

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
"САМАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЭКОНОМИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ"
Российская академия наук
Институт экологии Волжского бассейна

ОБЩАЯ И ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Учебное пособие

Самара - Тольятти
Издательство
Самарского государственного экономического университета
2016

УДК 574(075)

ББК Б1я7

О-28

Рецензенты: кафедра экологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского (национального исследовательского университета) (зав. кафедрой доктор биологических наук, профессор, заслуженный работник высшей школы РФ, лауреат премии Правительства РФ в области науки и техники *Д.Б. Гелашвили*); доктор географических наук, профессор *А.А. Головлёв*

Авторы: Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н., Лазарева Н.В., Саксонов С.В.,
Симонов Ю.В., Хасаев Г.Р.

Печатается по решению
редакционно-издательского совета университета

О-28 Общая и прикладная экология [Текст] : учеб. пособие / Г.С. Розенберг
[и др.]. - Самара - Тольятти : Изд-во Самар. гос. экон. ун-та, 2016. - 452 с.
ISBN 978-5-94622-631-8

Рассмотрены актуальные вопросы и основные концепции современной экологии, представлен системный подход к изучению экосистем, обсуждаются проблемы прикладной экологии и устойчивого развития экосистем разного масштаба.

Учебное пособие, написанное в соответствии с программой курса "Экология", предназначено для студентов бакалавриата и магистратуры всех направлений, изучающих экологию и специализирующихся в данной сфере.

УДК 574(075)
ББК Б1я7

© Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н.,
Лазарева Н.В., Саксонов С.В.,
Симонов Ю.В., Хасаев Г.Р., 2016
© ФГБОУ ВО "СГЭУ", 2016

ISBN 978-5-94622-631-8

НЕСКОЛЬКО СЛОВ О НОВОМ УЧЕБНОМ ПОСОБИИ

Основа курса общей и прикладной экологии была разработана еще в 1992 г. [Розенберг, Мозговой, 1992]; через семь лет учебное пособие было заметно изменено [Розенберг и др., 1999], его объем вырос более чем в 3 раза, издание получило гриф УМО¹ и привлекло внимание широкого круга научно-педагогической общественности (книга была прорецензирована в таких центральных журналах, как "Известия РАН. Серия биологическая" (г. Москва), "Биология внутренних вод" (г. Борок), "Экология и жизнь" (г. Москва), "Известия Самарского НЦ РАН" и др. [Краснощеков, 2000а; Кавтарадзе, Фридман, 2001; Лебедев, 2001; Швец, 2001; Шилов, 2001]). В частном письме профессор Б.М. Миркин (г. Уфа) назвал данное издание "высшим пилотажем" и хорошим пособием для преподавателей экологии. Позднее текст был еще раз переработан, адаптирован под изменившуюся учебную программу (стал в большей степени ориентирован на студентов) и со значительными поправками вышел в двух изданиях [Розенберг и др., 2002; Розенберг, Рянский, 2004]. Последняя работа также получила гриф УМО, на нее была написана положительная рецензия [Саксонов, 2005], и в 2005 г. курс лекций был выпущен вторым изданием. Вскоре на его базе вышло уже мультимедийное учебное пособие "Экология в картинках" [Розенберг, 2007].

Основа настоящего издания (фактически 6-го по счету) - "Теоретическая и прикладная экология" [Розенберг, Рянский, 2004]; существенному изменению подверглась вторая часть этой работы, которая была дополнена материалами по медицинской экологии и экономике природопользования.

Остается выполнить приятную обязанность и сказать слова благодарности всем тем, кто принял активное участие в появлении данной книги на свет и оказал авторам неоценимую помощь в сборе материалов, ее обсуждении и издании. Это профессора российских государственных университетов: Нижегородского - Д.Б. Гелаишвили, Самарского - Д.П. Мозговой, Московского - А.М. Гиляров, В.Н. Максимов, С.А. Остроумов и В.Д. Фёдоров, Башкирского (г. Уфа) - Б.М. Миркин и И.Ю. Усманов, Саратовского - Г.В. Шляхтин, Самарского экономического -

¹ УМО - Учебно-методическое объединение по классическому университетскому образованию Российской Федерации.

А.А. Головлёв и *А.А. Сидоров*, Мордовского (г. Саранск) - *А.В. Каверин*, Самарского технического - *А.В. Васильев*, а также профессора Ботанического института РАН (г. Санкт-Петербург) *В.Т. Ярмишко*, Института биологии УфНЦ РАН (г. Уфа) *А.Ю. Кулагин*, сотрудники Института истории естествознания и техники РАН (г. Москва) член-корреспондент РАН *Ю.М. Батулин*, Института экологии Волжского бассейна РАН (г. Тольятти) член-корреспондент РАН, профессор *А.Г. Зибарев*, профессора *В.Б. Голуб*, *И.А. Евланов*, *Т.Д. Зинченко*, *Г.П. Краснощеков*, *В.И. Попченко* и *В.А. Селезнёв*, доктора биологических наук *В.В. Жариков* и *О.А. Розенцвиг*. Любезно предоставили свои новейшие публикации по экологии профессора американских университетов из штата Северная Каролина *Дж.Э. Стейгер* [*J. Edward de Steiguer*], из штата Техас *Э. Пианка* [*Eric Rodger Pianka*], из штата Джорджия *Ю. Одум* [*Eugene Pleasants Odum*], из Института политики Земли (Вашингтон, США) *Л. Браун* [*Lester R. Brown*], а также российские ученые: академик, профессор Института проблем экологии и эволюции РАН (г. Москва) *Ю.И. Чернов*, член-корреспондент РАН, профессор Петрозаводского госуниверситета *Э.В. Ивантер* и профессора *К.С. Лосев* (Московский госуниверситет), *Н.К. Христофорова* (Дальневосточный госуниверситет, г. Владивосток), *К.М. Петров* (Санкт-Петербургский госуниверситет), *Н.А. Кузнецова* (Московский госпедуниверситет), *Л.М. Кавеленова* (Самарский госуниверситет), *Ю.В. Линник* (Петрозаводский госуниверситет) и многие другие. **Всем вам, дорогие коллеги, выражаем свою искреннюю признательность.**

Наши особые слова благодарности за помощь в редактировании и оформлении рукописи сотрудникам ИЭВБ РАН кандидатам биологических наук *Н.В. Костиной*, *Р.С. Кузнецовой*, инженеру *И.А. Пантелеву* (он не спасал информацию с загубленных флешек) и, конечно, членам наших семей, которые всегда поддерживали нас в процессе этой интересной и увлекательной работы.

1. ВВЕДЕНИЕ В ПРЕДМЕТ (лекция № 1)

Сегодня об экологии говорят все; более того, ныне ее границы раздвинуты далеко за рамки даже синтетической биологической дисциплины (можно слышать о "социальной экологии", "инженерной экологии", "политической экологии", "экологии культуры" (представьте - "наука о доме культуры"?!) и пр.). Думается, что это происходит по ряду причин.

Во-первых, термин "экология" (в переводе с греческого *oikos* - дом, *logos* - наука; таким образом, "экология" - наука о доме, о взаимоотношениях между живыми организмами и окружающей их средой) оказался просто очень удачным с лингвистической точки зрения.

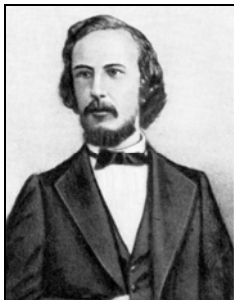
Во-вторых, Человек - тоже живой организм, находящийся во взаимоотношениях с окружающей средой, причем его поведение оказывает очень значительное влияние на Природу. Поэтому с позиций антропоцентризма экология воспринимается больше как наука, "обслуживающая" Человека в зависимости от изменения его экономического или социального статуса, чем как естественно-научная дисциплина.

В-третьих, экология - развивающаяся наука, и ее понятийный, методический и теоретический аппарат еще не устоялся (так, продолжаются дискуссии даже об основном объекте изучения экологии).

Легкость, с которой сам термин "экология" и различные экологические понятия, теряя биологический смысл, вторгаются в разные отрасли знания, по-видимому, отражает назревшую необходимость их "вторичной экологизации". Такой широкий (экологический) подход был традиционен для российских естествоиспытателей - сошлемся на произведения С.П. Крашенинникова, И.И. Лепёхина, П.С. Палласа, К.М. фон Бэра и др. Но прежде продемонстрируем эволюцию понятия "экология" на протяжении почти полутора веков его существования [Розенберг, 1999, 2010а; Розенберг и др., 1999]¹.

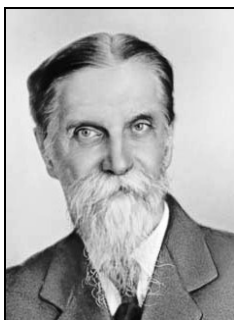
¹ Данные определения - лишь часть коллекции одного из соавторов, в которой имеются воистину "жемчужины" (например, по мнению Л.Н. Самойлова, экология - "понятие-символ эпохального значения, болезненный нерв современной мировой цивилизации и культуры, ее новый животрепещущий философско-мировоззренческий ориентир"). Впечатляют и такие "новые направления" экологической науки [Розенберг, 2010а], как "экологическое пчеловождение" (Е.Н. Поволжский), "экологическое асбестование"

(Е.П. Янин) или "эколософия" (В.А. Зубаков).



Эрнст Геккель
(Ernst Heinrich Philipp
August Haeckel;
1834 - 1919) -
немецкий
естествоиспытатель
и философ

"Под экологией мы подразумеваем общую науку об отношении организма к окружающей среде, куда мы относим все "условия существования" в широком смысле этого слова. Они частично органической, частично неорганической природы" [Haeckel, 1866, s. 286].



**Климент Аркадьевич
Тимирязев**
(1843 - 1920) -
отечественный
естествоиспытатель,
физиолог растений,
член-корреспондент
Петербургской АН
и РАН

"Придавая главное значение явлениям приспособления, прилаживания организма к условиям его существования, мы тем самым признаем основным принципом биологического прогресса - пользу того или иного свойства, - принцип в основе *экономический*, почему Геккель и был прав, предложив для всей этой области биологии, создавшейся благодаря Дарвину, новое название - *экология* (выделено автором. - *Ремарка наша*)" [Тимирязев, 1889; цит. по: Тимирязев, 1939, с. 217].



**Владимир Николаевич
Сукачев**
(1880 - 1967) -
отечественный геобота-
ник,
дендролог, эколог;
академик АН СССР

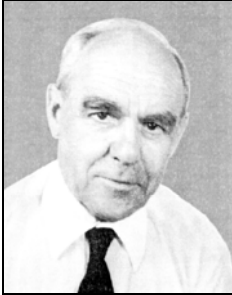
"Экология растений, исследуя отношение растений к среде, изучает, в конечном счете, приспособительные черты организации растений" [Сукачев, 1934, с. 30].



**Даниил Николаевич
Кашкаров**
(1878 - 1941) -
отечественный зоолог,
эколог

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

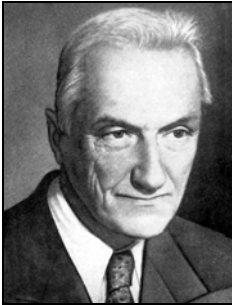
"Содержанием экологии является изучение взаимоотношений организма (вида) со средой его обитания, изучение приспособлений и противоречий между особенностями вида и элементами этой среды, именуемой факторами; задачей экологического исследования является познание "условий существования" вида, то есть тех факторов среды, которые являются необходимыми для существования вида, дабы, зная эти условия существования, управлять жизнью вида или всего комплекса" [Кашкаров, 1938, с. 10].



**Николай Павлович
Наумов**
(1902 - 1987) -
отечественный зоолог,
эколог

"Экология - биологическая дисциплина, изучающая взаимоотношения организмов и среды, обуславливающие образ жизни: размножение, питание, выживаемость, численность и распределение животных" [Наумов, 1954, с. 3].

"Экология - наука о биологических системах надорганизменного уровня" [Наумов, 1975, с. 8].



**Леонтий Григорьевич
Раменский**
(1884 - 1953) -
отечественный ботаник,
геоботаник, эколог

"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)" [Раменский и др., 1956, с. 320].



**Владимир Николаевич
Беклемишев**
(1890 - 1962) -
отечественный
зоолог, паразитолог,
действительный член
АМН СССР

"Главной задачей экологии и биоценологии является установление общих закономерностей круговорота форм, материи и энергии в живом покрове Земли с тем, чтобы выработать такие нормы воздействия на этот круговорот, при которых создавались бы оптимальные условия для существования живого покрова планеты и человечества в его составе (вот и появился в определении экологии Человек! - *Ремарка наша*). Естественно, что эта задача может быть решена только в комплексе с геофизикой, геохимией, социологией и пр." [Беклемишев, 1964, с. 26].



Эймыян Макфедьен
(Amyan MacFadyen;
г. р. 1922) -
британский почвенный
зоолог, эколог

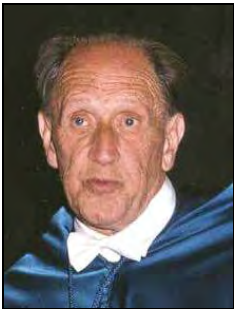
"Экология посвящена изучению взаимоотношений живых организмов, растительных или животных, со средой; оно имеет целью выявить принципы, управляющие этими отношениями. <...> Так что же это за выскочка среди наук, которая представляется нам набором фактов без всякой теории и которая явно страдает от избытка наблюдений и от отсутствия принципов для их классификации? А существует ли вообще такая наука - экология?.. Приходится признать, что эколог - это некто вроде дипломированного вольнодумца. Он самовольно бродит по законным владениям ботаника и зоолога, систематика, зоопсихолога, метеоролога, геолога, физика, химика и даже социолога: он браконьерствует во всех названных и во многих других уже сложившихся и почтенных дисциплинах. Ограничить сферу деятельности эколога - действительно важная проблема, и в ее разрешении заинтересованы, прежде всего, сами экологи" [Макфедьен, 1965, с. 15].



Юджин Одум
(Eugene Pleasants Odum;
1913 - 2002) -
американский зоолог,
орнитолог, эколог

"Экология - это наука об обиталищах, или, говоря более широко, об "условиях существования". <...> Было бы правильнее придерживаться новейших идей и определить экологию как *науку о строении и функциях природы* (выделено автором. - *Ремарка наша*)" [Одум, 1968, с. 13].

"Для последних десятилетий XX в. особенно подходит одно из определений, данных в полном словаре Уэбстера, а именно: "Предмет экологии - это *совокупность или структура связей между организмами и их средой*". Для "долгосрочных" употреблений лучшим определением этого обширного по объему понятия будет, по-видимому, наиболее краткое и наименее специальное, а именно "биология окружающей среды" (environmental biology) (выделено автором. - *Ремарка наша*)" [Одум, 1975, с. 10].



Рамон Маргалевф
(Margalef [i López] Ramón;
1919 - 2004) -
испанский морской
биолог, эколог

"Я утверждаю, что экология - это изучение систем на том уровне, на котором индивиды (организмы) рассматриваются как элементы, взаимодействующие между собой либо с окружающей средой. Системы такого уровня называются экосистемами, и экология есть ничто иное, как биология таких систем" [Margalef, 1969; цит. по: Наумов, 1973, с. 5].



Роберт Уиттекер
(Robert Harding Whittaker;
1920 - 1980) -
американский
фитоценолог, эколог

"Экология - область биологической науки, изучающая живые системы в их взаимодействии со средой их обитания. Экологи исследуют живые системы высших уровней биологической организации: отдельные организмы, популяции, социэты (группы особей одного вида), сообщества (системы популяций обычно многих видов) и экосистемы" [Whittaker, 1975, цит. по: Уиттекер, 1980, с. 11].



**Станислав Семёнович
Шварц**
(1919 - 1976) -
отечественный зоолог,
эколог, академик
АН СССР

"Экология как наука о жизни природы переживает сейчас вторую молодость. Возникшая более 100 лет тому назад как учение о взаимосвязи "организм - среда", экология на наших глазах трансформировалась в науку о структуре природы, науку о том, как работает живой покров Земли в его целостности. А так как работа живого все в большей степени определяется деятельностью человека, то наиболее прогрессивно мыслящие экологи видят будущее экологии в теории создания измененного мира. Экология на наших глазах становится теоретической основой поведения человека в природе" [Шварц, 1975, с. 102].



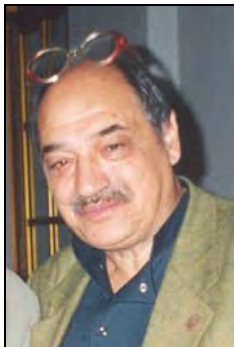
Роберт Риклефс
(Robert Eric Ricklefs;
г. р. 1943) -
американский зоолог,
орнитолог, эколог

"Экология занимается изучением растений и животных, как отдельных особей и как членов популяций и биологических сообществ, в их взаимодействии с окружающей средой, ее физическими, химическими и биологическими факторами. <...> Экология стала настолько популярной, что под ее рубрику подводят все что угодно: строительство очистных сооружений, региональное планирование землепользования, вторичную переработку бумаги и выращивание овощей на одних лишь органических удобрениях. Вся эта деятельность, пусть необходимая, по большей части представляет собой просто попытки смягчить тот удар, который нанесет нам Природа своим приговором за наше вопиющее нарушение ее законов" [Ricklefs, 1976; цит. по: Риклефс, 1979, с. 9].



Генрих Вальтер
(Heinrich Walter,
1898 - 1989) -
немецкий ботаник,
геоботаник, эколог

"Объект исследования экологии - биосфера" [Walter, 1979; цит. по: Вальтер, 1982, с. 150].



**Вадим Дмитриевич
Федоров**
(1934 - 2015) -
отечественный
гидробиолог, эколог

"Экология изучает совокупность живых организмов, взаимодействующих друг с другом и образующих с окружающей средой обитания некое единство (т. е. систему), в пределах которого осуществляется процесс трансформации энергии и органического вещества" [Федоров, Гильманов, 1980, с. 9].



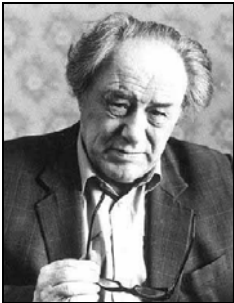
**Тагир Габдулнурович
Гильманов**
(г. р. 1947) -
отечественный
и американский
эколог



**Игорь Александрович
Шилов**

(1921 - 2001) -
отечественный зоолог,
эколог; академик
АН СССР и РАН

"Экологию следует рассматривать как биологическую науку, имеющую дело с тремя уровнями организации живых систем: организменным, популяционным и биоценоотическим. Разделение этих уровней недопустимо, так как генеральная роль живого вещества в биосфере определяется их теснейшей функциональной взаимосвязью. Изучение биосферы в целом, включая исследование ее неживых компонентов и социально-экономических процессов, - задача особой комплексной науки, формирующейся в наши дни" [Шилов, 1981, с. 5].



**Никита Николаевич
Моисеев**

(1917 - 2000) -
отечественный
математик, философ;
академик АН СССР
и РАН

"Первоначально этот термин (экология. - Реплика наша) применялся тогда, когда речь шла об изучении взаимосвязей между растительными и животными сообществами и окружающей средой. Но постепенно пришло понимание того, что и человек - его образ жизни, его судьба - так же неотделим от окружающей среды и составляет ее неотъемлемую часть. И его взаимоотношение с природой: воздействие на природу в процессе жизнедеятельности, прежде всего производственной деятельности и, конечно, обратное влияние оскудевающей природы на человека и развитие общества - все это должно стать предметом специального изучения. Так начала возникать "параллельная" наука - экология человека" [Моисеев, 1988, с. 4].

