

...Нет сомнений, что современные достижения экологии в не малой мере обусловлены вкладом, внесенным сто лет тому назад и ее фундамент Эрнстом Геккелем.

После того, как мы проанализировали экологические воззрения Геккеля и выяснили их место в его общебиологической концепции, естественно обратиться к вопросу о дальнейших судьбах экологии Геккеля. К сожалению, сейчас мы лишены возможности рассмотреть эту интересную проблему во всем ее объеме и ограничимся только одним ее аспектом: попытаемся выяснить, как видоизменились на протяжении следующих за 1866 годом десятилетий представления об экологии как науке. Во многих случаях эти формулировки позволяют достаточно ясно представить суть воззрений того или иного автора и уловить направление эволюции взглядов отечественных и зарубежных экологов. В качестве исходного материала для нашего исследования мы в основном используем наиболее распространенные сводки и учебные пособия, ибо в них теоретические положения излагаются наиболее четко и продуманно, а в отдельных случаях будем прибегать к некоторым статьям. Указанные произведения будут рассмотрены преимущественно в хронологическом порядке, хотя порой, при анализе эволюции взглядов отдельных ученых, нам придется несколько отступить от этой естественной схемы.

Выше мы отмечали, что термин «экология» неоднократно упоминался его автором в последующих работах, в том числе и в тех, которые переиздавались в различных странах мира, включая Россию. Более того, именно у нас (и даже насколько нам известно, только в нашей стране) было осуществлено конспективное издание «Всеобщей морфологии» Геккеля и тем самым сделан важный шаг в популяризации этой труднодоступной книги и содержащихся в ней идей, включая вывод о необходимости развития экологии. Благодаря инициативе И. И. Мечникова, название новой отрасли биологии стало известным русским ученым и широкой публике, не читавшим самой монографии.

Однако в научную практику понятие «экология» внедрялось по началу довольно медленно. Некоторые авторы, например Г. Кларк (Clarke, 1954, p. 13) и Н. П. Наумов (1963, стр. 3), полагают, что первым его использовал датский ботаник Е. Варминг, чья книга вышла в свет в 1895 г. и была издана в русском переводе под названием «Онкологическая география растений» в 1901 г.¹ На самом деле, как то показано в первой части на шего очерка, уже в 1893 г. об экологии пишет английский физиолог И. Бардон-Сандерсон (Burdon-Sanderson, 1893), в 1895 г. американский зоолог С. Форбс (Forbes, 1895), а год спустя К. Шретер (Schroter, Kjrchner, 1896) предлагает различать аутоэкологию, а позднее (в 1902 г.) и синэкологию.

¹ К сожалению Н. П. Наумов не указал год издания книги Варминга в Дании.

Таким образом, экология не была предана забвению, и постепенно приобретала популярность среди зоологов, которые старались уточнить ее содержание и назначение. Так, например, только что упоминавшийся Форбс, в связи с рассмотрением ряда практически важных вопросов, сделал вывод, что к экологии относится все то, что входит в сферу интересов прикладной зоологии. Некоторые ученые по существу развивали экологию, хотя и не называли свои исследования, этим именем, а относили их к области физиологии. Скажем, зоолог К. Семпер (Semper, 1880) различал физиологию органов и физиологию организмов, причем последняя, по его мнению, должна исследовать зависимость жизни видов животных от внешних неорганических и органических условий существования. Не трудно увидеть в приведенном тезисе большую долю сходства со взглядами Геккеля.

Некоторые другие ученые не только не прибегали к термину «экология», но активно возражали против его использования, отдавая предпочтение старому понятию «биология в узком смысле слова», хотя его неправомочность была исчерпывающе доказана Геккелем. Впрочем, и эти оппоненты вкладывали в данный раздел зоологии совершенно то же содержание, что и сами экологи. Достаточно для примера сослаться на полемическую статью Э. Вассмана (Wassmann, 1901), согласно взглядам которого биология в узком смысле слова занимается изучением образа жизни животных и растений, внутривидовых и межвидовых взаимоотношений, а также необходимых условий существования организмов.

Упомянутый выше Бардон-Сандерсон, приблизительно так же понимая задачи экологии, оттенял историческую обусловленность адаптации организмов. Он видел в экологии науку, «которая имеет дело с внешними отношениями растений и животных друг к другу и к прошлым (разрядка наша.— Г. Н.) и современным условиям их существования» (1893, стр. 9).

Крайне узко, ограниченно трактовал экологию известный отечественный зоолог В. М. Шимкевич. Он определял ее лишь как «часть зоологии, обнимающую собой сведения касательно жилищ животных, т. е. нор, гнезд, логовищ и т. п.» (1904, стр. 256). Иными словами, предметом экологии, по его мнению, является только одна из сторон образа жизни животных. Однако даже в ту пору экология как наука фактически была развита значительно шире и глубже, вопреки мнению Шимкевича, утверждавшего, что «до сих пор экология не достигла той степени развития, которая дала бы ей право на известную долю самостоятельности, так как до сих пор она еще не вышла из периода описаний и не выработала ни определенных методов, ни периода описаний и не выработала ни определенных методов, ни известной суммы обобщений.

В том, что цитированное заключение ошибочно, нетрудно было вскоре убедиться, поскольку уже в 1913 г. в США была опубликована первая экологическая сводка, содержащая многочисленные факты, интересные обобщения, методические советы и обширную аннотированную библиографию, насчитывающую свыше 500 названий. Речь идет о «Руководстве к изучению экологии животных» Ч. Эдамса. У него мы читаем: «На первый, мимолетный взгляд может показаться, что биология и экология являются синонимами. Но в дальнейшем становится видно, что экология имеет дело с фундаментальной биологической проблемой - отношениями организмов к их среде» (Adams, 1913, р. 3). При этом, согласно Эдамсу, экология распадается на три основных направления: экологию индивидов, агрегатов и ассоциаций (т.е. сообществ). Под агрегатами он понимал с одной и стороны, «наследственные или таксономические объединения» вроде семей животных, а с другой—таксономических групп (родов, семейств, отрядов), т. е. в общем нечто близкое к популяциям. Что касается экологии

сообществ, то здесь Эдамс исходил из ошибочных представлений Клементса об аналогичности законов существования сообществ и отдельных организмов. Тем не менее точка зрения Эдамса на предмет и объем экологии животных представляется нам весьма интересной.

Близкую к Эдамсу и Геккелю позицию занимал известный немецкий зоолог Р. Гессе (Hesse, 1912, S. 229), который включал в круг задач экологии изучение «всех отношений животных с их средой»- органической и неорганической. При этом Гессе четко разграничивал внутривидовые отношения (между полами; родителями и потомством; разными особями) и межвидовые связи (симбиоз; синойкия; паразитизм; хищники и жертвы; биоценозы). Наряду с физико-химическими факторами (включая пищу), он выделял отношения животных к пространству, что редко встречалось у последующих авторов. Позднее Гессе почти буквально воспроизвел определение Геккеля, сказав: «Экология это наука об отношениях живых существ к их среде, как мертвой, так и живой, паука о "домашнем быте" (oikos) животных» (Hesse, 1924, S. 6).

В противоположность цитированным ученым, ведущий американский эколог В. Шелфорд (Schelford, 1913, 1915), подобно Семперу, первоначально видел в экологии «ветвь общей физиологии, имеющей дело с организмом как целым, с его общими жизненными процессами, в отличие от более специальной физиологии организмов» (1915, p. 2). В дальнейшем Шелфорд (1929) пришел к выводу, что предметом «биоэкологии» служат только сообщества и сама эта наука является «социологией организмов». Не останавливаясь на упомянутых, безусловно, неудачных терминах, нельзя не отметить, что позиция Шелфорда слишком сужает границы экологии и находится в очевидном противоречии с реальным положением вещей и даже с фактическим содержанием цитируемой его книги, посвященной лабораторной и полевой экологии, где едва ли не основное место занимает описание методики и техники экспериментального изучения экологии отдельных видов. На эту несогласованность экологических воззрений, исследований и высказываний Шелфорда тотчас же обратили внимание многие ученые (см., например, Кашкаров, 1933, стр. 18). Впрочем, и сам Шелфорд в той же книге сперва отнес аутоэкологию отчасти к физиологии, отчасти к «естественной истории», но затем, в противоположность сказанному, дал совершенно иное, близкое к обычному, толкование экологии: «Экология рассматривает не только отношения между организмами в сообществе, состоящем из разных видов, но также и отношения каждого вида к окружающей его среде как к целому и к каждому из условий, которые составляют среду» (Shelford, 1929, p. 3).

