрывающей ее затраты), а тем самым увеличивают их шансы на выигрыш в конкуренции. Идею экономичности жизненных процессов высказывал еще Линней.

Экология растений специализировалась на изучении взаимодействий растительных организмов с факторами абиотической среды; наряду с ней формировалась фитоценология – наука о взаимодействиях растений между собой и о сложении растительных сообществ. Экология животных изучала, помимо взаимодействий организмов с абиотическими условиями обитания, еще и взаимодействия животных с растениями, а также друг с другом; последние она рассматривала как деятельность сообщества животных. Такие сообщества не подобны растительным, так как они не столь обособлены; главные связи многих видов животных формируются не друг с другом, а с растениями. Однако зооэкологи стремились подчеркнуть взаимосвязанность животных в пределах конкретной хоры. Этим объясняется то, что зооэкологи более рьяно, чем экологи растений, поддерживали и развивали представление Мёбиуса о жизненном сообществе – биоценозе. Фитоэкологи же продолжали разрабатывать фитоценологию.

Концепция жизненного сообщества, включающего как растения, так и животных, привлекала многих биологов идеей единства жизненных факторов. Поэтому с течением времени укреплялось представление об экологии особей как об аутэкологии и об экологии сообществ как о синэкологии или биоценологии. Тем самым подкреплялась концепция «биотопа» (по греч. корням – «места жизни»), т.е. среды как косного окружения жизненного сообщества.

В начале нашего столетия генетика раскрыла сущность наследственности и изменчивости. Первая из них обеспечивается передачей потомству родительских генов. Изменчивость же возникает вследствие мутаций (геновариаций), т.е. появления новых генов, стимулирующих формирование новых признаков; естественному отбору подвергаются, таким

образом, индивиды с новыми свойствами; если эти индивиды выживают, то новые свойства становятся наследственными. Так генетически подкрепилась концепция выживания наиболее приспособленных.

Глобальное значение деятельности живых существ было раскрыто Вернадским: сначала – очерками геохимии и биогеохимии, а затем – формулировкой понятия биосферы. Функционирование живых существ как мощного геологического фактора, причем в форме химического и физического взаимодействия с косными телами биосферы, настоятельно требовало биологического понимания этой деятельности. Этим целям отвечало развитие биохимии и биофизики; однако рассмотрение этих вопросов в экологии было недостаточным.

Представление о биогеоценозах Сукачева, как об элементах биосферы, – логический путь к исследованию химических и физических процессов, протекающих с участием живых существ; нередко им принадлежит в этих процессах основная роль. Метаболизм представляет собой обмен веществом и энергией внутри организмов (например, внутриклеточный обмен), между организмами как таковыми, между ними и косными телами, а также между этими последними. Примером обмена между частями атмосферы внутри биогеоценоза и за его пределами могут служить конвекционные (лат. convectio – привоз, перенос) потоки воздуха; они возникают вследствие различной температуры над лесным пологом и под кронами.

Эксперименты, проводимые в связи с гипотезой самозарождения жизни, выявили химические реакции, которые могли быть прообразом абиотического формирования органических веществ.

Процессы обмена веществом и энергией, происходящие в различных биогеоценозах во все сезоны, необходимо исследовать биохимически и биофизически. Необходимо также их сопоставление с биологическими процессами.

Представление о биогеоценозе (экосистеме) позволяет подойти к четкому определению среды. Каждый организм, а также каждая частица косных компонентов представляют собой функциональные единицы системы в целом, так как участвуют в биогеохимическом круговороте и во взаимодействиях природной системы с влияющими на нее и даже протекающими в ее пространстве внешними факторами (движение воздушных масс, поверхностный и грунтовый стоки, тепловая энергия, электрические разряды и пр.). Следовательно, система в целом представляет собой их среду.

Не выдерживает критики представление биотопа как некоего косного вместилища живого сообщества. Воздух и вода циркулируют не только вне, но и внутри всех организмов, минеральная часть почвы неразрывна со своими обитателями (по существу – трансформаторами всей ее массы).

Недопустимо выражение «биогеоценоз – арена» тех или иных явлений, так как любое явление, возникающее в биогеоценозе, оказывается частью комплекса сложных взаимодействий, порождаемых круговоротом или реакциями системы в целом на внешние (по отношению к ней) воздействия. Биогеоценоз динамичен, и динамичны все элементы этой системы.

Встречаются высказывания (например, Наумов, Гиляров, Clark, Kitching, Geier, 1978/1979), утверждающие, что современная экология – наука о надорганизменных системах. Данная Генккелем ее характеристика как науки о взаимодействиях организмов и среды остается незыблемой, так как извечное соревнование (конкуренция) в стремлении дожить до половой зрелости и оставить потомство не может быть избегнуто организмами. Никакая совокупность организмов не исключает ее дискретности (лат. discretus – прерывистый, состоящий из частиц). Будь это соревнование внутри- или межвидовым (точнее – внутри- или межпопуляционным), участвуют в нем индивиды, выполняющие свои физиологические функции.

Однако экологическое мышление не должно выпускать из внимания, что живое существо – организменная система, зависимая от вышестоящих, т.е. от популяции и в то же время – от биогеоценоза в целом, так как организм выполняет в них конкретные функции. Биогеоценоз как локальная природная система зависит и от своих субсистем, и от супрасистемы – биосферы.

Возможность биогеоценологического исследования агроценозов и других искусственных «сообществ» необходимо решать в каждом конкретном случае. Швердтфегер (Schwerdtfeger, 1975) называет созданные человеком «сообщества» либо «биоценоидами», т.е. «подобными биоценозам», либо «техноценозами», т.е. созданными техникой. С моей точки зрения, биогеоценологический подход к ним возможен, если после посева или посадки меры ухода за ними не применяются. Тогда они сходны с «производными» биогеоценозами, возникающими, например, после вырубки; производные отличаются от «коренных» (развивавшихся без участия человека) тем, что они возникли после экзогенного (в данном случае – антропогенного) воздействия на природу. К «сообществам», за которыми ведется уход (посевы, сады), биогеоценологический подход неприменим. Заметим, что в «Основах лесной биогеоценологии» (1964) описываются «экзогенные сукцессии»; позднее В.Н. Сукачев (1967) пришел к мнению, что экзогенными могут быть лишь нарушения, а сукцессии возможны лишь эндогенные.