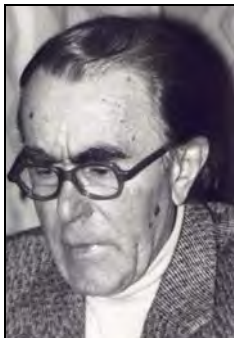


**Игорь Васильевич
Крут'**
(1930 - 1996) -
отечественный геолог

"Под экологией традиционно понимается биологическое учение о взаимоотношениях организмов и их сообществ со средой. Такого рода организмоцентрическую экологию целесообразно более строго называть биоэкологией (выделено нами. - Ремарка наша), являющейся разделом биологии. Ныне же экология выходит за пределы последней и выступает как наука о природных экосистемах, в которых интегрируются геосистемы и биосистемы как равноправные компоненты. <...> Экология же с большой буквы объемлет не только естественные экосистемы, но и всю сферу взаимодействия природы и человечества" [Крут', Забелин, 1988].



**Игорь Михайлович
Забелин**
(1927 - 1986) -
отечественный
физикогеограф,
писатель, футуролог



**Александр Иванович
Шалимов**
(1917 - 1991) -
отечественный геолог,
писатель-фантаст

"Экология - старая наука биологического цикла - ныне переживает небывалый расцвет и приобретает все большую значимость, ибо становится одной из главных наук о биосфере - наукой о выживании, в частности - выживании человека в нынешней экологической обстановке. <...> Можно сказать, что глобальная экология (экология человека) - это наука о взаимодействии трех систем: природы, человеческого общества и порожденной им техники" [Шалимов, 1988, с. 19].



**Алексей Меркурьевич
Гиляров**
(1943 - 2013) -
отечественный зоолог,
гидробиолог, эколог

"Когда в 1866 г. Э. Геккель впервые употребил слово "экология", обозначив им биологическую науку, он, наверное, не подозревал о том, что через сто с небольшим лет слово это, многократно повторенное газетами и журналами всего мира (не говоря уже о других неведомых ранее средствах массовой информации), станет своеобразным символом своего времени. Действительно, об экологии говорят сейчас буквально все, понимая под экологией в большинстве случаев любое взаимодействие человека и природы или ухудшение качества среды, вызванное его хозяйственной деятельностью" [Гиляров, 1989, с. 5].



**Георгий Вадимович
Стадницкий**
(1934 - 2011) -
отечественный
энтомолог, эколог

"Экология - биологическая дисциплина. Однако экологические и природоохранные задачи в настоящее время решаются преимущественно инженерными и химико-технологическими методами. Поэтому экология представляет собой не только научную базу охраны природы, но и становится неотъемлемой частью технологических дисциплин" [Стадницкий, Родионов, 1988, с. 3].



**Анатолий Иванович
Родионов**
(г. р. 1923) -
отечественный
химик-технолог



**Николай Федорович
Реймерс**
(1931 - 1993) -
отечественный зоолог,
эколог

"Экология:

- 1) часть биологии (биоэкология), изучающая отношения организмов (особей, популяций, биоценозов и т. п.) между собой и окружающей средой, включает экологию особей (аут(о)экология), популяций (популяционная экология, демэкология) и сообществ (синэкология);
- 2) дисциплина, изучающая общие законы функционирования экосистем различного иерархического уровня;
- 3) комплексная наука, исследующая среду обитания живых существ (включая человека);
- 4) область знаний, рассматривающая некую совокупность предметов и явлений с точки зрения субъекта или объекта (как правило, живого или с учетом живого), принимаемого за центральный в этой совокупности (это может быть и промышленное предприятие);
- 5) исследование положения человека как вида и общества в экосфере планеты, его связей с экологическими системами и меры воздействия на них" [Реймерс, 1990, с. 592-593].

"Соответствующему термину (экология. - *Ремарка наша*) совсем неуютно в прокрустовом ложе расширяющегося представления об этой науке. Языковый Прокруст со взрывной силой тянет понятие "экология" в разные стороны и грозит разорвать его на части. Но терминологический взрыв не происходит. Вместо него возникла путаница слов, понятий и самого понимания что есть что. Казалось бы, должен проявиться эффект Вавилонской башни. Однако серьезного неудобства при этом не ощущается. Каждый вкладывает в термин свой объем понятия, индивидуальные его оценки. Ситуация приблизительно такова: "моя" экология - это не "твоя" экология, но все же что-то сходное" [Реймерс, 1994, с. 8]. Далее автор выделяет 62 "экологии", претендующие на статус самостоятельных научных направлений; несколько позже В.И. Булатов [2001] разграничил аж 102 (!) "экологии".



**Владимир Евгеньевич
Соколов**
(1928 - 1998) -
отечественный зоолог,
эколог, академик АН
СССР и РАН

"Существенное значение в этих взаимоотношениях (человека с окружающей средой. - *Ремарка наша*) имеют контакты экологии с социальной сферой, здравоохранением и образованием. Само понятие "экология", которое совсем еще недавно трактовалось как весьма ограниченное, приобретает в настоящее время чрезмерно широкие рамки. Возникла необходимость обозначить эти рамки хотя бы в самой предварительной конспективной форме, путем перечисления основных направлений и задач, входящих в компетенцию экологии" [Соколов, Ильичев, 1990, с. 3].



**Валерий Дмитриевич
Ильичев**
(1937 - 2013) -
отечественный зоолог,
орнитолог, эколог



**Сергей Павлович
Залыгин**
(1913 - 2000) -
отечественный писатель,
академик РАН

"Но что такое экология? Наука? Общественное движение? Партия "зеленых"? Инстинкт самосохранения? Мистическое учение об апокалипсисе? Не будем совершенно исключать из этого понятия ни того, ни другого, ни третьего - пусть все, что может в нем соединиться, соединяется, ведь разделение наших знаний о жизни на бесконечное число наук и саму нашу жизнь тоже размежевано на отдельные, изолированные друг от друга части. Но, требуя глубоких специальных знаний, экология - не только знание, но и сознание, доступное каждому. Она - сама современность и злободневность всех злободневностей" [Залыгин, 1992, с. 5].



Альберт Гор
(Albert ["Al"] Arnold
Gore Jr.;
г. р.1948) -
американский политик,
государственный
и общественный деятель;
лауреат Нобелевской
премии мира (2007)

"Экология представляет собой изучение баланса" [Gore, 1993, p. 18].



**Александр
Владленович
Шубин**

(г. р. 1965) -
отечественный историк,
общественный деятель

"Пора вспомнить, что экология - не часть биологии, а наука о взаимоотношении человеческого общества и среды его обитания (экология - "наука о доме", обратите внимание - даже не о "природе"). <...> Это социально-естественная наука, социально-биологическая, если хотите" [Шубин, 1995, с. 7, 13].



**Владимир Николаевич
Большаков**

(г. р. 1934) -
отечественный зоолог,
эколог; академик
АН СССР и РАН

"Слово "экология" приобрело в настоящее время огромную популярность, однако его значение в различных кругах воспринимается по-разному. Для ученых - это вполне определенный раздел науки, относящейся к циклу биологических наук, в то время как в непрофессиональной среде под экологией понимают нечто совсем другое - в лучшем случае изучение только гигиенических аспектов состояния окружающей среды, а нередко и просто уровень ее техногенного загрязнения" [Большаков и др., 1996, с. 165].



**Борис Михайлович
Миркин**

(г. р. 1937) -
отечественный ботаник,
фитоценолог, эколог

"Основным объектом экологии является экосистема - совокупность живых организмов (животных, растений, микроорганизмов) и среды их обитания. Кроме того, экология изучает и группы организмов одного вида, входящие в экосистемы, - популяции и отношение к среде отдельных организмов. <...> Экология - это комплекс наук. <...> В центре "экологического цветка" находится общая экология - наука о законах взаимоотношений организмов и условий среды. Лепестки цветка - это науки, посвященные конкретным объектам" [Миркин, Наумова, 1994, с. 13-14].



**Лениза Гумеровна
Наумова**

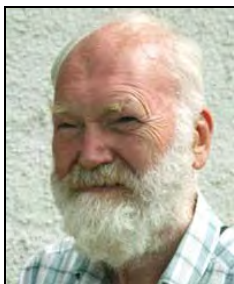
(г. р. 1947) -
отечественный ботаник,
фитоценолог, эколог



**Владимир
Александрович
Вронский**
(г. р. 1937) -
отечественный геолог,
физикогеограф,
эколог

"В настоящее время отмечается разнообразие толкования содержания самого термина:

- 1) экология - одна из биологических наук, изучающая живые системы в их взаимодействии со средой обитания;
- 2) экология - комплексная наука, синтезирующая данные естественных и общественных наук о природе и взаимодействии ее и общества;
- 3) экология - особый общенаучный подход к исследованию проблем взаимодействия организмов, биосистем и среды (экологический подход);
- 4) экология - совокупность научных и практических проблем взаимоотношений человека и природы (экологические проблемы)" [Вронский, 1996, с. 135].



**Анатолий Алексеевич
Горелов**
(г. р. 1946) -
отечественный
философ

"Слово "экология" в последнее время стало очень модным. И сфера его применения существенно расширилась с того момента, когда Э. Геккель более ста лет тому назад предложил его для обозначения конкретного научного направления, изучающего взаимоотношения животных и растений со средой их обитания. <...> От понятия *экологии как точки зрения* (выделено нами. - *Ремарка наша*) следует отличать еще, по крайней мере, два случая употребления этого термина. Первое из них характерно для современной науки, в которой под экологией традиционно понимается раздел биологии. Второй вариант употребления термина "экология" чаще встречается в трудах философов, географов и представителей других профессий, интересующихся соответствующей проблематикой. В этом случае имеют в виду некое синтетическое научное направление или совокупность научных направлений, изучающих проблему взаимоотношения человеческого общества со средой его обитания" [Горелов, 1998, с. 3 - 4].



**Виктор Иванович
Данилов-Данильян**
(г. р. 1938) -
отечественный
экономист, эколог,
член-корреспондент
РАН

"Экологическая проблематика требует широкого философского осмысления, создания новых этических концепций и, возможно, послужит толчком к возникновению новых религий и движителем формирования новых социальных систем. В экологии сложнейшие фундаментальные проблемы близко соседствуют с прикладными вопросами, которые необходимо решить сегодня, сейчас. Все это заставляет говорить, что экология - более чем научная дисциплина, она представляет собой проблемно ориентированную систему научных знаний" [Данилов-Данильян, 1998, с. 6].



**Дмитрий Сергеевич
Павлов**
(г. р. 1938) -
отечественный ихтиолог,
гидробиолог, эколог;
академик АН СССР
и РАН

"Экологоцентрическая концепция природопользования должна стать поворотным моментом в отношении к природным системам регуляции биосферных процессов, сформированным современным биологическим разнообразием. Согласно концепции, природные системы - это ключевой биосферный ресурс, который обеспечивает возможность существования человека в настоящем и будущем. <...> Экологоцентрическая концепция природопользования необходима для обеспечения экологической безопасности, улучшения качества жизни и здоровья населения, перехода экономики от сырьевого к инновационному типу развития. Она позволит обеспечить лидерство России в быстро развивающейся системе международных отношений в области экологии, так как в будущем место стран в мире будет в значительной степени определяться их вкладом в поддержание биосферного баланса" [Павлов и др., 2010, с. 139].



**Олег Григорьевич
Кусакин**
(1930 - 2001) -
отечественный морской
биолог, эколог;
академик АН СССР
и РАН

"Осознание (хотя и весьма запоздалое), что человек своей бесхозяйственной деятельностью поставил не только себя, но и все живое под угрозу экологической катастрофы, вызвало повышенный интерес к природоохранным проблемам самых различных слоев человеческого общества и появление целого ряда обусловленных как научной необходимостью или практикой, так и просто любовью поразмышлять наук и научных (или не вполне научных) дисциплин, терминов и понятий, таких как *глобальная экология, экология человека, социальная экология, архитектурная экология, инженерная экология* и даже *экология духа* и *экология секса* (не путать с вполне правомерным разделом "экология размножения"). При этом экология и ее предмет расширились настолько, что она далеко вышла за свойственные ей биологические границы. С одной стороны, это подняло престиж экологии, но с другой - резко снизило ее прогностичность. Об экологии заговорили почти все - мэрам городов стали присваивать звания лучшего эколога страны, известные артисты сетовали, что у них в городе экология плохая (хотя при отключении электроэнергии, например, не говорят, что это делается из-за плохой физики в городе). К подобному можно было бы относиться со здоровым юмором, если бы не то удручающе печальное обстоятельство, что в результате такого расплывания экологии, а также при необходимости вкладывания государством и ведомствами значительных средств в экологические экспертизы и различные природоохранные мероприятия при малом количестве в стране специалистов-экологов в природоохранные организации в значительном количестве попали представители прежде властных структур и так называемых компетентных органов, не сумевших войти в политику или псевдобизнес. Недостаточная подготовка таких "экспертов" в экологии приводит к малой результативности и тех небольших средств, которые отпускаются на охрану природной среды" [Кусакин, 1999, с. 6].

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

Чтобы как-то упорядочить терминологическую путаницу, возьмем за основу следующую схему [Розенберг, Мозговой, 1992] (рис. 1.1).

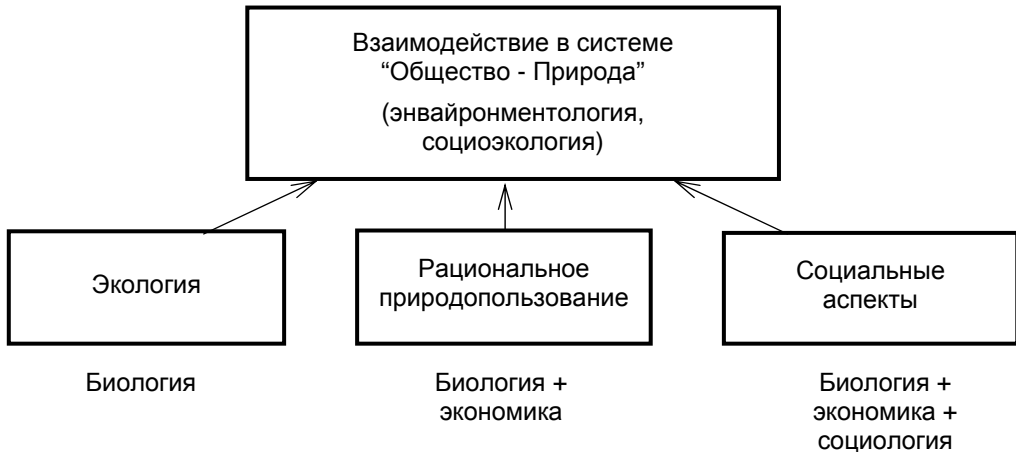


Рис. 1.1. Схема соподчинения различных аспектов экологии

Данную схему можно развивать и детализировать (см., например: [Федоров, Гильманов, 1980, с. 18]; [Реймерс, 1990, с. 5-7] и др.). Один из возможных вариантов содержания собственно "экологии" представлен на рис. 1.2.

Таким образом, "социозэкология - это интегральная междисциплинарная наука, изучающая закономерности взаимодействия общества и природы в пределах социозэкосистем различного иерархического уровня и разрабатывающая научные принципы гармонизации этого взаимодействия посредством рационального природопользования" [Бачинский, 1991, с. 16]. Тогда *экология* воспринимается как теоретическая (биологическая) основа взаимодействия в системе "организм(ы) - среда", а *рациональное природопользование* - как система эксплуатации природных ресурсов и условий в наиболее эффективном режиме, без резких изменений природно-ресурсного потенциала и здоровья людей. При этом *социальные аспекты* проявляются в диапазоне от элементарной экологической безграмотности управляющего звена и населения в целом до восприятия глобальных процессов с точки зрения ноосферы и устойчивого развития. Во многом эти представления созвучны идеям **Ю. Одума**, высказанным в эпилоге его мо-

нографии "Экология": "Когда "наука о доме" (экология) и наука о "ведении домашнего хозяйства" (экономика) сольются, и когда предмет этики расширит свои границы и включит в себя наряду с ценностями, произведенными человеком, ценности, создаваемые окружающей средой, тогда мы на самом деле сможем стать оптимистами относительно будущего человечества" [Одум, 1986, т. 2, с. 247].

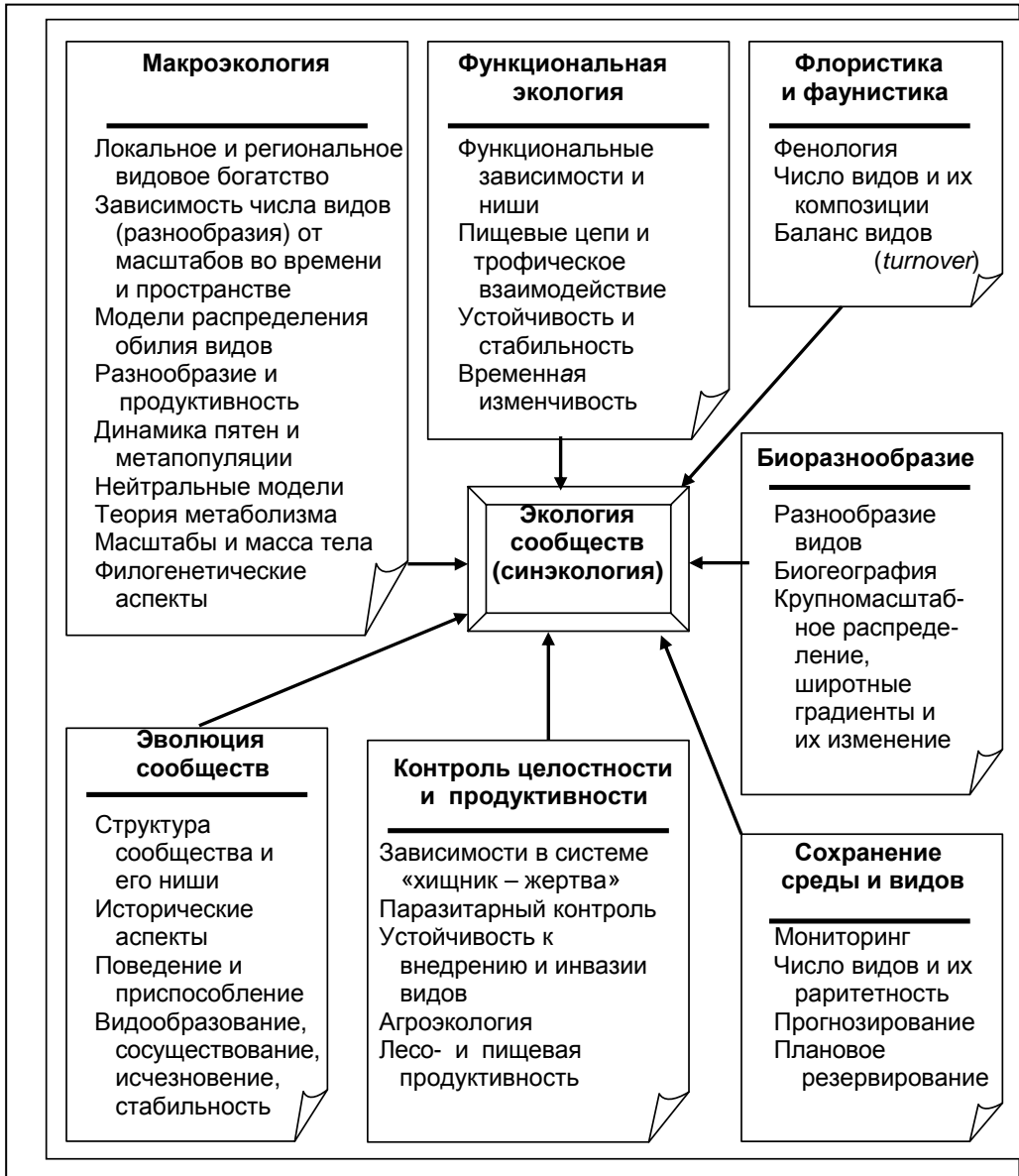


Рис. 1.2. Составляющие и процессы, используемые при изучении экологии сообществ [Шитиков и др., 2012, с. 34]

Смещение понятий "экология" и "энвайронментология" явилось причиной и низкой эффективности экологического образования в России [Экологическое образование..., 2014], которое развивалось прежде всего как часть биологической подготовки. Для культурологического образования такая ориентация оправдана и необходима, но в плане специального образования она оказалась бесполезной. Народному хозяйству до середины 1980-х гг. не нужны были экологи - потребность в них, да и то ограниченная, появилась лишь в конце XX в. с созданием служб Госкомэкологии ("благополучно" ликвидированных на рубеже веков). В результате специалисты-экологи так и не востребованы обществом. Обратной стороной такого экологического образования была девальвация самой специальности эколога. Не случайно экологическое движение конца 80-х гг. прошлого века формировалось в основном как эмоциональный всплеск "экологистов" (по определению **Н.Ф. Реймерса**); можно говорить даже о становлении "*эмоциональной экологии*". Сегодня "зеленое движение" у нас в стране переживает период своей минимальной активности. Среди многочисленных причин этого процесса не последнее место занимает и необходимость развития самой экологической науки и воспитания профессионально подготовленных специалистов-экологов. Правда, в последнее время появилось достаточно много различных учебников и пособий по экологии, но все они страдают одним общим недостатком: экология в них не представлена как комплексная биологическая научная дисциплина.