Пример с Шелфордом интересен не только с точки зрения характеристики эволюции и противоречивости взглядов данного ученого, но и как свидетельство сложности самой задачи дать сжатую формулировку сути экологии— науки, весьма многогранной по содержанию. Вместе с тем приведенные цитаты показывают, что нельзя оценивать позицию Шелфорда столь однозначно и упрощенно, как то сделали, например, Г. В. Никольский (1955) и Б. Г. Иоганзен (1959), заявившие, что Шелфорд якобы рассматривал экологию лишь в качестве «науки о биоценозах».

Среди американских экологов у Шелфорда нашлись последователи, в частности Р. Чемпен, который, сославшись на высказывания Шелфорда о биоценологическом направлении экологии, пришел к выводу, что «экология есть наука о сообществах» и что «изучение отношений отдельных видов к среде, предпринятое вне связи с сообществом и безотносительно к естественным свойствам его местообитания и ассоциациям сообществ, не входит в область экологии в собственном смысле слова» (Chapman, 1931, p. 5).

А. Пирс своей «Экологии животных» повторяет традиционное определение этой науки, но одновременно подчеркивает, что она занимается исследованием взаимодействия организмов и среды. «Экология,— пишет Пирс,— представляет ветвь биологической науки, которая занимается отношениями организмов и среды. Она имеет дело с реакциями целых организмов или групп организмов на стимулы среды и с изменениями среды,

вызванными деятельностью организмов» (Pearse, 1926, p. 1). Последнее обстоятельство надо подчеркнуть особо, так как нередко экологические связи рассматриваются слишком односторонне, и трансформирующее воздействие организмов на окружающую природу игнорируется или недооценивается. Пирс одним из первых отразил в определении экологии эту важную деталь.

Выдающуюся роль в развитии зарубежной экологии сыграл английский зоолог Ч. Элтон, чья "Экология животных" (Elton, 1927), по свидетельству ряда ученых (Andrewartha, 1961; Макфедьен, 1965), послужила толчком к развитию экологии в новом направлении. Названная книга надолго стала основным теоретическим руководством и сохранила это значение до сих пор. К сожалению, Элтон не сформулировал свое собственное понимание экологии, если не считать лапидарной фразы, что «экология означает изучение отношений животных и растений к их среде» (Элтон, 1934, стр. 9—10). Однако и в общеизвестном его учебном курсе (Elton, 1927), и в популярной книжке (Elton, 1933, русск. изд. 1934) центр тяжести при изложении проблем экологии перенесен на учение о сообществах и соответственно на биотические отношения животных. В этом смысле позиция Элтона близка к занимаемой Чепменом (и отчасти Шелфордом). В подтверждение приведем перечень глав «Экологии животных» Элтона, кстати, выдержавшей почти без изменений уже семь изданий (последнее вышло в 1956 г.). В книге рассмотрены следующие вопросы: распределение животных сообществ; экологическая сукцессия; факторы среды; сообщество животных; паразиты; время и сообщество животных; численность животных; изменения численности животных; рассеяние; методы экологии; экология и эволюция. Таким образом, биоценологический подход автора к проблемам экологии совершенно очевиден. Надо, вместе с тем, подчеркнуть как большое достоинство теоретических и популярных книг Элтона их практическую направленность. В предисловии к «Экологии животных» Элтон доказывает, что эта наука имеет несравненно большее хозяйственное значение, чем любая другая отрасль зоологии, и что тесная связь с практикой обогащает экологию новыми фактами и обобщениями, способствуя ее прогрессу.

По мере развития экологии и расширения сферы приложения ее принципов и методов к решению разнообразных теоретических и прикладных вопросов, а также в связи с усиливающимся внедрением экологических идей в другие биологические науки, первоначальные представления о специфике предмета экологии в определенной мере изменялись и в изложении разных авторов (а их число непрестанно увеличивалось) приобрели существенные различия. Не случайно, еще в самом начале 30-х годов К. Фридерикс, повторив ходячее определение экологии, вынужден был отметить, что «содержание, которое я вкладывается в это название, не совсем определенно, зависит от общих взглядов и претерпевает с течением времени изменения» (Friederichs, 1930, S. 14; русск. изд. 1932). Фридерикс, исходя из представлений Семпера (1880), предвидел усиление роли физиологии, отмечал связь с этологией, а затем дал своеобразную трактовку назначению син- и аутэкологии: "...синэкология является учением об отношениях к живой окружающей природе, тогда как экология в узком смысле слова занимается отношениями к неживой среде" (S. 14—15). Однако это соображение не встретило поддержки и не нашло отражения в дальнейших экологических исследованиях. Между тем, если разобраться, мысль Фридерикса далеко не лишена оснований. Его предложение в случае реализации способствовало бы четкому разграничению аут- и синэкологии, так как все, что касается биотических отношений и действия биотических факторов, стало бы рассматриваться (например, при преподавании курса экологии) только в связи с биоценологией.

Еще более отчетливо, чем Фридерикс, отметил различие точек зрения на предмет экологии Д. Н. Кашкаров в своей первой сводке «Среда и сообщество». Он считал, что эти оттенки мнений зависят «главным образом от того, какую роль, по мнению того или иного автора, играет в экологии изучение отношений организмов к внешней среде, и какую —

изучение взаимоотношений между организмами, входящими в «прямой контакт» друг с другом (изучение сообществ). Кроме того, спорным является вопрос о том, какие именно отношения со средой являются предметом экологического изучения; всякое ли взаимоотношение с последней, или отношения, имеющие приспособительный и расовый характер» (1933, стр. 5).

Свое собственное понимание экологии Кашкаров излагал в не скольких местах книги, придавая формулировкам известные нюансы, в чем можно убедиться по следующим отрывкам: "Экология есть наука, изучающая реакции организмов (как отдельных видов, так и группировок организмов, называемых сообществами, биоценозами) «а окружающую их среду, реакции, носящие большей частью характер приспособления к местообитанию. Экология изучает не то, что организм есть, а то, что он делает; она изучает поведение организма или группировок организмов по отношению к изменяющейся среде обитания, их приспособительные видовые и расовые реакции, выражающиеся как в поведении, так и в структуре, и ответные реакции среды. Проекция на местообитание,— подчеркивает Кашкаров,- есть основная характеристика экологического изучения» (стр. 7).

Несколько ниже Кашкаров отмечает: «Растения и животные не существуют изолированно. Они связаны, с одной стороны, с физической средой, с другой—друг с другом, составляя так называемые сообщества, составляя часть комплекса. Изучением этого комплекса и занимается экология. Она изучает реакции организмов как на физическую среду, так и на другие органические части комплекса, изучает процесс постоянного приспособления организмов к другим частям комплекса.

Изучение именно приспособительных, хотя и не всегда, реакции к условиям неорганическим и органическим местообитания (и взаимодействия с последним) есть характерная черта экологического изучения. В этом отличие ее содержания и методов от всех других наук» (стр. 7—8).

Первостепенное значение исследования связей со всем местообитанием, со всеми характерными для него условиями подчеркивалось Кашкаровым неоднократно, например в следующих словах: «Экология изучает реакции различных видов и сообществ как приспособления целого к тем или иным условиям местообитания, в котором данный организм или сообщество существует. Для экологии важна та констелляция факторов, которая реально существует в данном местообитании. Эколог всегда и прежде всего имеет в виду проекцию на местообитание, на сообщество, в котором данный организм находится, он изучает историю жизни вида и процесс приспособления его к окружающей среде» (стр. 16).

Или в другом месте книги мы читаем: «С нашей точки зрения экология есть наука об отношениях организма к среде, притом среде не только физической, но и биотической. Мы не можем рассматривать отдельный организм или вид изолированно, только в его физическом окружении, ибо его окружает п биотическая среда. Мы должны рассматривать всякий вид как члена сообщества. Но мы можем сосредоточить внимание не па отдельном виде, а на сообществе в целом, на взаимоотношениях его членов, на отношении к условиям местообитания всего сообщества как некоторой единицы. В первом случае мы будем иметь изучение аутэкологическое, во втором — синэкологическое. И то и другое будет, конечно, изучением экологическим, ибо и тут и там изучаются взаимоотношения организма и среды, законы этого взаимоотношения, процесс адаптации к условиям местообитания» (стр. 18—19).

Напомним, что цитируемая книга Кашкарова носит подзаголовок «Основы синэкологии» и по одному этому проблемы экологии в ней рассматриваются под соответствующим углом зрения. Учитывая сказанное, а также принимая во внимание выдающуюся роль Кашкарова в формировании современной отечественной экологии, интересно проследить развитие его взглядов последующие годы. Так, в предисловии к популярной книге Элтона (1934), в связи с определением экологии Геккеля, Кашкаров

писал: «Это определение и поныне наилучшим образом вскрывает содержание экологии и является общепринятым, если не считать определений экологии, даваемых отдельными авторами, как «науки о местообитаниях», "науки об адаптациях" (приспособлениях), «науки об отношениях организма к физическим факторам среды»,— определений, охватывающих лишь часть того, что является содержанием экологии в общемировом понимании. Экология рассматривает адаптивные и неадаптивные отношения организма к окружающему его природному комплексу, к физическим и биологическим факторам последнего» (стр. 3). Наряду с этим Кашкаров специально подчеркнул, что для экологии в Советском Союзе чрезвычайно характерна ее практическая направленность, связь с задачами социалистического строительства. Как известно, подобная постановка вопроса вообще пронизывала творчество Д. Н. Кашкарова (Новиков, 1968).

Позднее в книге «Основы экологии животных» (1938) Кашкаров существенно уточнил и развил свое понимание экологии. Он писал: «Таким образом, содержанием экологии является изучение взаимоотношений организма (вида) со средой его обитания, изучение приспособлений и противоречий между особенностями вида и элементами этой среды, именуемой факторами; задачей экологического исследования является познание «условий существования» вида, т. е. тех факторов среды, которые являются необходимыми для существования вида, дабы, зная эти условия существования, управлять жизнью вида или всего комплекса».

«С. А. Северцов (1937) полагает,— читаем мы у Кашкарова дальше, — что «специфической проблемой экологии является изучение борьбы за существование, результатом которой, по Дарвину, является образование приспособлений организма к среде». С этим определением можно вполне согласиться, если вместо слов «изучение борьбы за существование» поставить «изучение видов в их борьбе за существование» и борьбу за существование понимать в широком смысле слова, как ее понимал Дарвин» (стр. 10).

Кашкаров, признавая деление экологии на аут- и синэкологию, в отличие от многих других ученых, одновременно указывал на неразрывную связь этих двух направлений: «Желая познать «условия существования» животного, изучать его отношение к среде, мы должны изучать отношения его к неживой и к живой среде. Невозможно оторвать одно от другого. И потому всякое изучение экологии одного вида явится и изучением окружающего его природного комплекса, в котором он живет. И наоборот: невозможно изучать и понять природный комплекс, не изучая экологии входящих в него видов» (стр. 11—12).

О ведущем значении проблемы борьбы за существование Кашкаров писал и во втором издании «Основ экологии животных»: «Такое изучение вида в его борьбе за существование и составляет объект экологии... Термин «борьба за существование» употребляется здесь в широком и метафорическом смысле, как его употреблял Дарвин, понимая под борьбою за существование не только борьбу с другими особями, но и с неблагоприятными условиями, без наличия перенаселения и конкуренции. Конечно, эти два типа борьбы отличаются один от другого, но оба они теснейшим образом переплетаются в истории жизни вида и являются предметом экологического изучения последнего» (1945, стр. 4)

Из приведенных отрывков видно, что Кашкаров и своих теоретических представлениях исходил из принципов Дарвина и Геккеля, но не повторял их механически, а творчески видоизменял, но в соответствии с новейшими (для того времени) идеями, в частности различал среду обитания и условия существования вида, отмечал неразрывную связь и взаимное влияние аут- и синэкологических исследований, подчеркивал необходимость практической их направленности. Последняя сторона дела до этого находила отражение почти исключительно в работах по прикладной зоологии, а в теоретических сводках обычно оставалась в забвении.

В рассматриваемый период, т. е. в 30-х годах текущего столетия, среди части биологов возникло течение, сторонники которого стали развивать мысль о том, что экология призвана заниматься изучением адаптации. Наиболее, ярко эту позицию отразил М. Левин в статье в первом издании Большой советской энциклопедии. Там сказано: «Экология, или онкология... раздел биологии, изучающий приспособления (адаптации) животных и растений к окружающей неорганической и органической среде. Экология охватывает приспособления как структуры и формы, так и функции и поведения, поскольку речь идет о таких отношениях между организмами и средой, которые создают целесообразные соответствия между строением, функциями и поведением организмов и условиями существования как их самих, так и их потомства, или иными словами—обеспечивают сохранение и переживание организмов и их потомства» (1933, стр. 192). Согласно Левину, «определение Геккеля лишало экологию ее специфической проблематики, растворив ее в общей формуле, в которую можно уложить почти всю биологию» (стр. 193). Выразив несогласие со взглядами Шелфорда, Кашкарова, Пирса и других и справедливо отринув определение экологии как «естественной истории», «физиологии в широком смысле слова», «биологии в узком смысле слова» и т. п., Левин пришел к выводу, что «из этого хаоса определений экологии выход указывает то определение, которое во главу угла ставит проблему целесообразного приспособления...» (стр. 194).

Аналогичную позицию занимал также А.А. Парамонов который писал: «Экология и есть наука о приспособлениях (адаптациях) животных и растений к условиям среды. Экология имеет своей задачей изучение форм приспособлений организмов к среде, а равно и тех закономерностей, которые определяют причины выживания исследуемых организмов в одних условиях или их депрессии и гибели — в других условиях» (1933, стр. 405).

Конечно, экология, как и любая другая биологическая дисциплина, а может быть даже в большей мере, чем прочие разделы биологии, должна интересоваться проблемой адаптации и различными формами экологических приспособлений. Но случайно Кашкаров в цитированных выше определениях экологии упоминал и эти вопросы. Более того, он писал; «Изучение приспособлений морфологических, физиологических, приспособлений в поведении, а также и противоречий между организмом и средой, изучение истории жизни вида (или комплекса), представляющей постоянное колебание между противоречиями и приспособлениями организма к условиям окружающей среды, и составляет сущность содержания или предмет экологии. Экология изучает поведение видов или их группировок по отношению к изменяющейся среде обитания, их приспособительные реакции, выражающиеся как в поведении, так и в структуре, и ответные реакции среды—в целях овладения природным комплексом, в целях его изменения, приспособления к нашим нуждам. Проекция поведения вида на условия его местообитания есть основная характеристика экологического изучения» (1945, стр. 4).

С тем большим правом Кашкаров энергично возражал Левину и Парамонову в их стремлении свести всю экологическую проблематику к исследованию адаптации, причем в чисто теоретическом, познавательном плане, без какой-либо связи с практикой. «Такое понимание экологии, — писал Кашкаров,— разоружает нас, превращает экологию в школьное изучение приспособлений» (1938, стр. 11).

Учитывая все изложенное относительно воззрения Кашкарова о предмете экологии, трудно понять таких авторов, как, например, С. С. Шварц (1960), которые считают, что и Кашкаров сводил экологию к исследованию адаптации.