Данное учебное пособие призвано в какой-то степени восполнить этот пробел и "впрячь коня и трепетную лань" в одну экологическую упряжку, объединить теорию и практику экологии. Поскольку ряд положений современной экологии продолжают оставаться объектом достаточно острых дискуссий, в тексте излагается та точка зрения, которой авторы придерживаются, направляя к другим через соответствующие ссылки.

Что касается списка рекомендуемой литературы, то в него включены лишь наиболее крупные и доступные для студентов издания. Остальные работы студент может отыскать самостоятельно, воспользовавшись соответствующими разделами "Реферативного журнала" или обширными списками источников, которые приводятся в большинстве монографий по экологии.

Объем экологической литературы огромен. Так, обзор **В.И. Булатова**, сделанный только по отечественным работам 1995 - 2000 гг., включает в себя 1222 (!) публикации [Булатов, 2001]. Поэтому для изучения предмета рекомендуем следующие крупные (и достаточно доступные) учебники и монографии.

Антология экологии / сост. и коммент. чл.-кор. РАН Г.С. Розенберга. Тольятти : ИЭВБ РАН, 2004. 394 с.

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология: Особи, популяции, сообщества : в 2 т. М. : Мир, 1989. Т. 1. 667 с. ; Т. 2. 477 с.
- Бобылев С.Н., Ходжаев А.Ш.** Экономика природопользования. М. : УЕИС, 1997. 272 с.
- Воронков Н.А.** Экология общая, социальная, прикладная : учеб. для студентов высш. учеб. заведений : пособие для учителей. М. : Лгар, 1999. 424 с.
- Гиляров А.М.** Популяционная экология. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1990. 191 с.
- Захаров В.М., Трофимов И.Е.** Экология сегодня. Экология как мировоззрение. Человек и природа / Департамент природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы. М., 2015. 102 с.
- Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С.** Экология "в законе" (теоретические конструкции современной экологии в цитатах и афоризмах). Тольятти : ИЭВБ РАН, 2002. 250 с.
- Маргалев Р.** Облик биосферы. М. : Наука, 1992. 214 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Проблемы, понятия и термины современной экологии : словарь-справочник. Уфа : Гилем, 2010. 400 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.** Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : Гилем, 2012. 488 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.** Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. : Наука, 1989. 223 с.
- Митчелл П.** 101 ключевая идея: Экология. М. : ФАИР-ПРЕСС, 2001. 224 с.
- Никольский А.А.** Великие идеи великих экологов: история ключевых концепций в экологии. М. : ГЕОС, 2014. 190 с.
- Одум Ю.** Основы экологии. М. : Мир, 1975. 740 с.
- Одум Ю.** Экология : в 2 т. М. : Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.
- Петров К.М.** Общая экология: взаимодействие общества и природы. СПб. : Химиздат, 1998. 352 с.
- Рамад Ф.** Основы прикладной экологии: Воздействие человека на биосферу. Л. : Гидрометеоиздат, 1981. 543 с.
- Реймерс Н.Ф.** Природопользование: Словарь-справочник. М. : Мысль, 1990. 637 с.
- Реймерс Н.Ф.** Экология (теория, законы, правила, принципы и гипотезы). М. : Журнал "Россия молодая", 1994. 367 с.
- Риклефс Р.** Основы общей экологии. М. : Мир, 1979. 424 с.
- Розенберг Г.С.** Атланты экологии. Тольятти : Кассандра, 2014. 411 с.
- Розенберг Г.С.** Введение в теоретическую экологию : в 2 т. Изд. 2-е, испр. и доп. Тольятти : Кассандра, 2013. Т. 1. 565 с. ; Т. 2. 445 с.
- Розенберг Г.С.** Лики экологии. Тольятти : СамНЦ РАН, 2004. 224 с.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б.** Экология (элементы теоретических конструкций современной экологии). Самара : СамНЦ РАН, 1999. 396 с.
- Саксонов С.В., Васюков В.М., Иванова А.В., Савенко О.В.** Экология: задачи и упражнения : учеб.-метод. пособие. Тольятти : ТГУС, 2007. 99 с.
- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. М. : Прогресс, 1980. 328 с.
- Фаис Д., Максимов В.Н., Моричи Дж., Назелли-Флорес Л.** Мультимедийный словарь по экологии : пер. с итал. яз. М. : Наука, 2007. 183 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.** Экология. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1980. 464 с.
- Хрестоматия по общей экологии (развитие идей) / сост. Н.А. Кузнецова. М. : МНЭПУ, 2001. 292 с.
- Христофорова Н.К.** Основы экологии. Владивосток : Дальнаука, 1999. 516 с.
- Чернова Н.М., Былова А.М.** Общая экология : учеб. для биол. фак. педвузов. М. : Дрофа, 2007. 416 с. (Высшее педагогическое образование).

Шилов И.А. Экология. М. : Высш. шк., 1998. 512 с.

Экология : учебник / В.Н. Большаков, В.В. Качак, В.Г. Коберниченко [и др.]. Изд. 2-е. М. : Логос, 2005. 504 с. (Новая университетская библиотека).

Повторим:

1. Экология - это:
 - a) наука о взаимоотношениях человека с окружающей средой;*
 - b) наука о взаимоотношениях живых организмов с окружающей средой и друг с другом;*
 - c) природа;*
 - d) охрана и рациональное природопользование.*
2. Укажите, какие утверждения правильны:
 - a) в нашем районе плохая экология (экология у нас стала хуже);*
 - b) экологию необходимо охранять;*
 - c) экология - основа природопользования;*
 - d) экология - это наука;*
 - e) экология - здоровье людей.*
3. Экология как научная дисциплина относится:
 - a) к социальным наукам;*
 - b) биологическим наукам;*
 - c) экономическим наукам;*
 - d) техническим наукам.*

Темы для дискуссий

- Кого следует считать создателем науки "экология"?
- Роль российских естествоиспытателей в синтезе науки "экология".
- "Три кита" взаимодействия в системе "Общество - Природа".

2. ПЕРИОДИЗАЦИЯ ЭКОЛОГИИ (лекции № 2-3)

2.1. Календарь экологических событий

В данном разделе приводится сокращенный вариант "Календаря экологических событий" ([Розенберг, 1992; Розенберг, Мозговой, 1992; Розенберг и др., 1999])¹, все сокращения хронологии проведены за счет более строгого отбора собственно экологических событий (табл. 2.1). Конечно, "Тексты пирамид" эпохи первого Древнего царства в Египте (2500 лет до н. э.), аккадская мифология Древнего Вавилона ("Когда бог Ану создал небо, небо создало землю, земля создала каналы, каналы создали ил, - ил создал червя"), "Одиссея" Гомера, древнекитайская книга "Гуан-цзы", эпические поэмы Древней Индии "Махабхарата" и "Рамаяна" (описан образ жизни и местообитания примерно 50 видов животных), труды древнегреческих философов (Фалес, Анаксимандр, Анаксимен, Гераклит (морская вода и чистейшая, и грязнейшая: рыбам она питье и спасение, людям же гибель и отравля)) - все эти материалы включают в себя слова, как мы сказали бы сегодня, с глубоким экологическим и эволюционным смыслом, которые следует отнести к разряду естественной истории в самом широком смысле.

Данный вариант "Календаря" мы начинаем с трудов древнегреческого врача и философа Эмпедокла, особое внимание уделявшего вопросу возникновения и развития жизни (по представлениям мыслителя, сначала возникли растения, а потом "животные" (отдельно живущие головы, ноги, туловища, соединяясь впоследствии друг с другом, образовывали сложные организмы, из которых выживали и оставляли по-

¹ Первый вариант "Календаря" получил положительную оценку большого числа экологов; в последующих были учтены и некоторые замечания и дополнения, сделанные академиком Л.П. Горчаковским (Институт экологии растений и животных РАН, г. Екатеринбург), профессорами А.М. Гиляровым (Московский университет), В.В. Мазингом (Тартуский университет) и Б.М. Миркиным (Башкирский университет). Следует отметить и учебное пособие одного из крупнейших геоботаников и экологов нашей страны профессора МГУ Т.А. Работнова "История фитоценологии" [1995], способствовавшее уточнению целого ряда деталей более поздних вариантов "Календаря". В известной степени, "Календарь" носит субъективный характер (особенно это заметно в повышенном представительстве работ отечественных экологов), хотя в нем нашли отражение практически все наиболее важные события для развития экологии (правда, не все они равновелики по своей значимости).



Эмпедокл
(др.-греч. Ἐμπεδοκλῆς)

томство лишь наиболее жизнеспособные). Эмпедокл одним из первых осознанно рассмотрел взаимосвязь растений со средой, что действительно можно впрямую считать первым примером экологического исследования [Якубанис, Гельдерлин, 1994]. И здесь вполне уместна цитата из работы **Бертрана Рассела** - одного из крупнейших математиков, философов XX в., нобелевского лауреата: "Расцвет греческой цивилизации, которая породила этот взрыв интеллектуальной активности, - одно из самых захватывающих событий в истории. Ничего подобного не происходило ни до, ни после этого. За короткий отрезок времени - в два века - в области искусства, литературы, науки и философии греки явили на свет изумляющий поток шедевров, которые установили основные стандарты для западной цивилизации" [Рассел, 1998, с. 31]. Добавим - и для экологии.

Таблица 2.1

Календарь экологических событий

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
ПЕРВЫЙ ПЕРИОД		
V в. до н. э.	Эмпедокл из Акраганта (490-430 гг. до н. э.), Древняя Греция	Рассмотрел связь растений со средой
V-IV вв. до н. э.	Гиппократ из Косса (460-377 гг. до н. э.), Древняя Греция	"Отец медицины" в трактате " О воздухах, водах и местностях " заложил основы медицинской географии, в трактатах " О болезнях " и " О влагах " дал экологическое обоснование адаптации организма к факторам среды
V-IV вв. до н. э.	Демокрит из Абдер (460-370 гг. до н. э.), Древняя Греция	"Первые люди произошли из воды и ила. <...> От животных мы путем подражания научились важнейшим делам: а именно мы - ученики паука в ткацком и портняжном ремеслах, ученики ласточки в построении жилищ и ученики певчих птиц, лебедя и соловья в пении"

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
V-IV вв. до н. э.	Платон Афинский (428-348 г. до н. э.), Древняя Греция	В диалоге " Тимей " дается описание картины мира, устроенного по "экосистемному принципу"; в диалоге " Протагор " излагается миф о происхождении жизни: по повелению богов Эпиметей наделяет смертные существа разными способностями, <i>"некоторым же позволил питаться, пожирая других животных. При этом он сделал так, что они размножаются меньше, те же, которых они уничтожают, очень плодовиты, что и спасает их род"</i> - чем не закон Вольтерры!
IV в. до н. э.	Аристотель из Стагиры (384-322 г. до н. э.), Древняя Греция	Ему принадлежит первый синтез философии ("метафизики") с общим естествознанием. В трактате " О возникновении животных " приводятся данные по акклиматизации устриц, обсуждается приуроченность тех или иных классов организмов к главным типам географической среды. В " Истории животных " (рус. пер., 1937) предложена классификация животных, которая имела экологическую окраску: <i>"...то, что согласно с природой, приятно, а все существа преследуют наслаждение, согласно с природой"</i> . В " Этике " воплощено стремление человека к природе в самом широком смысле
IV-III вв. до н. э.	Теофраст (Феофраст) Эрезийский (370-285 г. до н. э.), Древняя Греция	"Исследования о растениях" (рус. пер., 1951) - описал около 500 видов растений и их группировки; заложил основы геоботаники: <i>"своеобразие растительности создается разницей в месте"</i>
II-I вв. до н. э.	Варрон Марк Теренций (116-27 до г. н. э.), Древний Рим	"О сельском хозяйстве" (в 3 т.) - дал описание экологической системы ведения сельского хозяйства
I в. н. э.	Сенека Луций Анней (4-65 г. н. э.), Древний Рим	<i>"И природа сохраняет образующие ее части в равновесии, словно боясь, чтобы при нарушении отношения частей не рухнул мир"</i> - чем не принцип Б. Коммонера "Природа знает лучше" и концепция экологического равновесия!

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
I в. н. э.	Плиний Старший (Гай Плиний Секунд) (23-79 гг. н. э.), Древний Рим	"Естественная история" (в 37 т.) - обобщил данные по зоологии, ботанике, лесному хозяйству, описал практику использования животных в различных отраслях хозяйства
II-III вв. н. э.	Тертуллиан Квинт Семптимий Флоренс (160-220 гг. н. э.), Карфаген	Тема евангелической любви становится центральной в экологической этике. По Тертуллиану, природа - "ученица бога" и "учительница человека"
547	Индикоплов Косьма (середина VI в.), Византия	"Христианская топография" (древнейшая русская рукопись 1495 г.)- реставрирована ветхозаветная картина мира, содержится определенный эколого-географический материал
1202	Леонардо из Пизы (Фибоначи) (ок. 1170 - ок. 1250), Пизанская республика	Сформулировал первую задачу математической теории популяций (с учетом возрастной структуры). Учет смертности особей был сделан лишь в 1945 г. П. Лесли
XV- XVI вв.	Леонардо да Винчи (1452-1519), Флорентийская республика	"...народившиеся, совершив естественный свой круг, дадут земле приращение, умирая и разлагаясь". В своих естественно-научных произведениях титан Возрождения дал описание искусственных экосистем, построил аналогию Земли-организма
1492, 12 октября	Колумб Х. (1451-1506), Италия, Испания	Открытие Америки; 1497-1499 гг. Васко де Гама огибает Африку и приплывает в Индию; 1519-1522 гг. Фернан Магеллан совершает первое кругосветное плавание
1542	Германия	При университете в г. Лейпциге основан первый (из известных в мире) ботанический сад
1620	Бэкон Ф. (1561-1626), Англия	" Великое восстановление наук " - выступил как приверженец идеи покорения природы, чтобы люди, "заключив мир между собой, объединенными силами стали на борьбу с природой, захватили штурмом ее непреступные укрепления". Необходимо "зорко следить за природой..., чтобы в результате таких наблюдений можно было в любой момент восстановить по своей воле упомянутый ход развития и заставить природу подчиниться" - вот и задачи мониторинга!

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1670	Бойль Р. (1627-1691), Англия	Осуществил первый экологический эксперимент по влиянию низкого атмосферного давления на различных животных
1670	Менцель Х. (1622-1701), Германия	Предложил понятие "география растений"
1700	Де Турнефор Ж. (1656-1708), Франция	Одним из первых описал вертикальную поясность растительности в горах и сравнил ее с горизонтальной зональностью растительности в равнинных условиях (основой послужили данные экспедиции на гору Арарат для поиска Ноева ковчега)
1706	Россия	Создан первый ботанический сад при Московском госпитале и Медико-хирургической школе (сегодня это филиал Ботанического сада МГУ)
1713	Дерэм У. (1657-1735), Великобритания	" Физико-теология " - впервые употребил термин "баланс" в экологическом смысле, рассмотрел вопросы регуляции численности животных
1714	Россия	По указу и при личном участии Петра I в Санкт-Петербурге основан Аптекарский огород для сбора, изучения и использования лекарственных растений. Сад реорганизован в 1824 г. в Императорский ботанический сад, после 1917 г. - в Главный ботанический сад РСФСР; в 1931 г. на базе сада и Ботанического музея создан Ботанический институт АН СССР. Коллекционный фонд оранжереи Ботанического сада доведен до 10 тыс. таксонов
1714	Лейбниц Г.В. (1646-1716), Германия	" Монадология ": мир - это взаимодействие монад, <i>"существует тесная связь между людьми и животными, между животными и растениями и, наконец, между растениями и ископаемыми. <...> Закономерность естественных явлений образует цепь"</i>
1715	Ван Левенгук А. (1632-1723), Голландия	Впервые изучил "пищевые цепи" и некоторые механизмы регуляции численности популяций
1734	Реомюр Р. (1683-1757), Франция	" Мемуары по естественной истории насекомых " (в 6 т.)