Ранее, излагая взгляды Кашкарова, мы упоминали статью Северцова «Дарвинизм и экология» (1937), в которой тот весьма высоко оценивал концепцию Геккеля и его определение экологии и пришел к выводу, что ее задачей является изучение отношений организма к условиям окружающей среды, а именно отношений борьбы за существование. Последняя «есть не что иное, как особый, открытый Дарвином род отношений организмов

и среды. Мы должны его резко отличать от отношений, которые будем называть физиологическими отношениями» (Северцов, 1937, стр. 596). При этом Северцов, подобно Кашкарову, подчеркивает, что необходимость изучения процессов борьбы за существование диктуется не только теоретическими соображениями, но и запросами практики, поскольку народное хозяйство кровно заинтересовано в выяснении факторов, определяющих уровень и движение численности популяций полезных и вредных диких животных.

Если мы обратимся теперь к тому, как трактуют предмет экологии в экологических сводках, вышедших за последние 15-20 лет за рубежом и в нашей стране, то увидим, что здесь наступили весьма существенные сдвиги, хотя многие авторы по-прежнему исходят в своих построениях из формулировки Геккеля. Так, в наиболее капитальной из современных сводок В. Элли и Л. Эмерсона с соавторами сказано: «Экология может быть в общем определена как наука о взаимоотношениях между живыми организмами и их средой, включая как физическую и биотическую природу, так и важнейшие внутривидовые и межвидовые отношения. Живой организм может быть определен, хотя и не полностью, как физико-химический механизм, который является саморегулирующимся, саморазмножающимся и находится в процессе уравнивания со средой. Среда какого-либо организма состоит, в конечном счете, из всего, что лежит вне отдельного организма. Те части общей среды, которые оказывают прямое влияние на организм, относятся к образующим эффективную среду. Отношения какого-либо организма или сообщества организмов со средой являются, по выражению Раймонда Пирла (Pearl, 1939): 1) частными: специфическими для каждого организма; 2) постоянными: организм живет в своей среде всю свою жизнь; 3) реципрокными: среда воздействует на организм и наоборот; 4) нерасторжимыми: отрыв организма от среды невозможен. Организмы и группы организмов представляют в экологии существенное биологическое единство, и мы исключаем внутриорганизменную или клеточную среду, за исключением некоторых специальных случаев» (Allee, Emerson a. oth., 1949, p. 1).

Немецкий зоолог В. Тишлер, давая определение экологии, вернулся к старинному представлению об экономии природы, полагая, что учение о ней и составляет суть экологии. В остальном взгляды Тишлера не отличаются от излагавшихся выше. Согласно ему, экология «занимается отношениями организмов к условиям существования внешнего мира. Эти условия могут быть, как рельеф жизненного пространства (орографические факторы), почва (эдафические факторы) и климат (климатические факторы), абиотической природы так и пища, плотность населения и враждебные факторы, биотические. В аутэкологии принято эти факторы среды относить лишь к отдельному виду или исследовать действие отдельного фактора на многие виды. Напротив, синэкология или биоценодика, центром взаимоотношений считает жизненные сообщества организмов» (Tischler 1941, S. 1). Как в цитированной книге, так и в более поздней сводке по синэкологии наземных животных Тишлер (1955) усматривает «сущность экологии в специфическом рассмотрении вопроса о взаимоотношении между жизненными требованиями организмов и наличными условиями жизни. Ее центр тяжести лежит во внешних влияниях, а не во внутренних факторах, хотя они взаимно связаны» (1955, S. 15).

По мнению Г. Кларка, «современный эколог стремится к пониманию основных воздействий факторов среды и к описанию таких общих концепций, как лимитирующее действие, конкуренция, рост популяции и т. п.» (Clarke, 1954, p. 13—14). «Центральной задачей экологии,— продолжает Кларк,— является установление общих принципов, согласно которым действуют естественные сообщества и их компоненты», причем, по Кларку, «современная экология занимается функциональной взаимозависимостью между живыми существами и их окружением» (p. 18—19).

Согласно А. Бентону и В. Вернеру, «экология это обширная наука об отношениях организмов с их средой. Вследствие большого объема этой науки, ее делят на меньшие разделы, включая экологию растений и животных, морскую и пресноводную экологию.

Изучение сообществ составляет особый раздел экологии. Все это позволяет определить ее как обширную отрасль, не исключаящую из своего рассмотрения ни одну из групп организмов или какой-либо тип среды» (Benton, Werner, 1958, p. 56),

С этим кратким определением сходна более полная формулировка В. Кюнельта: "Экология (Геккель, 1870) является учением о жизненных отношениях между организмами и средой. При этом под средой подразумевается сумма неорганических и органических условий существования. Хотя отношения организмов к их среде могут лимитироваться, но они никогда полностью не прерываются, коль скоро жизнь должна поддерживаться. Здесь можно назвать такие длительные стадии, как споры, семена, яйца и цисты; но даже и у них сохраняется, хотя и в минимальной мере, обмен веществ и неограниченная жизнеспособность. При наличии реальных взаимоотношений между организмом и средой надо иметь в виду, что, с одной стороны, среда влияет на организм (акция), а с другой — организм своей деятельностью изменяет среду (реакция) и, наконец, организмы влияют друг на друга (коакция)» (Kuhnelt, 1965, S. 13).

Еще более развернутое определение экологии, в основе которого по-прежнему лежит концепция Геккеля, дано Ф. Швердтфегером. Приведя формулировку Геккеля, он делает вывод: «Этим экология хорошо отграничивается от классических дисциплин зоологии: таксономии, морфологии и физиологии. Те имеют в качестве объекта организм как индивидуум или как представитель вида; если учесть, что форма и функция животного подчиняются внешним воздействиям, то мы получим исходный пункт и основу для рассмотрения организма как внешне ограниченного целого. В противоположность этому, экология, согласно определению Геккеля, имеет своим предметом отношения между организмом, соответственно животным, и средой. Организм, среда и связывающие их отношения представляют, по Вольтереку (Woltereck, 1932), структуру отношений (Beziehungsgefuge). Употребляя это образное выражение, мы можем, вслед за Фридериксом (Friedericlis, 1957), ricks, 1957), обозначить экологию как науку о надиндивидуальных структурах. Из употребляемых в Геккслелевском определении слов «условия существования» и «условия борьбы за существование» вытекают дальнейшие возможности отграничения и подразделения. Экология занимается отношениями между животным и средой, которая имеет значение для его существования, для его бытия. Бытие означает двоякое: просто существование, возможность жить, которая включает передачу жизни потомкам, а также размножение, а с другой стороны — существование, приуроченное к пространству, исследование пространства, расселение из одного места в другие. Соответственно этому различают: экологию существования (Ekman, 1922), включающую упомянутые отношения животного к среде, которая влияет на возможность его жизни, и экологию распространения (Krogerus, 1932), которая исследует пригодность жизненного пространства и действие конкретных условий» (Schwerdtfeger, 1963, S. 12).

Большой интерес для нас представляет точка зрения известного американского ученого Е. Одума (Odum, 1954, 1963; Одум, 1968). В первой из упомянутых книг он в следующих словах выразил свои взгляды: «Буквально, экология есть изучение организмов «дома». Обычно экологию определяют как науку об отношении организмов или групп организмов к их окружению, или науку о взаимоотношениях между организмами и их средой (см. Allee a. oth., 1949). Поскольку экология имеет дело преимущественно с биологией групп организмов {популяциями или сообществами), как и отдельных организмов, если не более, будет лучше и в большем соответствии с современными представлениями определить экологию как науку о структуре и процессах во времени популяций, сообществ и других экологических систем и о взаимоотношениях особей, образующих эти системы. Однако при дальнейшем рассмотрении лучшим определением для широкого круга вопросов, вероятно, будет краткое и наименее техническое, как, например: «биологическая наука о взаимоотношениях со средой (environmental interrelations)» (1954, p. 3—4). В пределах экологии в целом Одум выделяет следующие подразделения, соответствующие основным типам взаимодействий: экология видов;

экология популяций; экология сообществ; экология экосистем. Наряду с этим возможно деление экологии по таксономическому признаку на экологию растений, животных и пр. В популярном очерке экологии Одум оттеняет несколько иную сторону проблемы: «Поскольку экология,— пишет он,— имеет дело специально с биологией групп организмов и с функциональными процессами на земле, в океане и пресных водах, более адекватно современному пониманию рассматривать экологию как науку о структуре и функциях природы» (1963, стр. 3).

Подробную характеристику экологии мы находим у Ч. Кенди: «Вероятно, наиболее исчерпывающим определением является одно из наиболее часто употребляемых: наука о животных и растениях в их отношении друг к другу и к их среде». И далее: «Экология является самостоятельной наукой потому, что она представляет особую отрасль знания, организованную иначе любого другого подразделения биологии, а также потому, что отличается своеобразной точкой зрения. Сущность этой науки состоит в глубоком исследовании значения следующих явлений: 1. Местное и географическое распространение животных; 2. Региональные различия обилия организмов; 3. Изменения во времени наличия, обилия и активности организмов; 4. Взаимоотношения между организмами в популяциях и сообществах; 5. Структурные и функциональные приспособления организмов к их физической среде; 6. Поведение организмов в естественных условиях; 7. Эволюционное развитие всех этих взаимоотношений; и 8. Биологическая продуктивность природы и как она может лучше служить человечеству» (Kendeigh, 1961, p. 1).

Что касается отечественной экологии, то на ее развитии в конце 40-х — начале 50-х годов сказалось примитивное ламаркистское толкование идей Мичурина после сессии ВАСХНИЛ 1948 г.; учение Дарвина вообще и в частности экологические его аспекты искажались; некоторые важные проблемы экологии (вроде внутривидовых отношений) фактически были исключены из рассмотрения. Много неправильных положений было выдвинуто в работах Полякова (1949, 1950), Полякова и Шумилова (1950, 1954а, б), Иоганзена (1959, 1964) и др.

Повсеместное распространение представлений об абсолютном примате внешних условий в системе организм—среда, некритическое их применение во всех без изъятия разделах биологии породило сомнения в праве экологии на самостоятельное существование, коль скоро любая биологическая наука обязана исходить из «закона единства организма и среды», изучать воздействие последней на живые существа. Так, в докладе Г. В. Никольского на Третьей экологической конференции в 1954 г. в разделе доклада «О содержании, границах и месте экологии в системе биологических дисциплин» Никольский начал с критики разного рода «ошибочных представлений» Геккеля, «ортодоксального дарвинизма» и «неправильных представлений Дарвина о борьбе за существование и ведущей роли внутривидовой борьбы за существование в историческом развитии», не говоря об оценке в таком же духе взглядов ряда зарубежных и отечественных современных экологов. На этой основе Никольский пришел к выводу: «Исходя из анализа истории развития экологии и ее современных задач, я полагаю, что экология должна быть определена как биологическая дисциплина, изучающая образ жизни видов животных и растений на основе представления о единстве организмов и среды. При таком определении экология занимает совершенно четкое место в системе дисциплин, объединяемых единой наукой—биологией, наукой о живых организмах. Единая наука биология распадается па ряд дисциплин, из которых морфология изучает строение организма, физиология - функции их органов и целого организма, экология - их образ жизни. Под образом жизни вида я понимаю характер динамики его стада, характер пищевых взаимоотношений, размножения, распределения, миграций, суточного и сезонного ритмов жизни, характер взаимоотношений с хищниками и паразитами, характер и приспособительное значение внутривидовых (стаи, косяки, колонии) И межвидовых группировок и ряд других вопросов. Ясно, что образ жизни неразрывно связан со

строением, отправлениями и реакциями организма и его нельзя рассматривать оторванно от них» (1955, стр. 70).

Правда, позиция Никольского не встретила поддержки со стороны участников конференции, но некоторые ее аспекты нашли отражение в позднейших работах отдельных авторов. Сам Никольский продолжал и далее придерживаться цитированной формулировки. Он почти дословно повторил ее в «Экологии рыб» (1963), включив только слово «популяция» (вместо стада) и добавив фразу об изучении биологических циклов и взаимосвязей с абиотическим и биотическим окружением.

В резолюцию Третьей экологической конференции было включено пространное определение экологии, гласящее: «Исходя из имеющегося опыта экологических исследований, основным содержанием современной экологии следует считать: 1) изучение видовых приспособлений организмов, их исторической обусловленности как основы для понимания многообразия взаимосвязей организмов и среды; 2) изучение закономерностей образования и развития популяций как формы существования вида, их дифференцировки и динамики их численности; 3) изучение закономерностей формирования и развития биоценозов как выражения взаимоотношений организмов в конкретных условиях местообитания». «Таким образом,— читаем мы дальше,— экология является вполне сформировавшейся наукой, специально направленной на изучение взаимосвязей организмов и среды в процессе изменения численности популяций видов и развития взаимодействующих группировок видов— биоценозов. Внимание экологов сосредоточено на изучении взаимосвязей, приспособлений и численности организмов в зависимости от условий жизни, на исследовании изменений среды под воздействием организмов в различных естественно-географических ландшафтах и в условиях направленной хозяйственной деятельности человека» (1954, стр.380—381).

Не беря отдельных частных, можно признать, что цитированное определение довольно полно отражает характер и разнообразие задач экологии того периода ее развития. Многие из экологов, остановившихся на данном вопросе в последующие годы, использовали эту формулировку или отдельные ее тезисы. Нельзя не отметить при этом принципиальное сходство приведенного определения со взглядами Геккеля, не считая фразеологических различий.

В этом отношении большой интерес представляют взгляды известного советского зоолога Н. П. Наумова, автора ряда программ по курсу экологии животных (Наумова, 1954, 1956; Наумов, Шилов, 1957) и дважды издававшегося учебного пособия (1955, 1963). Наумов неоднократно излагал свои воззрения на предмет экологии и его понимание Геккелем. Так, в первом издании «Экологии животных» (1955) он критиковал Геккеля за утверждение, что «экология есть наука о всех сложных взаимоотношениях, отнесенных Дарвином к условиям борьбы за существование», а Кашкарова за развитие этого принципа и включение в задачи экологии исследования разнообразных приспособлений, противоречий между организмом и средой, а также истории жизни вида или комплекса (стр. 5). Согласно Наумову, формулировки Геккеля и Кашкарова непригодны, поскольку «изучение взаимоотношений среды и организма в их историческом развитии не является привилегией экологии, а составляет основное содержание всей советской биологии» (стр. 5). По мнению Наумова, экология животных это «раздел зоологии, изучающий образ жизни (сезонные биологические циклы) животных в связи с условиями существования, а также значение последних для размножения, выживания, численности и распределения животных. Целью такого изучения служит управление этой численностью при помощи изменений среды» (стр. 6—7). Ошибочность подобной односторонней трактовки сущности и задач экологии была тогда же убедительно показана Н. И. Калабуховым (1956).

Более полное определение содержится в методической брошюре Н. П. Наумова и И. А. Шилова (1957), где к задачам экологии отнесено изучение взаимодействия организмов и среды, закономерностей образования и взаимодействия со средой популя-

ций отдельных видов, закономерностей образования и развития сообществ. Заметим, что данный круг вопросов в настоящее время перечисляется едва ли не всеми авторами¹. Во втором издании «Экологии животных» (1963) сказано иное, чем в первом, а именно: «Экология изучает те стороны отношений организмов со средой, от которых зависит успешность их развития, выживания и размножения. Ч. Дарвином (1859)) они названы «борьбой за существование», которую он понимал в «широком и метафорическом смысле, включая борьбу за существование либо между особями того же вида, либо между особями различных видов, либо с физическими условиями жизни». Далее Наумов упоминает исследования исторически сложившихся «специфических для каждого вида приспособления особей, обеспечивающих разносторонние связи со средой, их развитие и созревание». В качестве основной проблемы названа «численность живых организмов (биомасса) и ее динамика». О специфичности экологии написано следующее: «Взаимодействие организмов со средой изучается каждой биологической наукой в своей области. Экология имеет дело лишь с той его стороной, которая обуславливает развитие, размножение и выживание особей, структуру и динамику образуемых ими популяций отдельных видов, и, наконец, структуру и динамику сообществ разных видов» (стр. 4). В соответствии с этим, по мнению Наумова, экологию надо делить не на аут- и синэкологию, а на экологию особей, популяций и сообществ¹.