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1744	Трамбле А. (1710-1784), Швейцария	"Мемуары к истории пресноводных полипов с руками в форме рогов"
1749	Линней К. (1707-1778), Швеция	"Экономия природы" - предложил типологию местообитаний растений. "Общественное устройство природы" (1760) - заложил основы систематики
1749	Де Бюффон Ж. (1707-1788), Франция	"Естественная история" (в 36 т.) - развил идеи изменчивости видов под влиянием среды и единства растительного и животного мира. "Если взять все организмы вообще, то в целом количество жизни всегда то же"
1755	Крашенинников С.П. (1711-1755), Россия	"Описание земли Камчатки" - одна из первых отечественных комплексно-экологических работ
1763	Ломоносов М.В. (1711-1765), Россия	"Первые основания металлургии или рудных дел (О слоях земных)" - высказал ряд предположений о влиянии среды на организмы, о процессах почвообразования: "чернозем - не первообразная и не первозданная материя, но произошел от согнития животных и растущих тел со временем" (§ 125)
1771	Лепёхин И.И. (1740-1802), Россия	"Дневные записки путешествия доктора Академии наук адъютанта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства" (в 4 т.)
1773	Паллас П.С. (1741-1811), Россия	"Путешествие по различным провинциям Российского государства" (в 3 т.); "Описание животных российско-азиатских" (1811 - 1831) (в 3 т.)
1775	Каверзнев А.А. (1748-1820-е гг.), Россия	"О перерождении животных" - сделал вывод о зависимости изменчивости организмов под влиянием факторов среды
1777	Циммерман Э. (1743-1815), Германия	Рассмотрел зависимость географического распространения млекопитающих от климата; заложил основы зоогеографии
1780	Болотов А.Т. (1738-1833), Россия	"Примечания о травах вообще и о различии их" - разработал экологическую классификацию местообитаний растений, заложил основы агроэкологии

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1784-1791	Гердер И.Г. (1744-1803), Германия	"Идеи к философии истории человечества" (в 4 т.) - содержит большой объем эколого-географической информации (например, гл. 7.4 называется "Генетическая сила породила все органические образования на Земле, а климат лишь содействует или противодействует этой силе"). Интересна и следующая цитата: <i>"разнообразные соединения воды, воздуха, света предшествовали появлению семени первого растительного образования, т. е., вероятно, мха. Множество растений произведено было на свет и погибло, прежде чем создалось первое животное образование; и здесь насекомые, птицы, водяные и ночные животные предшествовали более развитым созданиям дня и земли, и только затем выступил на Земле венец органического строения - человек"</i>
1786	Зуев В.Ф. (1754-1794), Россия	"Начертания естественной истории" - первый отечественный школьный учебник экологического профиля
1792	Вилльденов К.Л. (1765-1812), Германия	Предложил гипотезу об "общественной жизни" растений
1792	Лавуазье А.Л. (1743-1794), Франция	Доклад "Круговорот элементов на поверхности земного шара" - фактически описаны группы авто- и гетеротрофов, редуцентов
1794	Дарвин Э. (1731-1802), Великобритания	"Зоономия, или Законы органической жизни" - развил своеобразные представления об эволюции организмов. В поэмах "Ботанический сад" (1789) и "Храм природы" (1803) в поэтической форме популяризировал свои естественнонаучные воззрения (рус. пер., 1911)
1798	Мальтус Т.Р. (1766-1834), Великобритания	"Опыт о законе народонаселения" - предложил уравнение геометрического (экспоненциального) роста; первая математическая формализация роста популяции
1802	Ламарк Ж.Б.П. (1744-1829), Франция	"Гидрогеология" - в IV главе заложил основы концепции биосферы, которая стала синтетическим учением после работы В.И. Вернадского 1926 г.

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1805	Гумбольдт А. (1769-1859), Германия	Предложил понятие "ассоциация"
1805	Россия	Основано Московское общество испытателей природы (МОИП)
1809	Ламарк Ж.Б.П.	"Философия зоологии" (в 11 т.) - дал представления о сущности взаимодействия в системе "организм - среда"
1822	Скоу Й.Ф. (1789-1852), Дания	"Основы общей географии растений" - произвел первое ботанико-географическое деление растительного покрова Земли
1824	Эдварде В.Ф. (1777-1842), Франция	"Влияние физических агентов на жизнь" - первая сводка по экологической физиологии
1830-1833	Лайель Ч. (1797-1875), Великобритания	"Принципы геологии" - классический труд по геологии, включивший в себя ряд экологических моментов: связь организмов с разнообразием географических условий, ввел понятие "станция", близкое к биогеоценозу, рассматривал человека как геологическую силу и пр.
1832	Россия	В Санкт-Петербурге основан Зоологический музей, насчитывающий сегодня более 15 млн ед. хранения. В 1931 г. на его базе основан Зоологический институт АН СССР
1833	Глогер К.В.Л. (1803-1863), Польша	Описал закономерность смены окраски птиц под влиянием климата (<i>правило Глогера</i>). По мнению Н.А. Северцова , эта работа заложила основы "зоологической географии" [Северцов, [1855]
1835	Кетлэ А. (1796-1874), Ферхюльст П. (1804-1849), Бельгия	Предложили уравнение логистического роста. В 1920 г. уравнение было переоткрыто Р. Пирлом и Л. Ридом (США); известно как <i>уравнение Ферхюльста - Пирла</i>
1836	Дарвин Ч.Р. (1809-1882), Великобритания	Кругосветное путешествие на корабле "Бигль"; наблюдения обобщены в " Дневнике изысканий " (1839)
1837	Фон Бэр К.М. (1792-1876), Россия	Экспедиция на Новую Землю - один из первых примеров регионально-экологического исследования

Продолжение табл.2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1840	Морран Ш. (1807-1858), Бельгия	Закрепил термин "фенология" за учением о сезонных явлениях в природе
1840	Либиx Ю. (1803-1873), Германия	"Химия в приложении к земледелию и физиологии" (рус. пер., 1936) - закон минимума (лимитирующих факторов)
1841	Рулье К.Ф. (1814-1859), Россия	"Сомнения в зоологии как науке", "О влиянии наружных условий на жизнь животных" (1845), популярная лекция "Жизнь животных по отношению ко внешним условиям" (1852). Обосновал метод экологического изучения животных. В более чем 160 работах описал воздействие среды на развитие организмов
1845	Гумбольдт А.	"Космос" (в 5 т.) - основы ботанической географии и ландшафтоведения
1852	Лейкарт Р. (1822-1898), Германия	Предложил первое определение "паразитизма"
1854	Жоффруа Сент-Илер Э. (1772-1844), Франция	"Естественная история органического мира" - заложил основы этологии, науки о "взаимотношениях организмов внутри семейств и групп, в скоплениях, в сообществе". Ряд исследователей считают его, а не Геккеля "крестным отцом" современной экологии, рассматривая этологию как синоним экологии
1854	Фон Бэр К.М.	Заложил основы теории динамики популяций рыб
1855	Северцов Н.А. (1827-1885), Россия	"Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии"
1855	Де Кандоль А. (1806-1893), Франция, Швейцария	"Ботаническая география" (в 2 т.) - изучил закономерности расселения растений в зависимости от среды и геологической истории, создал основы учения о происхождении культурных растений
1859	Дарвин Ч.Р. (1809-1882),	"Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь"
1859	Россия	Академиком К.М. фон Бэр ом основано Русское Императорское энтомологическое общество

Продолжение табл.2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1860	Миддендорф А.Ф. (1815-1894), Россия	"Путешествие на север и восток Сибири" (в 2 т.) - на основе экспедиций на Кольский п-ов (1840), на Таймыр и в Якутию (1842-1845)
1860	Пастер Л. (1822-1895), Франция	Заложил основы экологического направления в микробиологии (в 1922 г. С.Н. Виноградский оформил это научное направление)
1861	Сеченов И.М. (1829-1905), Россия	Публичные лекции " Так называемые растительные акты в животной жизни " - высказал принцип единства: " <i>Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен; поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него</i> "
1862	Пастер Л. (1822-1895)	Доклад " Роль брожения в природе " - отметил приоритет А. Лавуазье в описании продуцентов, консументов и редуцентов
1863	Брем А. (1829-1884), Германия	" Жизнь животных " (в 6 т.)
1863	Гексли Т.Г. (1825-1895), Великобритания	" Место человека в природе "
1864	Марш Дж.П. (1801-1882), США	" Человек и природа. Физическая география и ее изменение под воздействием человека " (рус. пер., 1866) - привел большое число примеров негативного воздействия человека на природу
1866	Рупрехт Ф.И. (1814-1870), Россия, Гризебах А. (1814-1879), Германия	Независимо друг от друга предложили понятие "геоботаника"
1866 14 сентября	Геккель Э. (1834-1919), Германия	" Всеобщая морфология организмов. Общие основы науки об органических формах, механически основанной на теории эволюции, реформированной Чарльзом Дарвиным " (в 2 т.) - предложил понятие "экология": " <i>...биология смешивается с экологией, с наукой об экономике, об образе жизни, о внешних жизненных отношениях организмов друг с другом и т. д.</i> " (т. 1, с. 8)

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
ВТОРОЙ ПЕРИОД		
1868	Уоллес А. (1823-1913), Великобритания	" Малайский архипелаг - отечество орангутанга и райской птицы " - предложил понятие "биологическая ниша", обосновывал методы биогеографического анализа (рус. пер., 1872)
1869	Геккель Э. (под ред. И.И. Мечникова), Россия	" Учение об органических формах, основанное на теории превращения видов " - конспективный перевод работы Э. Геккеля, закрепившей термин "экология" в России
1870	Спенсер Г. (1820-1903), Великобритания	" Изучение социологии ". Совместно с Т. Гексли (1863) и Дж. Маршем (1864) заложил основы экологии человека
1872, 1 марта	США	Создан первый в мире Йеллоустонский национальный парк
1872	Реклю Э. (1830-1905), Франция	В работе " Жизнь на Земле " (в 10 т.) дал большое число чисто экологических примеров (вертикальная поясность растительности)
1875	Зюсс Э. (1831-1914), Австрия	"Лик Земли" - ввел понятие "биосфера"
1877	Мёбиус К. (1825-1908), Германия	" Устрицы и устричное хозяйство " - предложил понятие "биоценоз". В отечественной науке биоценологические исследования начаты С.А. Зерновым в 1913 г., комплексные исследования - В.Н. Беклемишевым в 1923 г.
1879	Де Бари А. (1831-1888), Германия, Бельгия	Предложил понятие "симбиоз"
1879	Лейкарт Р. (1822-1898), Германия	" Общая естественная история паразитов, особенно видов, водящихся у человека " (рус. пер., 1881)
1883	Докучаев В.В. (1846 - 1903), Россия	" Русский чернозем " - учение о почвах (почвоведение) и о ландшафтах (" Наши степи прежде и теперь ", 1892)
1884	Мак-Лиод Дж. (1857-1919), Бельгия, Великобритания	Первым рассмотрел вопрос о существовании у растений разных типов эколого-ценотических стратегий, различая виды-"капиталисты" и виды-"пролетарии". В дальнейшем изучение типов стратегий связано с именами Л.Г. Раменского , Т.А. Работнова , Р. Уиттекера , Э. Пианки , Б.М. Миркина и др.

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1885	Пфеффер В. (1845-1920), Германия	Провел деление организмов по способу питания на автотрофы и гетеротрофы
1887	Гензен В. (1835-1924), Германия	"Об определении планктона или носимого морем материала из животных и растений" - предложил понятие "планктон" и продемонстрировал необходимость количественного изучения сообществ водных организмов
1887	Форбс С. (1844-1930), США	Предложил понятие "микрокосм". Впервые рассмотрел озеро как микрокосм, дал основы учения об экосистеме
1892	Форель Ф.А. (1841-1912), Швейцария	В серии работ создал основы озероведения (по результатам изучения Женевского озера). Ввел понятие "лимнология"
1894	Флао Ш. (1852-1935), Франция	Создал геоботаническую карту Южной Франции (1:200 000); в 1903 г. Г.И. Танфильев создал первую русскую геоботаническую карту (1 : 25 000 000)
1895	Варминг Е. (1841-1924), Дания	"Экологическая география растений" (рус. пер., 1901) - впервые использовал термин "экология" по отношению к растениям. Предложил понятие "жизненные формы"
1896	Хэдсон У. (1841-1922), Аргентина, Великобритания	Ввел понятие "волны жизни" для описания динамики численности животных (переоткрыто в 1905 г. С.С. Четвериковым)
1896	Шретер К. (1855-1939), Швейцария, Кирхнер О. (1851-1925), Германия	Предложили различать аут- и синэкологию (в 1910 г. это предложение было закреплено решением III Международного ботанического конгресса)
1898	Грасси Дж.Б. (1854-1925), Италия	Изучил и описал полный цикл развития малярийного плазмодия и доказал, что его переносчиком являются комары рода <i>Anopheles</i>
1899	Докучаев В.В.	"К учению о зонах природы. Горизонтальные и вертикальные почвенные зоны"
1900	Кеппен В.П. (1846-1940), Россия, Германия	Предложил понятие "биоклиматология" и развил основы этого научного направления
1901	Каулес Г. (1869-1939), США	Создал учение о сукцессионных сериях, одновременно с Г. Уитфордом (США) предложил понятие "климакс"

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1902	Жаккар П. (1868-1944), Швейцария	Разработал количественный метод сравнения флор, заложив основы статистического направления в изучении экосистем
1903	Иогансен В.Л. (1857-1927), Дания	Заимствовал из демографии и ввел в экологию понятие "популяция"
1903	Раункиер Х. (1860-1938), Дания	Создал учение о жизненных формах растений (на основе понятия, введенного Е. Вармингом)
1907	Раковицэ Э. (1868-1947), Румыния	Предложил понятие "биота"
1908	Кожевников Г.А. (1866-1933), Россия	В статье " О необходимости устройства заповедных участков для охраны русской природы " впервые поставил вопрос о создании заповедников как эталонов природы
1909	Кольквитц Р. (1873-1956), Марсон М. (1845-1909), Германия	Разработали основы биоиндикации загрязненных водоемов
1909	Митчерлих Э.А. (1874-1956), Германия	Предложил концепцию совокупного действия факторов на биоценозы. В 1918 г. Б. Бауле отредактировал концепцию, которая получила название <i>закона совокупного действия факторов Митчерлиха-Бауле</i>
1909, 29 декабря - 1910, 6 января	Россия	XII съезд естествоиспытателей и врачей России (г. Москва) - программные доклады Г.Ф. Морозова, В.Н. Сукачева, Л.Г. Раменского, Б.А. Келлера, И.П. Бородина и др.
1910	Раменский Л.Г. (1884-1953), Россия	В докладе " О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ " на XII съезде естествоиспытателей и врачей России сформулировал принцип непрерывности. В настоящее время <i>принцип Раменского</i> и <i>гипотеза Глисона</i> объединены <i>концепцией континуума</i> . Позднее эти же принципы независимо были описаны Г. Негри (Италия, 1914) и Ф. Леноблем (Франция, 1926)

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1910	Глизон Г. (1882-1975), США	Сформулировал <i>индивидуалистическую гипотезу</i> , заключающуюся в признании неповторимости экологии каждого вида
1910	Бельгия	III Международный ботанический конгресс (г. Брюссель). Доклад Ш. Флао и К. Шретера по фиксации основной геоботанической терминологии, определение понятия "ассоциация"; разделены понятия "аутэкология" и "синэкология"
1910	Россия	При Русском географическом обществе основана Постоянная биогеографическая комиссия (председатель - академик П.П. Семёнов-Тян-Шанский)
1911	Петерсен К. (1860-1928), Дания, Экман С. (1876-1964), Швеция	Впервые осуществили количественные исследования бентоса с помощью дночерпателя (Петерсен предложил и само понятие "бентос")
1911	Шелфорд В. (1877-1968), США	Сформулировал <i>закон максимума (толерантности)</i>
1912, 5 марта	Россия	При Русском географическом обществе основана Природоохранительная комиссия (председатель - министр земледелия А.С. Ермолов , заместитель - академик И.П. Бородин , см. далее 2012 г.)
1912	Келлер Б.А. (1874-1945), Россия	Предложил понятия "экологическая группа видов", "экологические ряды"
1912	Морозов Г.Ф. (1867-1920), Россия	" Учение о лесе " - заложил научные основы лесоведения
1913	Браун-Бланке Ж. (1884-1980), Швейцария, Франция	Положил начало разработке метода классификации растительности (можно говорить и о классификации экосистем, маркируемых растительными сообществами) на основе эколого-флористических критериев. Иногда этот подход называется "сигматизмом" - от первых букв Института в г. Монпелье (Франция), в котором работал Браун-Бланке (Station Internationale de Geobotanique Mediterraneenne of Alpine - Международная геоботаническая средиземноморская и альпийская станция). В настоящее время этот метод получил самое широкое распространение в мире

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1913	Великобритания	Основано Британское экологическое общество, и начал издаваться первый экологический журнал - " Journal of Ecology " (см. далее 2013 г.)
1913	Адамс Ч. (1873-1955), США	" Руководство к изучению экологии животных "
1913	Швейцария	I Международный съезд по охране природы (г. Берн). Россию представляли ботаник И.П. Бородин и зоолог Г.А. Кожевников
1915	Алёхин В.В. (1882-1946), Россия	Сформулировал <i>правило предварения</i> (независимо переоткрыто Г. Вальтером в 1951 г. и в современной экологии известно как <i>правило Вальтера - Алёхина</i>). Сходный принцип смены стадий для насекомых предложил Г.Я. Бей-Биенко в 1959 г. Теоретические работы Алёхина переизданы в 1986 г. отдельной монографией " Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения "
1915	Высоцкий Г.Н. (1865-1940), Россия	Предложил понятие "экотоп"
1915	Сукачев В.Н. (1880-1967), Россия, СССР	" Введение в учение о растительных сообществах ". Книга переиздавалась в 1922 г. под названием " О растительных сообществах ", в 1926 и 1928 гг. - под названием " Растительные сообщества (введение в фитосоциологию) ". Первая монография по теории фитоценологии; оказала большое влияние на развитие фитоценологии и долго служила учебным пособием по этой специальности в СССР. Определил основные признаки растительного сообщества: <ul style="list-style-type: none"> • взаимоотношения между сообществом и средой и между особями в сообществе; • определенное постоянство сообщества, связанное с непрерывным возобновлением его компонентов; • динамичность сообщества, его изменчивость"

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1915	Пачоский И.К. (1864-1942), Россия	Ввел понятие "флуктуация" для обозначения ненаправленных изменений компонент экосистем из года в год (Т.А. Работнов определил флуктуации как изменения по длительности не более 10 лет). Предложил понятие "фитоценоз"
1915	Бердж Э. (1851-1950), США	Целостное рассмотрение озера как системы "черный ящик" (альтернатива подходу С. Форбса)
1915, 20-21 декабря	Россия	Учредительный съезд Русского ботанического общества (г. Петроград); председателем бюро РБО стал И.П. Бородин
1916	США	Основано Американское экологическое общество
1916	Клементс Ф. (1874-1945), США	" Сукцессии растительности " - развил представление о моноклимаксе [Д. Найколс (США, 1917) и А. Тенсли (Англия, 1920) - о поликлимаксе, Р. Уиттекер (США, 1973) - о климакс-мозаике], предложил понятие "биом". Известны системы биомов Г. Вальтера, Уиттекера, Ю. Одума
1917	Гринелл Дж. (1877-1939), США	Предложил понятие "пространственная экологическая ниша"
1918	Гамс Х. (1893-1976), Швейцария, Австрия	Разделил биологию на <i>идиобиологию</i> (изучение организмов) и <i>биоценологию</i> (изучение сообществ организмов), ввел понятия "фитоценология", "синузия" (термин использовал в своих лекциях в 1917 г. швейцарский геоботаник Э. Рюбель ; большой вклад в изучение синузий внес эстонский эколог Т.М. Липпмаа), независимо от И.К. Пачоского предложил понятие "фитоценоз"
1920, 4 июня	Вавилов Н.И. (1887-1943), РСФСР	На III Всероссийском съезде селекционеров (г. Саратов) доложено об открытии <i>закона гомологических рядов</i> в наследственной изменчивости. В 1939 - 1940 гг. написана книга " Пять континентов " (издана в 1962 г.), в которой обоснованы семь основных географических центров происхождения культурных растений (тропический, восточно-азиатский, юго-западно-азиатский, Средиземноморье, Абиссиния, центрально-американский, Андийский)