Приблизительно такое же освещение предмет и проблема экологии получили в статье Н. П. Наумова в Большой медицинской энциклопедии. В ней сказано: «Бытующее еще кое-где определение экологии как науки о «взаимоотношениях организмов со средой» неправильно, так как экология имеет дело лишь с той стороной этих взаимоотношений, которая обуславливает выживание, структуру и динамику популяций, а также сообществ разных видов. Иными словами, основным объектом экологии являются так называемые биологические макросистемы—популяции одного вида или сообщества популяций разных видов животных, растений, микроорганизмов, куда отдельные особи входят в качестве составных частей» (1964, стр. 1281).

В противоположность Наумову, А. Г. Воронов считает, что современная экология делится не на три, а на два отдела— « аутэкологию, изучающую взаимоотношения со средой отдельных видов, их популяций и особей, и синэкологию, ...задачей которой является изучение отношений животных между собой и с растениями в биоценозах» (1957, стр. 367). Что касается задач экологии, то к ним, по Воронову, относятся: «1) изучение становления морфологических и физиологических особенностей животных в зависимости от условий среды и динамики этих условий, т. е. изучение воздействия условий существования на внутривидовую изменчивость; 2) изучение изменений численности популяций различных видов животных в зависимости от меняющихся условий среды с учетом значения морфо-физиологических особенностей популяций для этих изменений и разработка методов повышения численности полезных видов и подавления численности вредных; 3) изучение путей формирования и развития совокупности видов животных, обитающих в том или ином биоценозе, и разработка способов оценки производительности различных биоценозов; 4) изучение внутривидовых и межвидовых отношений животных и их роли в эволюционном процессе» (стр. 366).

¹ Не составляет исключения и наше краткое методическое пособие (Новиков, 1957б), так что критические замечания Наумова и Шилова, упрекавших нас в чрезмерно широком толковании содержания экологии, не имеют оснований.

¹ Б. Г. Иоганзен (1967), придерживаясь той же, что и Наумов, точки зрения на структуру экологии, предложил, наряду с аут- и синэкологией, употреблять выражение "популэкология". Надо надеяться, что этот неблагозвучный термин не получит распространения.

Вопреки современным представлениям, сформулированным Н. П. Наумовым, А. Г. Вороновым и другими авторами, энтомолог В. В. Яхонтов продолжает рассматривать экологию в прежнем плане. По его словам, «задачами экологии насекомых (как и других животных) является познание формирования их морфологических и физиологических особенностей и особенностей образа жизни в зависимости от условий среды, изучение влияния среды на численность особей данного вида, на характер распределения их по территории и на формирование сообществ организмов, населяющих ту или иную территорию» (1969, стр.7). Правда, некоторые выражения в цитированном определении буквально повторяют слова Воронова, но о необходимости исследования популяций и о практической направленности экологии у Яхонтова почему-то ничего не сказано.

На протяжении последних лет внимание экологов во все большей мере привлекает исследование различных сторон существования и развития экологических популяций, Популяционные исследования занимают столь важное место в современной экологии, что это обстоятельство, конечно, не могло не найти отражения и в формулировках содержания и проблематики экологии. Ярким тому подтверждением служат только что рассмотренные нами высказывания Наумова в их последовательном развитии, упоминавшийся выше перечень вопросов из книги Кенди, ссылка на «наиндивидуальные структуры» в цитированном отрывке из книги Швердтфегера, определение экологии Вороновым и т. д. Э. Макфедьен (Macfadyen, 1963) связывает начало популяционных исследований с именем Элтона. Он пишет: «Новая фаза развития предмета началась с выходом «Экологии животных» Элтона, так как она переключила внимание с отдельного организма на популяцию животных как на единицу, которую следует изучать. Подобно тому, как внимание химика сосредоточено на изучении молекул, цитолога — на изучении клетки, а морфолога—на изучении организма, естественным и наиболее перспективным объектом изучения эколога служит популяция организмов» (русск. изд. 1965, стр. 15—16). Однако нам трудно безоговорочно согласиться с Макфедьеном в этом его утверждении, ибо, как было показано выше, упомянутая книга Элтона носит отчетливо выраженный биценологический характер. Только лишь в дополнительных замечаниях ко второму изданию (1935 г.) Элтон подчеркнул огромный рост популяционных исследований и их важное прикладное значение, но в остальном содержание книги осталось в данном и последующих изданиях неизменным, таким же, что и в самом первом, т. е. биценологическим, но не популяционным.

Развивая свои мысли, Макфедьен признает, что еще не все экологи согласны с первенствующим значением изучении популяций, но работы в этом направлении уже принесли свои плоды. «Подход к экологии животных в свете динамики популяций,— пишет Макфедьен,— позволил расширить содержание предмета «научной естественной истории» (т. е. аутоэкологии.—Г. Н.) во все стороны. Прежде всего, мы получили возможность выявить количественные закономерности экологических явлений». Далее: "...приняв популяцию животных в качестве основной единицы изучения в экологии, а статистику - в качестве главного аналитического инструмента, мы приобрели,— по словам Макфедьена (а они далеко не столь бесспорны, как то кажется автору),— возможность устанавливать не только качественные закономерности и явлений, происходящих и популяциях, но и делать обобщения количественного порядка, а также давать прогнозы на попом уровне» (1965, стр. 16).

Среди советских экологов самую крайнюю позицию в отношении роли популяционных исследований, очевидно, занимает С. С. Шварц в брошюре "Принципы и методы современной экологии животных» (1960) первый ее раздел он прямо называет: «Экология—наука о популяциях», Не имея ни возможности, ни намерения сколько-нибудь подробно

реферировать эту дискуссионную работу Шварца, отметим лишь некоторые, наиболее существенные с нашей точки зрения моменты. Автор исходит из постулата, что «популяция— основная, а для высших животных—единственная форма существования вида. Так же как существование клетки многоклеточного организма немислимо вне организма, так и немислимо существование особи вне популяции. Это не значит, конечно, что популяция—это организм высшего порядка, но это значит, что она — определенная организация (структурное целое) особей, вне которой они существовать не могут» (стр. 7). Более того, согласно утверждению Шварца, «... жизнь, во всяком случае в ее высших проявлениях, невозможна не только в форме клеток и тканей, но и в форме отдельных особей. Невозможна жизнь и непосредственно в форме биоценозов, так как биоценотические связи — это связи между видовыми популяциями, а не связи между отдельными особями» (стр. 6—7). Исходя из сказанного, Шварц делает вывод, что не изучение взаимосвязи отдельного организма со средой, а изучение взаимосвязи и приспособительных реакций популяции с условиями ее существования должно стать основной задачей экологии» (стр. 8). Он исключает из экологической тематики изучение образа жизни животных, специально подчеркивая, что «знание образа жизни вида— необходимая предпосылка изучения его экологии, материал к экологии, но не она сама» (стр. 11). К сожалению, при этом остается не ясным, к какому же разделу зоологии должна относиться эта «необходимая предпосылка», если она не входит в экологию. Кстати, напомним, что Г. В. Никольский и Н. П. Наумов усматривали в изучении образа жизни одну из важнейших задач экологии животных.

Своеобразно рассматривает Шварц вопрос о месте в экологии учения о факторах среды. Изучение влияния на организм животных отдельных факторов (температуры, света, влажности и пр.), согласно его точке зрения, входит в компетенцию физиологии, именно экологической физиологии. Подобного рода работы остаются, по Шварцу, физиологическими даже если выполняются экологами и представляют большой интерес для познания экологических закономерностей. К экологии относятся только исследования «влияния определенной констелляции внешних условий (засуха, заморозки, дожди и т. п.) на организм животных и жизнь популяций отдельных видов» (стр. 8—9). С подобной позицией трудно согласиться.