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1920	США	Создан журнал "Ecology"
1921	Берроуз Х. (1877-1960), США	" География как человеческая экология " - в президентском адресе Американской ассоциации географов сформулировал задачу изучения взаимоотношений человека и территории, на которой он проживает; эту работу можно считать одной из первых теоретических работ по региональной экологии
1921	Парк Р. (1864-1944), Бюргесс Э. (1886-1966), США	Предложили понятие "экология человека"
1922	Рюбель Э. (1876-1960), Швейцария	Предложил <i>гипотезу замещения экологических факторов</i>
1923	Скрябин К.И. (1878-1972), РСФСР	" Симбиоз и паразитизм в природе "
1924	Раменский Л.Г.	" Основные закономерности растительного покрова и их изучение ". По мнению Т.А. Работнова , « <i>эта небольшая работа (в издании 1925 г. - 37 с.) с полным правом может быть отнесена к числу самых выдающихся публикаций в мировой литературе по "теоретической фитоценологии"</i> » [Работнов, 1995, с. 39]. Предложил метод прямого градиентного анализа (в 1930 г. переоткрыт исландским экологом Х. Хансеном)
1924	Гессе Р. (1868-1944), Германия	" Зоогеография на экологической основе " - использование экологических принципов в зоогеографии
1925	Пачоский И.К.	" Социальный принцип в растительном царстве " - ввел понятие "биоэкологический потенциал вида" (способность вида к расселению и дальнейшей эволюции)
1925	Тинеман А. (1882-1960), Германия	Ввел понятие "продукция"

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1925	Фишер Р. (1890-1962), Великобритания	Разработал метод дисперсионного анализа, ставший одним из основных при статистической обработке экологических данных
1925	Лотка А. (1880-1949), США	" Основы биофизики " - заложил основы математической экологии (совместно с В. Вольтеррой)
1926	Вольтерра В. (1860-1940), Италия	" Математическая теория борьбы за существование " (рус. пер., 1976). Разработал математические модели роста отдельных популяций и популяций, связанных отношениями конкуренции и хищничества (<i>модели Лотки - Вольтерры</i>)
1926	Вернадский В.И. (1863-1945), СССР	" Биосфера " (в 2 т.) - развил представления о планетарной геохимической роли живого вещества: " <i>Можно говорить о всей жизни, о всем живом веществе, как о едином целом в механизме биосферы</i> "
1927	Догель В.А. (1882-1955), СССР	Статья " Зависимость распространения паразитов от образа жизни животных-хозяев " - теоретически обосновал новое экологическое направление в паразитологии. Эти исследования были обобщены в монографии " Курс общей паразитологии " (1947)
1927	ДеМоль Р. (1882-1960), Германия	Предложил понятие "биомасса"
1927	Фрайдерикс К. (1878-1969), Германия	" Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии " - выдвинул гипотезу, по которой регуляция численности популяции есть следствие воздействия всех факторов (абиотических и биотических) на уровне биоценоза (рус. пер., 1932)
1927	Элтон Ч. (1900-1991), Великобритания	" Экология животных " (рус. пер., 1934) - оформил новое научное направление "популяционная экология", предложил закон " <i>пирамиды чисел</i> ", цепи и циклы питания, понятие "трофическая экологическая ниша". Эта книга дала сильный импульс развитию экологии
1927	Леруа Э. (1870-1954), Франция	Предложил понятие "ноосфера" как "духовный пласт жизни" (аналогичную трактовку принял П. Тейяр де Шарден в 1930 г.)

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1928	Беклемишев В.Н. (1890-1962), СССР	В работах " Организм и сообщество (к постановке проблемы индивидуальности в биоценологии) " и " Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ " (1931) предложил концепцию <i>Геомериды</i> - рассмотрение всего живого вещества биосферы как некоторого системного единства
1928	Чепмен Р. (1889-1939), США	Предложил понятие "биотический потенциал" (максимальное репродуктивное усилие; сравни с "биозкологическим потенциалом" И.К. Пачоского)
1929	Кашкаров Д.И. (1878-1941), Станчинский В.В. (1882-1942), СССР	В учебнике " Курс биологии позвоночных " (с. 457) дано одно из первых определений сообщества: " <i>Комплекс животных и растений, живущих совместно под влиянием одних и тех же физических условий, комплекс, в котором число особей зависит от физических условий жизни биотопа и от составляющих комплекс организмов, комплекс, члены которого прямо или косвенно связаны между собой носит название сообщества или биоценоза</i> "
1930	СССР	Организована лаборатория эволюционной морфологии АН СССР (зав. лаб. А.Н. Северцов); в дальнейшем - Институт морфологии животных АН СССР
1931	Олли У. (1885-1955), США	Предложил <i>принцип агрегации особей</i> . Совместно с А. Эмерсоном, О. Парком, Т. Парком и К. Шмидтом в 1949 г. издал монографию " Принципы экологии животных "
1931	СССР	Стал издаваться "Журнал экологии и биоценологии" (редакторы-основатели В.В. Станчинский, М.Л. Левин, Б.А. Келлер), вышел один номер; преобразован в сборник "Вопросы экологии и биоценологии"; в 1934-39 гг. вышло 7 выпусков, в 1968 г. - 8-й
1931	Станчинский В.В.	Развил представления о трофических уровнях и "пирамиде энергий", которые позже были переоткрыты Р. Линдеманом и Дж. Хатчинсоном (США)

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1931	США	Создан журнал "Ecological monographs"
1932	Великобритания	Создан журнал "Journal of Animal Ecology"
1932	Винберг Г.Г. (1905-1987), СССР	Цикл работ по учету продуктивности водных сообществ по интенсивности фотосинтеза
1933	Кашкаров Д.Н.	"Среда и сообщество (основы синэкологии)"; "Основы экологии животных" (1938) - первые отечественные монографии по экологии
1933	Леополд О. (1887-1948), США	Ввел понятие "краевой эффект"
1933	Николсон А. (1895-1969), Австралия	Выдвинул <i>гипотезу зависимой от плотности регуляции численности популяции</i> (саморегулирующийся процесс)
1934, 13-14 января	СССР	Дискуссия "Основные установки и пути развития советской экологии" (г. Ленинград); докладчики - Б.А. Келлер и Д.Н. Кашкаров
1934	Гаузе Г.Ф. (1910-1986), СССР	"Борьба за сосуществование" (издана в США; в 1935 г. - во Франции) - изложил <i>принципы конкурентного исключения</i> ; описал первое экспериментальное исследование взаимоотношений видов. Одна из самых цитируемых работ по экологии
1935	Костицын В.А. (1883-1963), СССР, Франция	"Эволюция атмосферы" (рус. пер. 1984) - одна из первых работ по математическому моделированию эволюции атмосферы, биосферы и климата
1935	Тэнсли А. (1871-1955), Великобритания	Ввел основополагающее для современной экологии понятие "экосистема"
ТРЕТИЙ ПЕРИОД		
1937	Молиш Г. (1856-1937), Германия	Ввел понятие "аллелопатия"
1938	Вильямс В.Р. (1863-1939), СССР	"Почвоведение" - предложил гипотезу незаменимости фундаментальных экологических факторов: "Растения для своей жизни требуют одновременно и совместного наличия или такого же притока всех без исключения условий или факторов своей жизни"
1938, февраль	СССР	I Всесоюзное экологическое совещание (г. Ленинград)

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1938	Станчинский В.В.	"Задачи, содержание, организация и методы комплексных исследований в заповедниках" - одна из первых теоретических работ по заповедному делу
1938	Раменский Л.Г.	"Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель" - этапная работа по теории геоботаники
1938	СССР	Организовано Всесоюзное общество почвоведов (в развитие основанной В.В. Докучаевым в 1888 г. Почвенной комиссии)
1939	Клементс Ф., Шелфорд В.	"Биоэкология" - одна из первых и наиболее полных сводок по экологии, сыгравшая заметную роль в становлении американской и английской экологии
1939	Тролл К. (1899-1975), Германия	Определил новое научное направление - экологию ландшафтов (опираясь на работы К.Д. Глинки и Л.С. Берга [СССР] 1927-1929 гг.)
1940, 1950, 1954, 1962, 1973	СССР	I-IV Всесоюзные экологические конференции (г. Киев), V Всесоюзная экологическая конференция (г. Москва)
1940	Вернадский В.И.	Сформулировал фундаментальный принцип (аксиому) о биогенной миграции элементов
1941	Северцов С.А. (1891-1947), СССР	Связал экологию с эволюционными идеями и определил ее как науку о механизмах борьбы за существование
1942	Бичер В. (1914-2002), США	Одним из первых описал краевой эффект - увеличение разнообразия и плотности организмов на границах сообществ
1942	Линдеман Р. (1915-1942), США	Статья "Трофико-динамическое направление в экологическом исследовании" - описал закон "пирамиды энергий" (правило 10%) и методы расчета энергетического баланса экосистем
1942	Сукачев В.Н.	Ввел понятие "биогеоценоз"
1944	Вернадский В.И.	Статья "Несколько слов о ноосфере" - дал материалистическое толкование: "Биосфера XX столетия превращается в ноосферу, создаваемую прежде всего ростом науки, научного понимания и основанного на ней социального труда человека"

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1949	Дания	Создан журнал " Oikos "
1949	Гиляров М.С. (1912-1985), СССР	" Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых "
1949	Леополд О.	" Этика Земли " - особо подчеркнул важность экосистемного подхода в охране природы
1949	Тишлер В. (1912-2007), ФРГ	" Основы экологии наземных животных " - впервые использовал понятие "закон" в экологии
1950	Работнов Т.А. (1904-2000), СССР, Россия	Начат цикл работ по изучению популяций растений (в 60-х гг. исследования были продолжены А.А. Урановым и его школой, а позднее - английским ученым Дж. Харпером и его школой)
1951	Беклемишев В.Н.	Предложил понятие "консорция" (в 1952 г. это понятие независимо предложил Л.Г. Раменский). Большой вклад в развитие представлений о консорциях внес В.В. Мазинг
1951	Маргалес Р. (1919-2004), Испания	Впервые предложил использовать информационные энтропийные меры для оценки экологического разнообразия и стабильности экосистем; в дальнейшем развил представления о сообществах как самоорганизующихся (кибернетических) системах
1952	Беркхолдер П. (1903-1972), США	Предложил классификацию биотических взаимодействий по количественным эффектам (" + ", " 0 ", " - ")
1953	Польша	Основан журнал " Ekologia polska "
1954	Япония	Основан журнал " Japanese Journal of Ecology "
1954	Григорьев А.А. (1883-1969), СССР	Разработал (с 1962 г. совместно с М.И. Будыко) концепцию <i>периодической географической зональности</i>
1954	Кларк Дж.Л., (1905-1987), США	" Элементы экологии " - наиболее полная сводка по общей экологии
1956	Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижигов О.Н., Антипин Н.А., СССР	" Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову " - представлены экологические шкалы (балльные оценки отношения видов растений к факторам среды), которые являются хорошим источником знаний об экологии видов и могут использоваться в биоиндикации. Получили развитие в работах как отечественных (Л.Н. Соболев, Д.Н. Цыганов), так и западноевропейских экологов (Д. де Фриз, Р. Хундт, Г. Элленберг)

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1957	Хатчинсон Дж. (1903-1991), США	Обобщил понятие "ниши" Дж. Гринелла и Ч. Элтона и предложил понятия "многомерная или гиперпространственная экологическая ниша" и "реализованная экологическая ниша". Одновременно с Р. Мак-Артуром разработал формальную систему математических отношений для описания экологического разнообразия
1958	Куражковский Ю.Н. (1923-2007), Формозов А.Н. (1899-1973), Бурдин Г.Е. , СССР	Ввели понятие "природопользование"
1959	СССР, Россия	В составе АН СССР создано Отделение общей биологии (академиками-секретарями ООБ были чл.-кор. АН СССР Б.Е. Быховский , академики Я.В. Пейве , М.С. Гиляров , В.Е. Соколов , Д.С. Павлов)
1961	Петровский В.В. (г. р. 1930), СССР	Ввел понятие "ценопопуляция"
1961	Хатчинсон Дж.	Описал " <i>парадокс планктона</i> " и выступил одним из первых противников представлений о конкуренции, как основной силы, формирующей сообщество
1962	США	На XVII сессии Генеральной Ассамблеи ООН принята резолюция " Экологическое развитие и охрана природы "
1962	Кэрсон Р. (1907-1964), США	" Безмолвная весна " - этапная научно-публицистическая работа по охране природы
1963	Наумов Н.П. (1902-1982), СССР	" Экология животных " (2-е изд.) - наиболее полная на данный период сводка по экологии
1963	Сочава В.Б. (1905-1978), СССР	Ввел понятие "геосистема"
1964	Великобритания	Основан " Journal of Applied Ecology "
1964	Грейг-Смит П. (1922-2003), Великобритания	" Количественная экология растений " (рус. пер., 1967) - монография, впервые обобщившая и определившая основные направления статистических методов анализа экосистем

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1964		МБП - Международная биологическая программа ЮНЕСКО
1964	Беклемишев В.Н.	В статье "Об общих принципах организации жизни" рассмотрел возможности системного подхода к анализу экологических объектов
1964	СССР	При Отделении общей биологии АН СССР создан научный совет экологического профиля, который, меняя свое название, сегодня называется "Научный совет по проблемам экологии биологических систем"
1965	СССР	Создан Институт экологии растений и животных АН СССР (г. Свердловск, директор-организатор - академик С.С. Шварц)
1965	Родин Л.Е. (1907-1990), Базилевич Н.И. (1910-1997), СССР	"Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара" - уникальная сводка по продуктивности различных биомов (см. 2008 г.)
1965	Уиттекер Р. (1920-1980), США	Разработал концепцию экологического разнообразия (включая альфа-, бета- и гамма-разнообразие, кривые значимости видов и пр.)
1966	Мак-Артур Р. (1930-1972), США	"Биология популяций" (совместно с Дж. Коннелом) и "Теория островной биогеографии" (совместно с Э. Уилсоном , 1967 г.) - утвердил детерминированную точку зрения на экологические процессы, примат стабильности и конкуренции в формировании сообществ, что способствовало становлению математической (аналитической) экологии; ввел понятие "минимальная жизнеспособная популяция" (1967 г.). В 1972 г. издает книгу "Географическая экология"
1967	Уиттекер Р.	Статья "Градиентный анализ растительности" - этапная работа по методам ординации
1967, 31 марта	СССР	На базе Института морфологии животных АН СССР (1948) создан Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР им. А.Н. Северцова (г. Москва; директор-организатор - В.Е. Соколов); с 1994 г. - Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1968	ФРГ	Основан журнал " Oecologia "
1968	Франция	МАВ ("Человек и биосфера") - научная программа, принятая в Париже на Межправительственной конференции ЮНЕСКО по рациональному использованию и охране ресурсов биосферы; "преемница" МБП. В 1975 г. организован Советский комитет по программе МАВ при Президиуме АН СССР; сегодня российский комитет возглавляет академик Ю.Ю. Дгебуадзе
1968	Печчеи А. (1908-1984), Италия	Основал "Римский клуб" - международную научную (неправительственную) организацию для разработки стратегий по разрешению глобальных (в том числе и экологических) проблем. "Римский клуб" дал толчок построения имитационных моделей глобальных процессов в биосфере
1969	Шварц С.С. (1919-1976), СССР	" Эволюционная экология животных "
1969	Пилу Э. (г. р. 1924), Канада	" Введение в математическую экологию ", " Экологическое разнообразие " (1975) и " Математическая экология " (1977)
1970	СССР	Основан академический журнал " Экология " (г. Свердловск)
ЧЕТВЕРТЫЙ ПЕРИОД		
1971	Одум Ю. (1913-2002), США	" Основы экологии " (рус. пер., 1975), " Экология " (в 2 т.; 1983; рус. пер., 1986)
1971, 1 июля	СССР	Создан первый в СССР Национальный парк "Лахемаа" (Эстонская ССР; эст. Lahemaa - земля залива) на берегу Финского залива
1972, 5 июня	Швеция	Конференция ООН по вопросам охраны природы (г. Стокгольм), принята Декларация об охране окружающей среды и 5 июня объявлено Международным днем охраны окружающей среды (см. 2012 г.)
1972	Рамзи У. (1930-), Андерсен К. (1922 [?]), США	Ввели понятие "экология" (экономические методы управления качеством окружающей среды); иногда это направление называют "эко-эко"
1973	СССР	В структуре АН СССР создан Научный совет по проблемам биосферы

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1973	Лавлок Дж. (г. р. 1919), Маргулис Л., (1938-2011), США	Выдвинули "гипотезу Геи" - рассмотрение Земли как единой кибернетической системы с микробиологическими механизмами регуляции. В 1979 г. Лавлок публикует книгу " Гея: новый взгляд на жизнь на Земле "
1973	Снит П. (1923-2011), Сокэл Р. (1926-2012), США	" Количественная таксономия: принципы и практика количественной классификации " - обобщены методы статистического анализа экосистем
1973	Тимофеев-Ресовский Н.В. (1900-1981), Яблоков А.В. (г. р. 1933), Глотов Н.В. (г. р. 1939), СССР	" Очерк учения о популяциях "
1973	Харпер Дж. (1925-2009), Великобритания	" Популяционная биология растений "
1974	Нидерланды	I Международный конгресс экологов (г. Гаага). Основано международное общество экологов (ИНТЭКОЛ)
1975	Коди М.Л., Диамо Дж.М. (отв. редакторы), Великобритания	" Экология и эволюция сообществ " - сборник докладов симпозиума, посвященного памяти Р. Мак-Артура . Представлены теоретические работы Дж. Хатчинсона, Г. Хорна, Дж. Коннела, Р. Мея и других авторов
1975	Уиттекер Р.	" Сообщества и экосистемы " (рус. пер., 1980)
1975	Чернов Ю.И. (1934-2012), СССР	" Природная зональность и животный мир суши "
1977	Будыко М.И. (1920-2001), СССР	" Глобальная экология " - заложены основы нового научного направления
1977	Шилов И.А. (1921-2001), СССР	" Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных "
1978	Сочава В.Б.	" Введение в учение о геосистемах "
1978	Свирижев Ю.М. (1938-2007), Логофет Д.О. (г. р.1947), СССР	" Устойчивость биологических сообществ " - наиболее полное изложение проблем математической экологии

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1978	Хатчинсон Дж.	"Введение в популяционную экологию"
1978	Пианка Э. (г. р. 1939), США	"Эволюционная экология" (рус. пер., 1981)
1979	Грайм Дж. (г. р. 1935), США	"Стратегии растений и процессы в растительности"
1979	Гумилев Л.Н. (1912-1992), СССР	В ВИНТИ депонирована рукопись монографии "Этногенез и биосфера Земли" (вышла в свет только в 1990 г.)
1979	Андерсон Р., Тернер Б., Тэйлор Л. (отв. редакторы), Великобритания	"Популяционная динамика" - сборник статей, составленный из работ наиболее выдающихся полевых исследователей-экологов (Дж. Диамо, Дж. Харпер, Дж. Грайм, М. Ушер и др.)
1980, 5 марта		Торжественно оглашена Всемирная стратегия охраны природы (ВСОП), состоящая из 20 разделов, в которых сформулированы общие задачи охраны природы Земли
1980	Симберлоф Д. (г. р. 1942), США	В статье "Сукцессия парадигм в экологии" рассмотрел замену детерминистских представлений о взаимодействиях популяций на стохастические (антитеза подходам Р. Мак-Артура); выступил инициатором очередной смены парадигм в экологии
1980	Федоров В.Д. (г. р. 1934), Гильманов Т.Г. (г. р. 1947), СССР	"Экология" - дано развернутое системное и модельное представление об экосистемах
1981	Мей Р. (отв. редактор), (г. р. 1936), Великобритания	"Теоретическая экология. Принципы и приложения" - сборник теоретических работ по дем- и синэкологии
1982	Крапивин В.Ф. (г. р. 1936), Свирижев Ю.М., Тарко А.М. (г. р. 1944), СССР	"Математическое моделирование глобальных биосферных процессов"
1982	Тильман Д. (г. р. 1949), США	"Конкуренция за ресурсы и структура сообщества" и "Стратегии растений и динамика и структура растительных сообществ" (1988)