В итоговом обзоре Шварц (1967, стр. 356) справедливо замечает, что «строгого и общепринятого определения экологии как самостоятельной науки не существует... Тем не менее специфичность собственно экологической проблематики и методологии несомненна, хотя точное определение этой специфичности встречает известные затруднения». Вопреки этому, в статье Л. Н. Добринского и С. С. Шварца вновь содержится утверждение: «В настоящее время мало кто сомневается в том, что экология — наука о популяциях» (1967, стр. 57). Думается, что авторы здесь не вполне объективно оценивают реальное положение дел. Недостаточно точно определено Шварцем (1967, стр. 363) время начала формирования современной экологии животных в СССР (в конце 40-х — начале 50-х годов).

Для современной экологии животных, по Шварцу, «характерны следующие особенности: популяционный подход к исследованиям экологии отдельных видов; углубленное и всестороннее изучение биоценотических связей; исследование роли¹ животных в преобразовании среды их обитания и энергетический подход к проблеме биоценоза в целом; моделирование природных явлений на популяционном уровне в лабораторных условиях (возник термин «модельные популяции») и исследование эколого-физиологических закономерностей с учетом динамики популяций; синтез ауто- и синэкологии, отвечающий положению «ценотические связи это связи между популяциями, а не видами» (В.Н. Беклемишев, 1967, стр. 363)».

Нимало по отрицал первостепенного значения детального и разностороннего исследования популяций животных, мы, однако, не можем согласиться со сведением всей

экологии к одной этой проблеме и ущерб другим направлениям, не укладывающимся в рамки популяционной экологии.

Следует также внести определенные коррективы в аргументацию сторонников формулы «экология — наука о популяциях», полагающих, что таким способом они внесут полную ясность в вопрос о специфике предмета и метода экологии и решительно отграничат ее от других биологических наук, что нельзя было якобы сделать, исходя из определений экологии Геккеля, Кашкарова и др. Как известно, популяции составляют объект исследования отнюдь не одних только экологов, но во все возрастающей степени также генетиков, систематиков, специалистов по эволюционной теории и других биологов. Отсюда следует, что концентрация внимания на изучении популяций не снимает «обвинений» экологии животных в отсутствие специфического предмета исследования. Между тем подход и методы «обычной» экологии издания отличались должным своеобразием, никак не меньшим, чем у популяционной экологии.

В то же время следует отметить, что изучение популяций в последние годы приобрело очень большой размах и привело ко многим важным теоретико-познавательным и практическим достижениям. Как мы могли убедиться, в настоящее время популяционные проблемы находят более или менее обстоятельное освещение во всех сводках и учебниках экологии животных, например у Н. П. Наумова (1963), и за рубежом появился ряд капитальных сводок и специальные курсы, вроде «Введения в изучение популяций животных» австралийского эколога Г. Андресварта (Andrewartha, 1961), который видит основное назначение данной дисциплины в изучении распределения и численности животных. Под этим углом зрения в книге рассматриваются среда и ее основные компоненты {погода, другие животные, патогенные организмы, пища, место обитания}, плотность, дисперсия, численность животных в природных популяциях.

Другим примером такого рода издания может служить книга американского эколога Л. Слободкина, посвященная росту и регуляции популяций животных. Во введении к этой книге, сказано: «Экология — общее понятие, она имеет дело с отношениями между организмами и их средой в самом широком смысле. Наша проблема здесь значительно более узкая и исключает простое описание естественного мира, с одной стороны, и большинство физиологических реакций отдельных организмов в их частном окружении, с другой. Мы будем иметь дело прежде всего с взаимодействием между отдельными животными, которые живут в ассоциациях, с другими такими же, поскольку подобные взаимодействия некоторым образом изменяются в зависимости от численности и характера таких животных». И далее: «В конце книги, я надеюсь, станет ясно, что проблема создания общей теории качества и численности животных является реальной, эмпирически разрешимой проблемой; что мы не способны решить ее сейчас, но что общий образ действия, который приведет к подобному решению, мыслим по крайней мере в принципе. Я надеюсь также, что станет ясно, что эта область представляет интеллектуальную задачу первого класса и что для нее потребуются очень много высококвалифицированных исследователей» (Slobodkin, 1964, p. V—VI).

Путь освещения указанных вопросов, избранный Слободкиным, станет более понятным, если перечислить основные разделы книги: человек в экологическом мире; сообщества и популяции; экологическая ниша в общем смысле; жизненная страховка животных; размножение и увеличение численности; простые изменения в популяциях; конкуренция между видами; опыты Гаузе и их значение; недостатки сигмоидной модели роста; убыль во времени и пространстве; взаимодействия хищника и жертвы; сообщества в природе.

В экологических построениях и Дарвина и Геккеля, как мы видели выше, первостепенное место занимали биотические отношения организмов и те проблемы, которые мы теперь относим к числу биоценологических. Эти интереснейшие вопросы и в настоящее время продолжают привлекать внимание биологов, хотя надо сказать, что степень их изученности у ботаников выше, чем у зоологов. Исследование растительных

сообществ развилось в особую дисциплину—фитоценологию, или геоботанику,— тогда как экология растений занимается только воздействием физико-химических факторов на отдельные виды растений.

Как мы могли убедиться из изложенных выше материалов, среди зооэкологов едва ли не большинство придерживается совершенно иной позиции, рассматривая свою науку в более широком плане, как объединяющую экологию видов, популяций и сообществ. Нам подобная точка зрения представляется единственно правильной. Однако она, конечно, отнюдь не исключает возможности и необходимости самостоятельного рассмотрения и углубленного изучения каждого из перечисленных разделов, тем более что все они требуют особого к себе подхода, специфических методов и различной оценки явлений.

На развитие биоценологического изучения животных глубокое влияние оказала «Экология животных» Элтона (Elton, 1927), так как она содержала не только богатый теоретический материал и важные обобщения, но и ценные методические советы, особенно полезные для начинающих исследователей. В дальнейшем было опубликовано много других синэкологических сводок. Из них, кроме упоминавшихся книг Л. И. Кашкаро на (1933) и В. Тишлера (1949, 1955), следует также назвать капитальную сводку американского эколога Л. Дайса «Естественные сообщества». Он рассматривает экологию сообществ в качестве подразделения экологии и относит к ее компетенции «от ношения между особями и между видами как растений, так и животных, а также отношения между сообществами и их физической средой» (Dice, 1952, p. 1). Подобное определение нельзя признать достаточно четким и исчерпывающим. Недаром сам автор признает отсутствие ясных границ между экологией сообществ и аутоэкологией. Однако план и содержание книги Дайса носят всецело биоценологический характер. Она охватывает очень широкий круг вопросов, касающихся роли внешних факторов в образовании сообществ, динамики сообществ, значения территориализма и общественного поведения животных, экологических между ними связей, влияния сообществ на физические свойства биотопов, взаимодействия между сообществами, их структуры, классификации и даже эволюции.

Важно подчеркнуть, что современная биоценология не ограничивается описательными и количественными методами, по все шире начинает прибегать к оценке энергетического баланса, лежащего в основе каждой биоценологической группировки. Энергетический принцип как основа анализа жизненных процессов и явлений привлекает внимание и других экологов, исследующих иные уровни экологических систем,— виды, популяции, подвиды (Калабухов, 1950; Винберг, 1960; Slobodkin, 1962).

Принципиальное значение имеет стремление ряда биологов создать единую теоретическую концепцию, способную объединить усилия всех ученых, исследующих биоценозы в различных аспекта — их растительные и животные компоненты, физические условия и пр. В основе этих теоретических представлений лежит неоспоримый факт, что биоценоз есть динамическое единство всех его элементов (включая как организмы, так и физико-химические свойства биотопа), а не механическая их сумма. На Западе такие цели преследует учение об экосистемах, первоначально сформулированное ботаником А. Тэнсли (Tansley, 1935). В Советском Союзе широкое признание получило учение о биогеоценозе В. Н. Сукачева, основные принципы которого были изложены в 1940—1944 гг., а затем развиты во многих других работах того же автора, его учеников и последователей (Сукачев, 1964). Вне всякого сомнения, теория биогеоценологии представляет большой шаг вперед в дальнейшем развитии идей Дарвина — Геккеля.