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1983		На основе резолюции 38/161 Генеральной ассамблеи ООН создана МКОСР - Международная комиссия по окружающей среде и развитию (комиссия Брундтланд), начало работ по концепции устойчивого развития
1983, 29 июля	СССР	Создан Институт экологии Волжского бассейна АН СССР (г. Тольятти; директор-организатор - С.М. Коновалов) - третий экологический институт в системе АН СССР
1984	Джиллер П. (г. р. 1954), Ирландия	"Структура сообществ и экологическая ниша" (рус. пер., 1988)
1985	Моисеев Н.Н., Александров В.В. (1938-1985), Тарко А.М., СССР	"Человек и биосфера: Опыт системного анализа и эксперименты с моделями" - результаты глобального моделирования с помощью модели "Гея", созданной в ВЦ АН СССР
1985	Макинтош Р. (г. р. 1924), США	"Предпосылки экологии. Концепция и теория" - дан общий очерк происхождения, становления и развития современных экологических концепций
ПЯТЫЙ ПЕРИОД		
1986	Бигон М. (г. р. 1951), Харпер Дж., Таунсенд К. (г. р. 1949), США	"Экология: Особи, популяции, сообщества" (в 2 т., рус. пер., 1989)
1986, 27 августа		Образовано мировое экологическое движение "Экофорум за мир"
1987	Яблоков А.В.	"Популяционная биология"
1987	Брундтланд Г.Х. (председатель комиссии и отв. редактор), (г. р. 1939), Норвегия	"Наше общее будущее. Доклад Международной комиссии по окружающей среде и развитию (МКОСР)" (рус. пер., 1989) - описание основных принципов формирования концепции устойчивого развития цивилизации
1988	Вайнер (Уинер) Д. (г. р. 1951), США	"Экология в Советской России. Архипелаг свободы: заповедники и охрана природы" (рус. пер., 1991) - интересное исследование о трудном становлении заповедного дела в нашей стране

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1988	Быков Б.А. (1910-1990), СССР	" Экологический словарь " - содержит около 1500 терминов и понятий по экологии
1988	СССР	Впервые создано Министерство по охране окружающей среды и сеть комитетов во всех субъектах Российской Федерации (в дальнейшем - Государственный комитет РФ по охране окружающей среды; 17 мая 2000 г. ликвидирован указом Президента РФ и сохранен в качестве департамента в Министерстве природных ресурсов РФ)
1988	Ревелль П. (г. р. 1949), Ревелль Ч. (1938-2005), США	" Среда нашего обитания " (в 4 т., рус. пер., 1995) - полезное пособие справочного характера
1988	Чернова Н.М. (1935-2010), Былова А.М., (г. р. 1930), СССР	" Экология " - один из наиболее удачных учебников по общей экологии для вузов (много раз переиздавался)
1988, ноябрь	СССР	Создан Экологический фонд СССР - общественный денежный фонд для финансирования природоохранных программ (первый президент фонда - доктор философских наук Э.В. Гирусов)
1989	Миркин Б.М. (г. р. 1937), Розенберг Г.С. (г. р. 1949), Наумова Л.Г. (г. р. 1949), СССР	" Словарь понятий и терминов современной фитоценологии " - содержит более 1000 терминов и понятий по геоботанике и экологии
1989	Франция	Создана Федерация профессиональных экологов Европы - объединяет около 7 тыс. специалистов Бельгии, Великобритании, Германии, Испании, Италии, Люксембурга, Португалии, Франции и Швейцарии; имеет своих представителей в Румынии, России и Финляндии
1990	Гиляров А.М. (1943-2013), СССР	" Популяционная экология "
1990	Дедю И.И. (г. р. 1934), СССР	" Экологический энциклопедический словарь " - содержит более 8000 терминов и понятий по экологии

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1990	Реймерс Н.Ф. (1931-1993), СССР	"Природопользование: Словарь-справочник" - содержит более 5000 терминов и понятий по экологии и природопользованию
1990	Миллер Т. (г. р. 1936), США	"Жизнь в окружающей среде" (в 3 т., рус. пер., 1993-1995)
1990	Небел Б. (г. р. 1934), США	"Наука об окружающей среде: Как устроен мир" (в 2 т., рус. пер., 1993); первое изд. 1981 г.
1991	Коласа Ю. (г. р. 1950), Пикет С. (г. р. 1953), (отв. редакторы), США	Сборник "Экологическая гетерогенность", в котором собраны работы Р. Макинтоша, П. Кэди, Б. Милне, Т. Оллена и др., развивающие современные идеи о существенной гетерогенности экологического пространства и времени
1992	Маргалев Р.	"Облик биосферы" - теоретическая монография, право на первое издание которой было предоставлено автором издательству "Наука". Рассмотрены информационные аспекты функционирования экосистем, предложен индекс зрелости экосистем, показана связь сукцессий экосистем и эволюции входящих в нее популяций
1992, июнь	Бразилия	Конференции ООН по окружающей среде и развитию (г. Рио-де-Жанейро) - принята Декларация по окружающей среде и развитию, Повестка дня на XXI век, Конвенция по сохранению биологического разнообразия и другие документы. Делегацию России возглавлял вице-президент А.В. Руцкой
1992	Куражсковский Ю.Н.	"Основы всеобщей экологии"
1993, 6 января	Россия	Создана Российская экологическая академия (президент - академик А.Л. Яншин)
1993	Россия	Создан Центр экологической политики России (руководитель - член-корреспондент РАН А.В. Яблоков)
1994	Россия	Начало работ по Государственной научнотехнической программе "Биологическое разнообразие"
1994	Реймерс Н.Ф.	"Экология. Законы, правила, принципы и гипотезы" - одна из первых монографических работ, в которой систематизированы теоретические конструкции в экологии

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
1995, 4-5 июня	Россия	Первый Всероссийский съезд по охране природы (г. Москва) . Рассмотрены различные варианты Концепций перехода России на путь устойчивого развития
1995 1 августа	Россия	Создан Неправительственный экологический фонд им. В.И. Вернадского с целью формирования экологического мировоззрения, поддержки экологических инициатив и пропаганды научного наследия В.И. Вернадского
1995	Миркин Б.М., Наумова Л.Г.	" Экология России " - один из наиболее удачных отечественных школьных учебников по экологии
1996, 1 апреля	Россия	Президент России Б.Н. Ельцин своим указом № 440 утвердил Концепцию перехода России на путь устойчивого развития
1997	Де Стейгер Дж.Э. (г. р. 1945), США	" Возраст науки об охране окружающей среды " - книга о становлении американского энвайронментализма
1997, 23 июня	США	Межправительственная конференция на специальной сессии Генеральной Ассамблеи ООН " 5 лет после Рио (Рио+5) " (г. Нью-Йорк). Делегацию России возглавлял премьер-министр В.С. Черномырдин
1997		В ЮНЕСКО подготовлен документ "Образование для устойчивого будущего", излагающий основы образования для устойчивого развития. Появление этого понятия в данном документе ознаменовало начало процесса распространения концепции, получившей широкое международное признание в начале XXI в.
1998	Одум Ю.	" Экология. Мост между наукой и обществом " - интересная работа с эколого-теоретическим обоснованием "зеленого движения"
1998	Шилов И.А.	" Экология " - современный учебник для вузов по "биоэкологии"
1999, 3-5 июня	Россия	В Саратове прошел II Всероссийский съезд по охране природы
1999	Христофорова Н.К. (г. р. 1940), Россия	Основы экологии : учебник для биол. и экол. фак. ун-тов
2000	Большаков В.Н. и др.	Экология : учеб. для вузов (2-е изд. 2005 г.)

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
2000	Захаров В.М. (г. р. 1953), Россия	Серия работ по "здоровью среды" (здоровье среды означает ее состояние [качество], необходимое для обеспечения здоровья человека и других видов живых существ. Оно включает в себя два аспекта: <ul style="list-style-type: none"> • обеспечение окружающей природной среды, благоприятной для здоровья человека как биологического организма (это соответствует широко распространенному сейчас термину environmental health); • поддержание здоровья самой природной среды, т. е. составляющих ее видов живых существ (это соответствует термину health of environment). Захаров В.М. "Здоровье среды: концепция" (2000). Захаров В.М., Чубинишвили А.Т. "Мониторинг здоровья среды на охраняемых природных территориях" (2001). "Здоровье среды: методика оценки" / В.М. Захаров, А.С. Баранов, В.И. Борисов и др. (2000)
2000, 17 мая	Россия	Президент России В.В. Путин своим указом ликвидировал органы Госкомэкологии и передал их функции в Министерство природных ресурсов РФ
2000	Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С. (г. р. 1931), Россия	"Экологический вызов и устойчивое развитие"
2000	Снакин В.В. (г. р. 1950), Россия	Экология и охрана природы: словарь-справочник / под ред. А.Л. Яншина
2001	Степановских А.С. (г. р. 1939), Россия	"Экология : учеб. для студентов вузов" "Прикладная экология: Охрана окружающей среды: учеб. для студентов вузов" (2003)
2001	Петров К.М. (г. р. 1933), Россия	"Экология и культура" (второе издание учебника - 2013 г.)
2001	Браун Л. (г. р. 1934), США	"Эко-экономика: построение экономики Земли"

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
ШЕСТОЙ ПЕРИОД		
2002, 26 августа - 4 сентября	ЮАР	В Йоханнесбурге прошла конференция ООН по окружающей среде и развитию "Рио + 10", на которой были подведены некоторые итоги десятилетия движения в направлении устойчивого развития. Документы этой Конференции включают в себя, в частности, Политическую декларацию , в которой государства-члены взяли на себя "коллективную ответственность за усиление и упрочение взаимосвязанных и подпирющих друг друга основ устойчивого развития - экономического развития, социального развития и охраны окружающей среды - на местном, национальном, региональном и глобальном уровнях", а также План выполнения , в котором государства-члены взяли на себя "обязательство предпринимать конкретные действия и меры на всех уровнях и укреплять международное сотрудничество"
2002, 31 августа	Россия	Одобрение Правительством РФ (Распоряжение № 1225-р от 31 августа 2002 г.) " Экологической доктрины Российской Федерации " (рассмотрена также на заседании Президиума Госсовета РФ 4 июня 2003 г.). Это распоряжение было подписано премьер-министром России М.М. Касьяновым прямо перед вылетом в Йоханнесбург на саммит "Рио + 10"
2002	Краснощеков Г.П. (1938-2008) Розенберг Г.С., Россия	"Экология "в законе" (теоретические конструкции современной экологии в цитатах и афоризмах)"
2003, 21 февраля	Россия	Генеральная Ассамблея ООН приняла резолюцию "Десятилетие образования в интересах устойчивого развития"
2003, 18-21 ноября		В Москве прошел III Всероссийский съезд по охране окружающей среды

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
2004	Заварзин Г.А. (1933-2011), Россия	"Лекции по природоведческой микробиологии" - учебник основан на курсе лекций, прочитанных в МГУ им. М.В. Ломоносова в 1995 - 2002 гг. Основное внимание уделено анализу природной среды обитания в рамках больших биосферных систем; бактерии - катализаторы биогеохимических циклов, сформировали биосферу в течение первых двух третей ее существования и остаются основой биогеохимической машины планеты
2004	Розенберг Г.С.	"Лики экологии" - в книге приведены некоторые сведения о жизни и научной деятельности более чем 200 экологов и специалистов по охране природы
2004	Йоргенсен С. (г. р. 1934), Дания, Свирижев Ю.М., Россия, Германия	"Навстречу термодинамической теории экологических систем" - книга по термодинамическим моделям экосистем разного масштаба
2004	Бобылев С.Н. (г. р. 1952), Гирусов Э.В. (г. р. 1932), Перелет Р.А. (г. р. 1943), Россия	"Экономика устойчивого развития: учеб. пособие"
2005, 1 января		Началось Десятилетие ООН по образованию в интересах устойчивого развития (2005 - 2014 гг.). Координировать работу в рамках этого Десятилетия поручено ЮНЕСКО
2005	Шитиков В.К. (г. р. 1946), Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. (г. р. 1947), Россия	"Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения" (в 2 кн.) Наиболее полное на текущий момент пособие по количественным методам в экологических исследованиях
2007	Кафанов А.И. (1947-2007), Кудряшов В.А. (1939-2007), Россия	"Выдающиеся ученые-биогеографы: библиографический справочник". Книга представляет собой иллюстрированный библиографический справочник-указатель, включающий краткие биографические сведения о 289 российских и иностранных ученых-биогеографов XVII-XX вв.
2007	Одум Г.Т. (1924-2002), США	"Окружающая среда, власть и общество в XXI веке: Иерархия энергии"
2008	Базилевич Н.И., Титлянова А.А. (г. р. 1931), Россия	"Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах"

Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
2009	Гиллман М. (г. р. 1967), США	"Введение в математическое моделирование в экологии и эволюции: пространство и время"
2009, 17-19 сентября	Россия	В Ханты-Мансийске состоялся Международный конгресс кафедр ЮНЕСКО по образованию в интересах устойчивого развития. Цель Конгресса: использовать потенциал мирового академического сообщества и кафедр ЮНЕСКО для создания долгосрочных и последовательных программ действий по проблематике устойчивого развития
2009	Россия	"Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова"
2010	Миркин Б.М., Наумова Л.Г.	"Проблемы, понятия и термины современной экологии: Словарь-справочник"
2011	Фат Б. (г. р. 1968), США, Йоргенсен С., Дания	"Основы экологического моделирования. Приложения к исследованию и управлению окружающей средой"
2012	Миркин Б.М., Наумова Л.Г.	"Современное состояние основных концепций науки о растительности" - в контексте методологии континуума дан обзор истории и современного состояния основных концепций науки о растительности (экология растений и растительности)
2012, 23-25 апреля	Швеция	В Стокгольме состоялась международная конференция "Стокгольм + 40: Партнерство во имя устойчивого развития". Итоговый документ конференции - "Партнерство в интересах устойчивого развития Стокгольмское воззвание"
2012, 30 апреля	Россия	Президентом РФ Д.А. Медведевым утверждены "Основы государственной политики в области экологического развития Российской Федерации на период до 2030 года"
СЕДЬМОЙ ПЕРИОД		
2012, 20-22 июня	Бразилия	В Рио-де-Жанейро прошла конференция ООН по окружающей среде и развитию "Рио + 20" (UNCSD). Ее главный итог состоит в том, что главы большинства государств мира вновь обратились к теме устойчивого развития. По результатам конференции была принята декларация "Будущее, которого мы хотим", - пожалуй, всеобъемлющий документ, в котором отражены все основные аспекты устойчивого развития

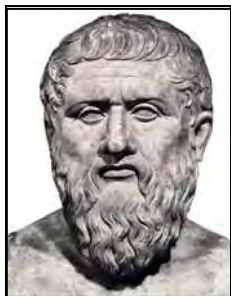
Продолжение табл. 2.1

Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
2012	Россия	В год 100-летия со дня образования Постоянной Природоохранительной комиссии Русского географического общества руководство Общества во главе с президентом С.К. Шойгу приняло решение возродить ее работу; председателем Комиссии стал вице-президент РГО, член.-корреспондент РАН А.А. Чибилёв
2013, 16-17 мая	Россия	В Нижнем Новгороде состоялся семинар кафедр ЮНЕСКО «Устойчивое развитие Волжского бассейна: вклад биосферных заповедников в выполнение рекомендаций всемирного саммита "Рио + 20"» в рамках 15-го Международного научно-промышленного форума "Великие реки" / ICEF 2013
2013	Россия	В области проблем сохранения биологического разнообразия и экологической безопасности Государственной премией РФ отмечена работа академиков Г.В. Добровольского, Д.С. Павлова и А.В. Адрианова
2013, 20 ноября	Россия	В Кремле прошло заседание Совета безопасности РФ; президент В.В. Путин потребовал ускорить разработку стратегии экологической безопасности России
2013	Гелашвили Д.Б. (г.р. 1946), Иудин Д.И. (г.р. 1964), Розенберг Г.С., Якимов В.Н. (г.р. 1982), Солнцев Л.А. (г.р. 1984), Россия	"Фракталы и мультифракталы в биоэкологии" . В монографии обобщены данные мировой литературы и результаты собственных исследований авторов по обоснованию и применению парадигмы самоподобия, являющейся теоретическим базисом фрактальной геометрии, в приложении к задачам биоэкологии. Рассмотрены фрактальные аспекты анализа видовой и пространственной структуры сообществ, таксономического разнообразия, временных рядов экологических данных и др. Изложена техника мультифрактального анализа структуры сообществ. Проведен теоретический анализ связи фракталов и концепции самоорганизованной критичности биоэкологических систем
2013, 2-5 декабря	Россия	В Москве прошел IV Всероссийский съезд по охране окружающей среды
2013	Сазерленд У., Фреклетон Р. (г. р. 1973), Годфри Ч. (г. р. 1958) и др. Великобритания	К 100-летию образования Британского экологического общества в "Journal of Ecology" опубликована статья 34 авторов "Определение 100 основных экологических проблем (вопросов)" , в которой намечены основные направления развития современной экологии

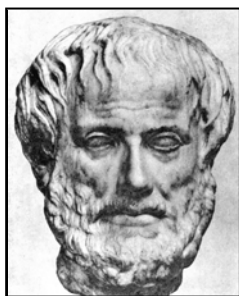
Годы	Автор, страна	Краткое содержание экологического исследования
2013	Розенберг Г.С.	"Введение в теоретическую экологию": в 2 т. Представляет собой обзор современного состояния методов математического моделирования экологических систем. Особое внимание уделено концептуальной основе математических моделей, дана классификация методов математического моделирования. Подробно рассмотрены эмпирико-статистические, имитационные, самоорганизующиеся и аналитические модели. В книге приведено почти 700 фотографий экологов, математиков и специалистов, так или иначе относящихся к обсуждаемым проблемам
2014	Коллектив авторов (Россия)	Экологическое образование и образованность - два "кита" устойчивого развития (отв. ред. Г.С. Розенберг, Д.Б. Гелашвили, Г.Р. Хасаев, Г.В. Шляхтин). Рассмотрен опыт становления экологического образования для устойчивого развития, формирования экологического сознания, экологической этики, экологической культуры
2015		Организацией Объединенных Наций этот год объявлен Международным годом почв

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

2.2. Фотогалерея естествоиспытателей-экологов и деятелей охраны природы



Платон
(др.-греч. Πλάτων)



Аристотель
(др.-греч. Ἀριστοτέλης)



Луций Анней Сенека мл.
(лат. Lucius Annaeus Seneca minor)



**Квинт Септимий
Флоренс Тертуллиан**
(лат. *Quintus Septimius
Florens Tertullianus*)



**Леонардо Пизанский,
Фибоначчи**
(лат. *Leonardus Pisanus*)



**Леонардо ди сер Пьеро
да Винчи (итал. *Leonardo
di ser Piero da Vinci*)**



Фрэнсис Бэкон
(англ. *Francis Bacon*,
1st Viscount St Albans)



**Жозеф Питтон
де Турнефор**
(фр. *Joseph Pitton
de Tournefort*)



Рене Антуан Реомюр
(фр. *René Antoine
de Réaumur*)



Карл Линней
(швед. *Carl Linnaeus*,
Carl Linné, лат. *Carolus
Linnaeus*)