Не лишне напомнить, что как Дарвин, так и Геккель рассматривали экологию и ее принципы как науку, в равной мере относящуюся ко всем живым существам, а не только к растениям или к животным. Однако в дальнейшем, в силу нараставшей дифференциации наук, пути фито- и зооэкологии сильно разошлись, вплоть до разного понимания самого объема данной науки в области ботаники и зоологии. Теперь нередко геоботаники в своих исследованиях «фитоценозов» совершенно абстрагируются от естественных

всеобъемлющих связей, пронизывающих природные сообщества, и занимаются искусственно вычлененными из единых биогеоценозов растительными группировками, не учитывая огромной роли других организмов. Это наше замечание, конечно, отнюдь не означает отрицания фитоценологии как пауки. Ее попытки некоторых экологов, главным образом зоологов, перекинуть мост между экологией обеих групп организмов «право на существование» несомненно. Но при этом очевидна необходимость известной модернизации геоботаники с тем, чтобы она приобрела более широкий биоценологический характер, т. е. стала бы должным образом считаться с масштабами и последствиями деятельности животных (в первую очередь растительных и обитающих в почве). Зоологи, очевидно в силу глубокой зависимости животных от растений, несколько более трезво смотрят на положение вещей и в своих биоценологических и иных экологических исследованиях уделяют несравненно большее внимание растительным компонентам. Тем не менее отмеченный разрыв остается налицо и нимало не стирается. Поэтому биогеоценология может сыграть особенно важную роль в дальнейшем развитии комплексных исследований растительно-животных сообществ.

В связи со сказанным привлекают внимание попытки некоторых экологов, главным образом зоологов, перекинуть мост между экологией обеих групп организмов созданием курсов общей экологии. Таким образом, возрождается идея Геккеля об экологии как единой биологической науке. С особенной силой подобного рода тенденции дали о себе знать в последние 10—15 лет. Одним из первых за осуществление этой трудной задачи взялся американский зоолог Кларк. В его «Элементах экологии» сказано: «Современный эколог стремится к познанию основных воздействий факторов среды и к описанию таких общих концепций, как лимитирующее действие, конкуренция, рост популяции и т. п. Эти принципы могут быть приложимы или к растениям или к животным, но многие концепции, такие, как цепи питания и динамика обмена энергии, должны рассматриваться одновременно и для растений и для животных. Термин экология, следовательно, необходимо включает взаимодействие всех групп организмов со средой» (Clarke, 1954, p. 12—14). Отсюда Кларк делает вывод, что «центральной задачей экологии... является установление общих принципов, согласно которым действуют естественные сообщества и их компоненты» (p. 18).

Такого же рода теоретическое руководство представляет прекрасно написанная книга Одума «Основы экологии», одержавшая уже два издания (1954, 1961). Правда, в ней ощущается определенный крен в сторону морской гидробиологии — основной специальности автора, но том не менее освещается весьма широкий круг вопросов. При этом руководящей идеей служит принцип энергетического анализа экосистем. Сперва Одум рассматривает основные экологические принципы и концепции, в том числе и предмет экологии; принципы и концепции, касающиеся экосистем и биогеохимических циклов; принципы, касающиеся ограничивающих факторов; принципы энергетики экологических систем; принципы организации на уровнях видовых популяции, межвидовых популяций, сообществ. Вторая половина книги посвящена экологическому обзору основных экосистем — пресных водоемов, океана, суши. С наивысшей точки зрения, странно выглядит только дополнительная глава о человеческом обществе.

Аналогичную попытку, в общем увенчавшуюся успехом, предпринял румынский зоолог Б. Стугрен (Stugen, 1965). Как общебиологическую науку характеризует экологию известный отечественный геоботаник Л. Г. Раменский (1956), но его взгляды существенно отличаются от высказываемых другими учеными. Согласно Раменскому, экология это «наука о взаимоотношениях организмов и образуемых ими «сообществ», или биоценозов, с окружающей средой, о приспособленности организмов и биоценозов к условиям среды и о противоречиях организмов и биоценозов с окружающей средой (живой и мертвой)» {стр. 320}. К основным отраслям экологии, по Раменскому, принадлежат: аутоэкология,

учение о жизненных формах, учение о средах, учение о местообитании (экотопология), синэкология и биоценология.

В Советском Союзе курс общей экологии пытался создать Б. Г. Иоганзеи. В соответствии с задачами этой дисциплины он дал ей следующее определение: «Экология — общебиологическая наука о закономерностях взаимоотношений организмов и среды, изучающая образ жизни животных и растений, их продуктивность, динамику численности популяций и природу биоценозов. Иными словами, экология изучает организмы в природном или культурном биоценозе и среду их жизни, на основе чего познает динамику численности и законы управления ею через изменение условий существования» (1959, стр. 34). Внимательно рассматривая цитированное определение, нельзя не прийти к выводу, что оно, будучи весьма наукообразным по форме, в сущности недостаточно раскрывает содержание экологии, а в некоторых отношениях просто ошибочно. Позднее Иоганзен (1967) несколько модифицировал свою формулировку, но от этого она мало в чем выиграла.

К сожалению, интересно задуманная книга Иоганзена «Основы экологии» внесла так мало полезного в теорию этой науки и содержала столь неудовлетворительную характеристику ее истории и современного состояния, что вызвала весьма серьезную критику на страницах ведущих научных журналов (Но викой, 1960б; Иасимович, 1961). Подобно другим отечественным экологам, стоящим на позициях «советского творческого дарвинизма», Иоганзен, как мы уже отмечали, совершенно неправильно интерпретировал экологические взгляды Дарвина и многих других зарубежных и отечественных ученых, причем критике их мнимых ошибок придал nepозволительно грубый оттенок. В еще более резкой форме этот своеобразный литературный стиль нашел отражение в некоторых других произведениях Иоганзена (1965 и др.).

Очевидно, необходимы дальнейшие усилия в направлении создания теоретических сводок и учебных пособий по общей экологии, стоящих на современном научном и методическом уровне. Вероятно, эта работа потребует объединенного труда зоологов и геоботаников.

В отличие от понимания задач экологии Геккелем, для современной их интерпретации и советскими и большинством зарубежных ученых чрезвычайно характерно стремление связать экологические исследования с запросами практики — различных отраслей хозяйства, здравоохранения, охраны природы и пр. Нет нужды подчеркивать первостепенное значение подобной тенденции, в том числе для развития теории экологии, обогащения ее новыми фактами и идеями.

На этом нам придется закончить обзор понимания предмета экологии после Геккеля. В силу своей фрагментарности, ограниченности исходного материала этот очерк, конечно, страдает большой неполнотой. Тем не менее, как нам кажется, даже в таком виде он позволяет бегло оценить тот большой путь, который проделала мировая экология за минувшие 100 лет. Он, этот период, ознаменовался не только накоплением огромной массы фактов и не только появлением ряда частных обобщений, но и возникновением совершенно новых направлений в экологии, формулировкой принципиально важных закономерностей из области всех трех основных разделов нашей науки — экологии видов, популяций и сообществ. Конечно, между первоначальными экологическими представлениями Геккеля и взглядами современных специалистов лежит огромная дистанция. Однако справедливость требует не только воздать должное прозорливости Геккеля, но и признать, что сформулированное им в 1866—1869 гг. определение экологии во многом сохранило свое значение, а в ряде отношений может даже служить напоминанием о том, на что следовало бы обратить внимание и что мы изучили еще далеко не достаточно. Здесь в первую очередь надо указать на тот комплекс вопросов, который Дарвин назвал «борьбой за существование» и где ведущее значение имеют все же внутри- и межвидовые взаимоотношения организмов.