**Жорж-Луи Леклерк,
граф де Бюффон**
(фр. *Georges-Louis
Leclerc, Comte de Buffon*)



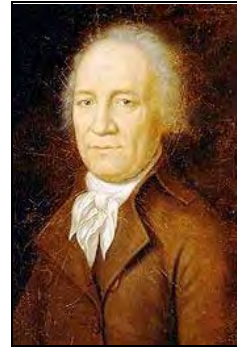
**Степан Петрович
Крашенинников**



**Иван Иванович
Лепёхин**



Петер Симон Паллас
(нем. Peter Simon Pallas)



**Андрей Тимофеевич
Болотов**



Антуан Лоран Лавуазье
(фр. Antoine Laurent
de Lavoisier)
(Лавуазье и его жена
Мари-Анна;
художник Жак Луи Давид)



Эразм Дарвин
(англ. Erasmus Darwin)



Томас Роберт Мальтус
(англ. Thomas Robert
Malthus)



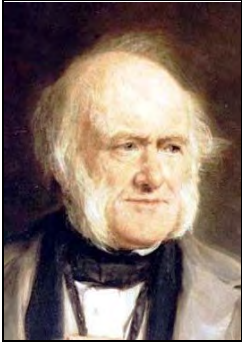
**Жан Батист Пьер
Антуан де Моне Ламарк**
(фр. Jean-Baptiste Pierre
Antoine de Monet
Lamarck)



**Александр фон
Гумбольдт**
(нем. Friedrich Wilhelm
Heinrich Alexander
Freiherr von Humboldt)



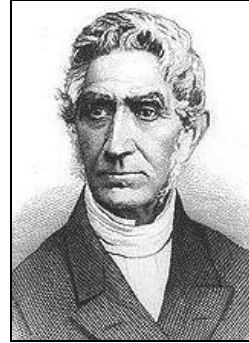
Йоаким Фредерик Скоу
(дат. Joakim Frederik
Schouw)



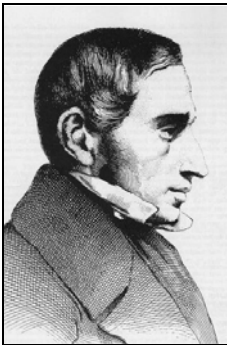
Чарльз Лайель
(англ. Sir Charles Lyell)



**Константин Вильгельм
Ламберт Глогер**
(англ. Constantine
Wilhelm Lambert Gloger)



Адольф Кетлэ
(фр. Lambert-Adolph-
Jacques Quetelet)



**Пьер Франсуа
Ферхюльст**
(фр. Pierre François
Verhulst)



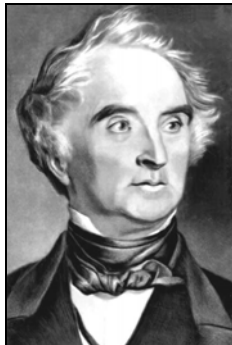
Чарльз Роберт Дарвин
(англ. Charles Robert
Darwin)



Карл Эрнст фон Бэр
(нем. Karl Ernst
von Baer)



**Шарль Франсуа
Антуан Морран**
(фр. Charles François
Antoine Morren)



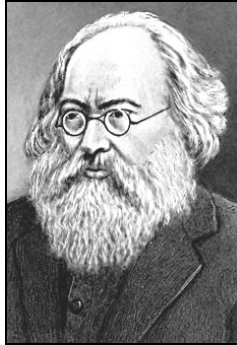
Юстус фон Либих
(нем. Justus von Liebig)



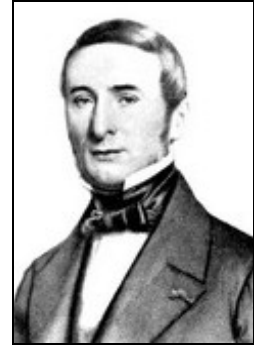
**Карл Францевич
Рулье**



**Этьен Жюффрау
Сент-Илер**
(фр. **Étienne Geoffroy
Saint-Hilaire**)



**Николай Алексеевич
Северцов**



Альфонс де Кандоль
(фр. **Alphonse Louis
Pierre Pyramus
de Candolle**)



**Александр Фёдорович
Миддендорф**
(нем. **Alexander Theodor
von Middendorff**)



Луи Пастер
(правильно Пастёр,
фр. **Louis Pasteur**)



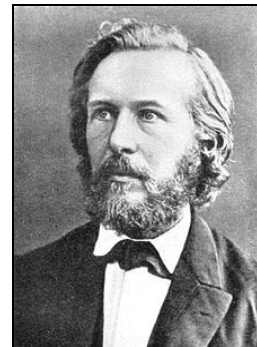
Альфред Эдмунд Брем
(нем. **Alfred Edmund
Brehm**)



Томас Генри Гексли
(или Хаксли)
(англ. **Thomas Henry
Huxley**)



Джордж Перкинс Марш
(англ. **George Perkins
Marsh**)



**Эрнст Генрих Филипп
Август Геккель**
(нем. **Ernst Heinrich
Philipp August Haeckel**)



**Альфред Рассел
Уоллес**
(англ. Alfred Russel
Wallace)



Герберт Спенсер
(англ. Herbert Spencer)



Элизе Реклю
(фр. Jacques Élisée
Reclus)



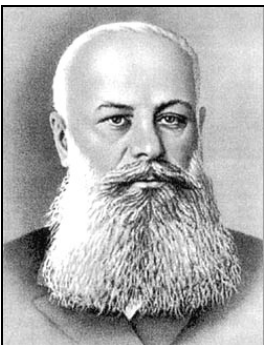
Эдуард Зюсс
(нем. Eduard Suess)



Карл Август Мёбиус
(нем. Karl A. Möbius)



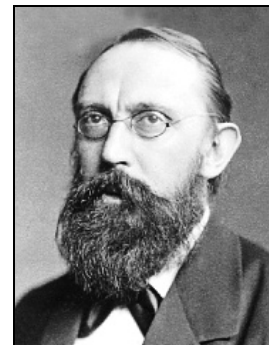
Генрих Антон де Бари
(нем. Heinrich Anton
de Bary)



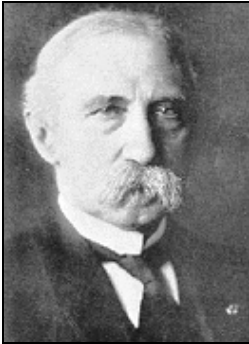
**Василий
Васильевич
Докучаев**



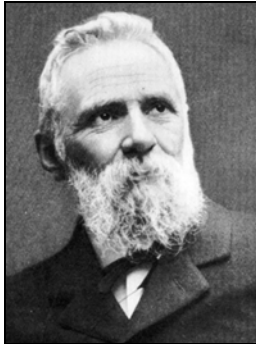
Вильгельм Пфэффер
(нем. Wilhelm Friedrich
Philipp Pfeffer)



Виктор Гензен
(нем. Victor Hensen)



**Стивен Альфред
Форбс**
(англ. **Stephen Alfred
Forbes**)



**Франсуа-Альфонс
Форель**
(фр. **François-Alphonse
Forel**)



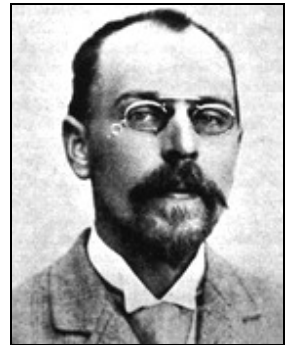
**Йоханнес Эугениус
(Евгений) Варминг**
(дат. **Johannes
Eugenius Bülow
Warming**)



Шарль Флао
(фр. **Charles Henri
Marie Flahault**)



Поль Жаккар
(фр. **Paul Jaccard**)



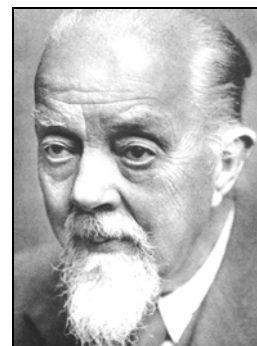
Христен Раункиер
(дат. **Christen
[Christiansen] Raunkiær**)



**Григорий
Александрович
Кожевников**



Ричард Кольквиц
(нем. **Richard Kolkwitz**)



Эйльхард Митчерлих
(нем. **Eilhard
Mitscherlich**)



Карл Петерсен
(дат. Carl Georg
Johannes Petersen)



Генри Аллан Глизон
(англ. Henry Allan
Gleason)



Виктор Эрнест Шелфорд
(англ. Victor Ernest
Shelford)



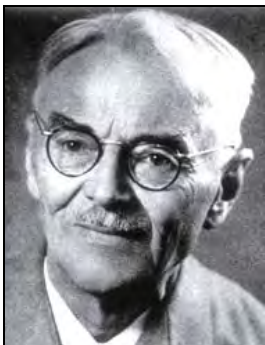
Борис Александрович
Келлер



Георгий Федорович
Морозов



Чарльз Адамс
(англ. Charles
Christopher Adams)



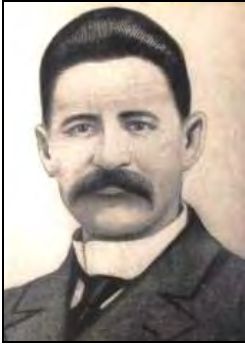
Жозья Браун-Бланке
(фр. Josias
Braun-Blanquet)



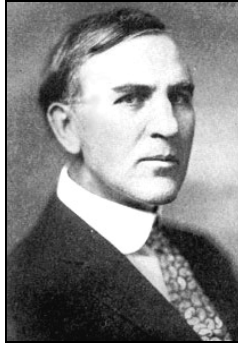
Василий Васильевич
Алехин



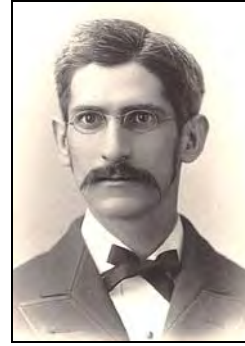
Георгий Николаевич
Высоцкий



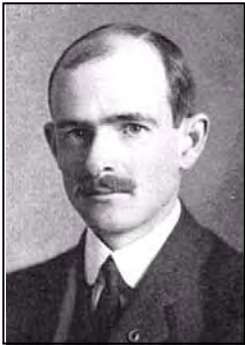
**Иосиф Конрадович
Пачоский** (польск. **Józef
[Juzef] Konrad Paczosi**k)



Фредерик Клементс
(англ. **Frederic Edward
Clements**)



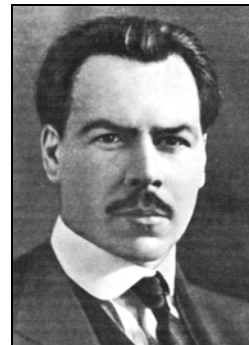
Эдвард Бёрдж
(англ. **Edward Asahel
Birge**; фото 1889 г.)



Джозеф Гринелл
(англ. **Joseph Grinnell**)



Хельмут Гамс
(нем. **Helmut Gams**)



**Николай Иванович
Вавилов**



Харлан Барроуз
(англ. **Harlan H. Barrows**)



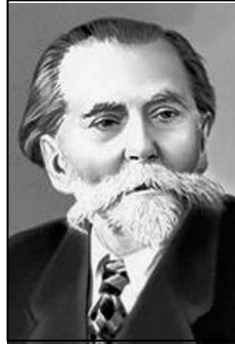
Роберт Парк
(англ. **Robert Ezra Park**)



Эрнест Бюргесс
(англ. **Ernest Watson
Burgess**)



Эдуард Рюбель
(нем. **Eduard August Rübel**)



Константин Иванович Скрыбин



Аугуст Тинеманн
(нем. **August Thienemann**)



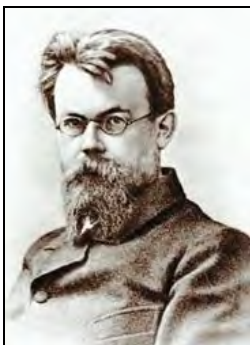
Рональд Эйлер Фишер
(англ. **Sir Ronald Aylmer Fisher**)



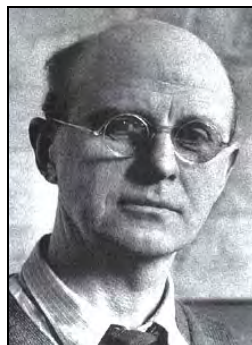
Альфред Джеймс Лотка
(англ. **Alfred James Lotka**)



Вито Вольтерра
(итал. **Vito Volterra**)



Владимир Иванович Вернадский



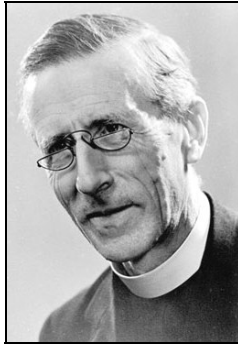
Чарльз Элтон
(англ. **Charles Sutherland Elton**)



Валентин Александрович Догель



Эдуард Леруа
(фр. Edouard Le Roy)



Пьер Тейяр де Шарден
(фр. Pierre Teilhard de Chardin)



Владимир Владимирович Станчинский



Раймонд Линдеман
(англ. Raymond Laurel Lindeman)



Георгий Георгиевич Винберг



Олдо Леополд
(англ. Aldo Leopold)



Уард Олли
(англ. Warder Clyde Allee)



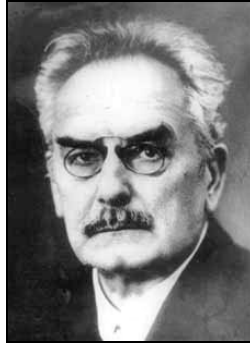
Георгий Францевич Гаузе



Владимир Александрович Костицын



Артур Тэнсли
(англ. Arthur George
Tansley)



Ганс Молиш
(нем. Hans Molisch)



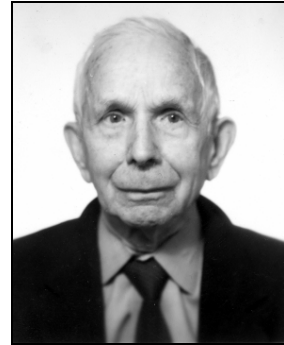
Василий Робертович
Вильямс



Сергей Алексеевич
Северцов



Меркурий Сергеевич
Гиляров



Тихон Александрович
Работнов



Джордж Эвелин
Хатчинсон
(англ. George Evelyn
Hutchinson)



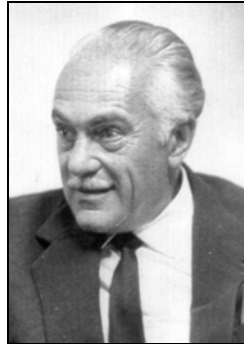
Рэйчел Кэрсон
(англ. Rachel Louise
Carson)



Виктор Борисович
Сочава



Роберт Мак-Артур
(англ. Robert Helmer MacArthur)



Аурелио Печчеи
(итал. Aurelio Peccei)



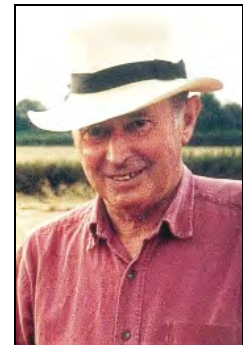
Эвелин Пилу [Пайлоу]
(англ. Evelyn Chris Pielou)



Джеймс Лавлок
(англ. James Ephraim Lovelock)



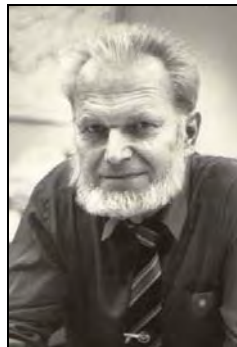
Линн Маргулис
(англ. Lynn Margulis)



Джон Харпер
(англ. John Lander Harper)



Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский



Алексей Владимирович Яблоков



Николай Васильевич Готов



**Михаил Иванович
Будыко**



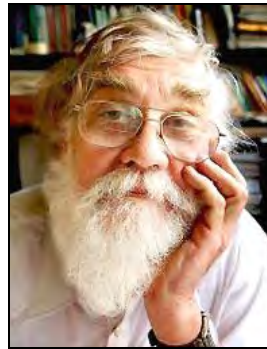
**Юрий
Михайлович
Свирижев**



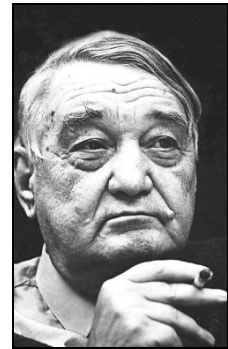
**Дмитрий Олегович
Логофет**



**Джон Грайм
(англ. John Philip Grime)**



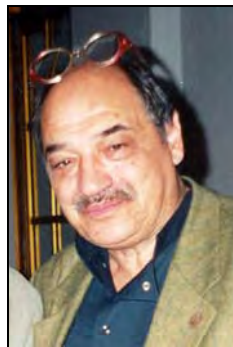
**Эрик Пианка
(англ. Erik Rodger Pianka)**



**Лев Николаевич
Гумилев**



**Даниэль Симберлоф
(англ. Daniel [Dan]
Simberloff)**



**Вадим Дмитриевич
Фёдоров**



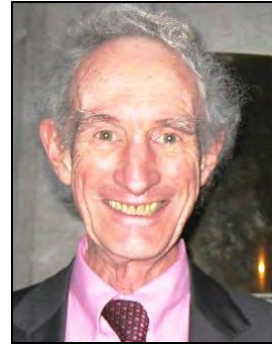
**Тагир
Габдулнурович
Гильманов**



**Владимир
Федорович
Крапивин**



**Александр
Михайлович
Тарко**



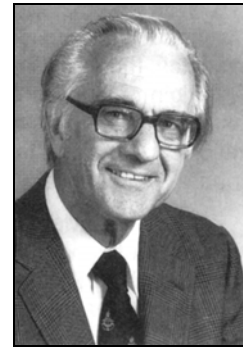
**Роберт Мэй
(англ. Robert McCredie
May, Baron May
of Oxford)**



**Дэвид Тильман
(англ. G. David Tilman)**



**Пол Джиллер
(англ. Paul S. Giller)**



**Роберт Макинтош
(англ. Robert P. McIntosh)**



**Михаэль Бигон
(англ. Michael [Mike]
Begon)**



**Колин Таунсенд
(англ. Colin R.
Townsend)**



**Гру Харлем
Брундтланд
(норв. Gro Harlem
Brundtland)**



**Борис
Александрович
Быков**



**Нина
Михайловна
Чернова**



**Юрий
Иванович
Чернов**



**Бернард Небел
(англ. Bernard J. Nebel)**



**Надежда
Константиновна
Христофорова**



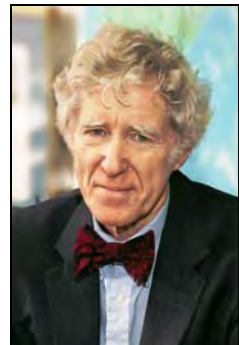
**Ион Дедю
(рум. Ion Dediu)**



**Валерий
Викторович
Снакин**



**Говард Одум
(англ. Howard T. Odum)**



**Лестер Браун
(англ. Lester Brown)**



Свен Йоргенсен
(дат. **Sven Erik Jørgensen**)



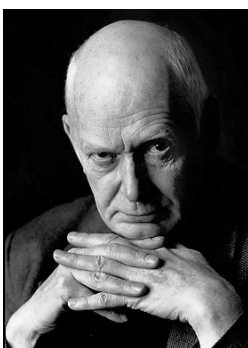
**Наталья
Ивановна
Базилевич**



**Аргента
Антониновна
Титлянова**



**Кирилл
Михайлович
Петров**



**Георгий
Александрович
Заварзин**



**Георгий
Петрович
Краснощеков**

2.3. Вариант периодизации экологии

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

ПЕРВЫЙ ПЕРИОД - до 1866 г. (определение экологии и обоснование ее в качестве самостоятельной научной дисциплины). Это *подготовительный* период, период "*наивной экологии*", когда ее элементы появляются в трудах ботаников, зоологов и других естествоиспытателей. Характерная черта указанного периода - отсутствие собственного понятийного аппарата. Завершается период определением экологии, которое дал в 1866 г. немецкий ученый **Эрнст Геккель**. Несколько позже Геккель конкретизировал данное понятие [Haeckel, 1870,

s. 365]: "Под экологией мы подразумеваем науку об экономии, о домашнем быте животных организмов. Она исследует общие отношения животных как к их неорганической, так и к органической среде, их дружественные и враждебные отношения к другим животным и растениям, с которыми они вступают в прямые и не прямые контакты, или, одним словом, все те запутанные взаимоотношения, которые Дарвин условно обозначил как борьбу за существование. Эта экология... до сих пор представляла главную составную часть так называемой естественной истории в обычном смысле слова".

ВТОРОЙ ПЕРИОД - с 1866 по 1935 г. (определение экосистемы). Это период формирования *факториальной экологии*, вскрытие закономерностей отношения животных или растений к разнообразным абиотическим факторам. А.М. Гиляров называет этот период "*аутэкологическим редукционизмом*" [Гиляров, 1981].

ТРЕТИЙ ПЕРИОД - с 1936 г. до начала 1970-х гг. Это период *синэкологических исследований*, когда на передний план вышло изучение взаимоотношений популяций в экосистемах. Основной методологии становится системный подход (правда, в своем детерминированном варианте - развитие математической экологии, разнообразие аналитических и имитационных моделей экосистем). Основу этого периода составляли семь положений:

- оформление экологии как фундаментально-теоретической дисциплины;
- представление о преимущественном нахождении природы в равновесии;
- синэкологический подход;
- примат конкурентных отношений;
- малый вес эволюционных факторов в развитии экосистем;
- стремление к их классификации (т.е. представление о дискретности экосистем);
- превалирование детерминированных (строго функциональных) представлений о взаимосвязях компонент в экосистемах.

ЧЕТВЕРТЫЙ ПЕРИОД - с начала 1970-х гг. до середины 1980-х гг. В это время семи тезам третьего периода были противопоставлены соответствующие антитезы:

- трудности в выявлении каких-то общих законов развития сообществ;
- постоянные нарушения равновесных состояний;
- вновь возросший интерес к популяционным (демэкологическим) исследованиям;
- отказ от конкуренции как основного фактора формирования сообщества;
- изучение экосистем в их развитии (включая и эволюционные факторы);
- превалирование концепции континуума над концепцией дискретности экосистем;
- возросшая роль случайных факторов в объяснении структуры и динамики экосистем [Simberloff, 1980, 1981].

ПЯТЫЙ ПЕРИОД - с 1986 г. до начала XXI тысячелетия, когда наметилась тенденция объединения представлений детерминированно-популя-

ционного второго периода, детерминированно-синэкологического третьего и стохастическо-популяционного четвертого, что позволяет говорить о начале становления *истинно системного подхода к изучению экологических объектов*. Наиболее удачным примером такого подхода может служить вышедшая в 1986 г. и переведенная у нас в 1989 г. книга М. Бигона с соавторами "Экология".

ШЕСТОЙ ПЕРИОД - десятилетие с саммита "**Рио + 10**" в ЮАР до саммита "**Рио + 20**" в Бразилии (десятилетие 2002 - 2012 гг. отмечено повышенной активностью по разделу "математическая экология", что можно интерпретировать как формализацию результатов пятого периода).

СЕДЬМОЙ, последний, **ЭТАП стартовал в середине 2012 г.** (его "лицо", естественно, еще не определилось, но вполне возможно, этот период будет проходить под знаком "100 главных проблем экологии" [Sutherland et al., 2013; Розенберг, Гелашвили, 2013] и научного обоснования "зеленой" экономики, переход на рельсы которой был постулирован на "Рио + 20").

Понятно, чем более современно то или иное событие в получении "экологического знания", тем сложнее задать границу периода, поэтому приходится опираться на некоторые внешние (по отношению к экологии как к науке) события. Заметим, что оформление в "Календарь" событий пятого и двух последующих периодов - задача трудная и деликатная: для объективной оценки исторической роли в развитии экологии той или иной работы, естественно, требуется некоторая временная дистанция. Именно этим можно объяснить и превалирование в этих периодах монографий отечественных экологов, которые авторам "Календаря" лучше известны. Однако сама объединительная тенденция, характеризующая данный период, вполне подтверждается представленными в "Календаре" событиями и работами.

Естественно, что границы указанных периодов весьма условны и в недрах каждого из них появлялись работы, становившиеся фундаментом следующих периодов. Например, количественные исследования **П. Жаккара**, **А. Лотки** и **В. Вольтерра** во втором периоде заложили основы математической экологии третьего периода; работы **Л.Г. Раменского** и **Г. Глизна** из второго периода перекинули мостик в четвертый; **Дж. Хатчинсон** (третий период) выступил противником представлений о конкуренции как о ведущем факторе формирования сообщества, что окончательно оформилось в четвертом периоде; **А. Уоллес** на рубеже первого и второго периодов, **К. Мёбиус**, **Дж. Гринелл** и **Ч. Элтон** (второй период) развитием представлений о биоценозе и нише подготовили "синэкологичность" третьего периода; фрактальное описание биоразнообразия сообществ (седьмой период) было подготовлено экспериментальными и теоретическими трудами **Х. Ватсона** (еще первый период), **П. Жаккара**, **Э. Палмгринна**, **О. Аррениуса** и **Г. Глизна** (второй период), **Р. Мак-Артура** и **Э. Уилсона** (третий период), **Р. Маргалефа** и **Ю. Одума** (четвертый период) последних 20 - 25 лет [Гелашвили и др., 2013]. Еще одна особенность данной схемы - это сокращение длительности периодов, что отражает общую закономерность для наук, находящихся в процессе развития [Трасс, 1976, с. 199].

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

Данный "Календарь" и предложенная схема периодизации экологии заставляют рассматривать ее современное состояние (пятый - седьмой периоды) как очень важный этап синтеза наиболее плодотворных идей всех предшествующих периодов. **А.М. Гиляров** [Гиляров, 1981, с. 101] вслед за академиком **В.А. Энгельгардтом** [Энгельгардт, 1970] называет этот период *интегративным* (думается, можно говорить и о становлении "системной экологии" именно в том качестве, как она понимается в последующих разделах).

И последнее. Приведенные в лекциях 1-3 портреты 183 естествоиспытателей (по нашему мнению, внесших заметный вклад в развитие и становление экологической науки) не исчерпывают списка экологов, обогативших науку результатами первостепенной значимости; в дальнейшем по ходу лекций мы будем еще приводить фотографии ученых-экологов, так как убеждены, что свою науку, в прямом смысле, надо знать в лицо, и полностью солидарны с мнением журналиста **Ярослава Голованова**, который в книге "Этюды об ученых" писал: "Мы обязательно должны знать не только как рождались труды великих корифеев науки, но и что это были за люди, сколько сил, энергии, здоровья, нервов отдали они, чтобы мы сегодня узнали эти законы и прочли формулы в учебниках. Как порой отказывались они от богатства, почестей, радостей жизни ради торжества истины, как умирали, до последнего дыхания утверждая ее" [Голованов, 1976, с. 6].

Повторим:

1. Каков вклад древних цивилизаций в накопление экологических знаний?
2. Каков вклад в экологию М.В. Ломоносова?
3. Почему Е. Варминга называют "отцом новой экологии"?
4. Какие события положены в основу периодизации экологии?

Темы для дискуссий

- В чем смысл изучения истории любой науки, в том числе и экологии?
- Экологическая роль К. Линнея и его наставления путешественникам.

"Первое: удивляться всему, даже самому обычному.

Дальнейшее: записать увиденное и полезное.

Конечное: точнее других обрисовать природу...

Награда: познание в естественных [условиях] растений, животных и камней, проникновение в систему мироздания и польза роду человеческому".

Линней К. Путешествие. 1751. // Философия ботаники. М. : Наука, 1989. С. 254 - 255.

3. СИСТЕМНАЯ ЭКОЛОГИЯ (лекция № 4)

Изданная в 1971 г. и переведенная на русский язык в 1975 г. книга **Ю. Одума** "Основы экологии" стала первой монографической работой, в которой системный подход был поставлен во главу угла экологии. В 1983 г. вышло в свет написанное с системных позиций практически новое двухтомное издание работы Ю. Одума "Экология", которое также было переведено на русский язык в 1986 г. Один из соавторов настоящего учебного пособия в 1984 г. опубликовал монографию "Моделирование в фитоценологии", в которой целая глава была посвящена описанию методов системного анализа [Розенберг, 1984]. В первом издании пособия [Розенберг, Мозговой, 1992] и учебниках [Розенберг и др., 2002; Розенберг, Рянский, 2004] изложение экологии также велось с использованием методов системологии (науки о сложных системах). Наконец, в монографии [Розенберг, 2013] системные представления получили свое дальнейшее развитие.

Отметим, что системный подход не всеми экологами признается базовым для экологии. Американский эколог **Р. Макинтош** [McIntosh, 1985] называет системную экологию "браком под ружьем" инженерии и экологии, а академик В.Е. Соколов в предисловии редактора перевода к двухтомнику Одума писал: "Иногда приходится читать о преимуществах системного подхода перед всеми другими способами научного исследования. <...> приходится констатировать, что системный подход - это предвзятый подход". **Б.М. Миркин** и **Л.Г. Наумова** считают, что "понятие "системный подход" сегодня изрядно затаскано и стало обыденным научным клише, которое уже приносит скорее вред, чем пользу" [Миркин, Наумова, 1996].

Вообще говоря, системный подход не является строго методологической концепцией, что более 40 лет тому назад отмечал член-корреспондент АН СССР **А.А. Ляпунов**: этот подход выполняет эвристические функции, ориентируя конкретные экологические исследования в двух основных направлениях [Ляпунов, 1970]:

- во-первых, его содержательные принципы позволяют фиксировать недостаточность старых, традиционных методов изучения экосистем для постановки и решения новых задач их целостного исследования;
- во-вторых, понятия и принципы *конструктивного системного подхода* (некоторые из них излагаются далее, что существенным образом отличает сис-

темный подход от просто "терминологических изысков") помогают создавать новые программы изучения, ориентированные на раскрытие сущности процессов трансформации энергии, передачи вещества и информации в экосистемах.

3.1. Что такое "система"?

С середины XX в. понятие "система" (греч. *systema* - целое, составленное из частей) становится одним из ключевых философско-методологических и специально-научных понятий. Правда, это понятие в системологии сложилось еще не до конца и многие авторы в его трактовке вводят в определение свои критерии. Традиционным является следующее определение: **система - совокупность элементов со связями между ними**. Следует сразу оговорить относительность этого определения. Так, элемент системы из-за иерархической структуры мира сам оказывается системой со своими элементами. Фиксация системы делит мир на две части - на "систему" и "среду". При этом подчеркивается большая сила связей элементов внутри системы по сравнению с силой связей с элементами среды.

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

Аналогичный пример можно найти и в экологических (геоботанических) работах. Так, рассматривая классификацию степной растительности Урало-

Илекского междуречья [Горчаковский, Рябинина, 1984], построенную на доминантной основе, нетрудно увидеть, что сообщества со сходным флористическим составом (*Poa stepposa*, *Helictotrichon desertorum*, *Stipa zalesskii*, *Phleum phlejudes*, *Anemone sylvestris* и пр.) и, по-видимому, с достаточно сходным взаимодействием видов отнесены не только к разным ассоциациям, но и к разным формациям (овсецево-степномятликовая и степномятликово-залесскоковьяльковая) по доминированию в сообществе одного или другого вида. В данном случае доминирование и выступает в качестве закона композиции, что позволяет авторам выделить и ограничить различные системы растительных сообществ. Выбор другого закона композиции (например, флористических критериев в духе *школы Браун-Бланке*) даст возможность объединить те же объекты в другую систему.

Таким образом, **знание законов композиции при определении системы играет очень важную роль, особенно для построения теории данного класса систем.** Кстати, формализация законов композиции должна способствовать приданию строгости и корректности при определении более сильных отношений между элементами системы по сравнению с другими элементами или системами.

3.2. Что такое "сложная система"?

Каждая система определяется некоторой *структурой* (элементы и взаимосвязи между ними) и *поведением* (изменение системы во времени). Для системологии они служат с такими же фундаментальными понятиями, как пространство и время для физикализма (кстати, для последнего они являются изначально неопределяемыми понятиями).

В системологии под **структурой** понимается инвариантная во времени фиксация связей между элементами системы, формализуемая, например, математическим понятием "графа". Под **поведением** системы понимается ее функционирование во времени.

Изменение структуры системы во времени можно рассматривать как ее сукцессию и эволюцию. Различают *неформальную структуру* системы (в качестве элементов которой фигурируют первичные элементы вплоть до атомов) и *формальную структуру* (в качестве элементов фигурируют системы непосредственно нижестоящего иерархического уровня).

Сложность системы на структурном уровне задается числом ее элементов и связей между ними. Дать определение понятию "сложность" в этом случае крайне трудно: исследователь сталкивается с так называемым "*эффектом кучи*" (один шар - не куча, два шара - не куча, три - не куча, а вот сто шаров - куча, девяносто девять - куча; так где же граница между "кучей" и "не кучей"?). Кроме того, относительность понятия "структура" (деление на формальную и нефор-

мальную структуры) заставляет вообще отказаться от него при определении сложности системы. Сформулировать, что такое "сложная система", на поведенческом уровне представляется более реалистичным.

Б.С. Флейшман предложил пять *принципов усложняющегося поведения систем*, представленных на рис. 3.1 [Флейшман, 1977, 1978].



Рис. 3.1. Принципы поведения систем



Бенцион Семенович Флейшман
(г. р. 1923)

На *первом уровне* находятся системы, сложность поведения которых определяется только *законами сохранения* вещественно-энергетического баланса (например, камень, лежащий на дороге); *такие системы изучает классическая физика*. Этот самый низкий уровень сложности сохраняется для всех систем (вплоть до систем высших уровней сложности, но уже не является для них определяющим).

На *втором уровне* располагаются системы с более сложным поведением. Они тоже состоят из вещества и энергии и для них справедливы законы первого уровня, но их

особенностью является наличие *обратных связей*, что и задает более сложное поведение. Отец *теории информации* **К. Шеннон** построил одного из первых самообучающихся роботов и дал ему имя "Тесей" (в дальнейшем он стал больше известен как "мышь Шеннона"). "Мышь" сначала обследовала весь лабиринт, а затем (во второй раз) проходила весь путь значительно быстрее, избегая участков, пройденных дважды¹. *Функционирование таких систем изучает кибернетика*. *Принцип гомеостаза* сохраняется для всех систем, более сложных по поведению, чем автоматические системы второго уровня, но он уже не является для них определяющим.

¹ URL: http://pikabu.ru/story/mozg_nachinaet_zakipat_852980.



Клод Шеннон
(англ. **Claude Elwood Shannon**; 1916 - 2001)

Еще более сложным поведением обладают системы **третьего уровня**: они состоят из вещества и энергии, обладают обратными связями, но для их поведения определяющей является способность "принимать решение", т. е. осуществлять некоторый выбор (случайный, оптимальный или иной) из ряда вариантов поведения ("стимул - реакция"). Так, **Н.П. Наумов** показал, что возможен опосредованный через среду обитания обмен опытом между особями, поколениями одного вида и разными видами, т. е., по существу, обмен информацией [Наумов, 1973].

Системы **четвертого уровня** выделяются по способности осуществлять *перспективную активность* или проявлять опережающую реакцию ("реакция - стимул"). Этот тип поведения возникает на уровне биосистем, более сложных, чем простейшие биосистемы, но еще не таких, которые обладают интеллектом. Уровень их сложности должен превосходить уровень сложности среды, и они должны обладать достаточно мощной памятью (например, генетической). "Помня" исходы своих взаимодействий со средой до данного момента времени и полагаясь на то, что "завтра будет примерно то же, что и сегодня", такие биосистемы могут заранее подготовить свою реакцию на возможное будущее воздействие среды. Для особей этот принцип известен как *эффект перспективной активности* [Бернштейн, 1962], для популяций - *эффект преадаптации* [Георгиевский, 1974; Кулагин, 1974]. В последнем случае хорошим примером может служить "колоколовидный" характер распределения численности популяции вдоль некоторого градиента среды: большая часть популяции, близкая к модальному классу, "помнит" о типичных изменениях данного фактора, крайние (малочисленные) классы - о более резких и значительных изменениях, и именно эти классы будут способствовать выживанию популяции в целом, когда произойдет такое резкое изменение того или иного фактора.

Наконец, высший (на сегодня) - **пятый - уровень** сложности объединяет системы, связанные поведением интеллектуальных партнеров, например, рассуждениями типа "он думает, что я думаю" и т. д. (классический пример - шахматная партия и просчет соперниками возможных вариантов ее развития). По-видимому, непосредственно к экологии этот тип поведения не имеет отношения, но он становится определяющим при рациональном природопользовании и особенно в социальных аспектах взаимодействия в системе "Человек - Природа".

Системы, включающие в себя в качестве хотя бы одной подсистемы решающую систему (поведению которой присущ акт решения), будем назы-

вать сложными (системы 3 - 5 уровней; такие системы изучает системология). Стремление системы достигнуть предпочтительного для нее состояния будем называть *целенаправленным поведением*, а это состояние - ее *целью*. Целями обладают лишь сложные системы.

Сложные системы, в отличие от простых, имеют большое число существенно взаимосвязанных качеств. Поэтому аналитические модели отдельных их качеств не адекватны им, а имитационные модели достаточно большой совокупности их качеств сложны и недостаточно общи. В этой ситуации возникает вопрос: "Что же тогда можно считать законами системологии и, как следствие, экологии?"

3.3. Основной объект экологии

Концепция экосистем, по Ю. Одуму, является главенствующей в современной экологии: именно на изучении свойств структуры и динамики экосистем должны быть сконцентрированы усилия экологов [Одум, 1975, 1986]. Представляет интерес анализ ряда определений природных объектов, которые, по мнению исследователей, могут претендовать на роль основных изучаемых объектов в экологии.

Приведенные в табл. 3.1 структурные формулы¹ позволяют единообразно представить сравниваемые понятия: P_i - популяция i , B - биоценоз, E - экотоп, S - некоторая область пространства, Ph - пространство в границах фитоценоза, R - характеризующие объект потоки энергии и вещества (кстати, существенную роль в организации и экосистемы, и биогеоценоза будут играть и потоки информации); наконец, \cap , \in , \rightarrow , \cup , - знаки для описания взаимодействия, принадлежности, характеристики и объединения объектов.

Таблица 3.1
Системы, претендующие на роль основного объекта экологии

Термин	Определение	Структурная формула
Сообщество	Группы взаимодействующих популяций, которые встречаются в одной и той же области: "В сущности, термин "сообщество" можно с успехом использовать для обозначения любой группы взаимодействующих популяций... нужно лишь достаточно четко обозначить границы сообщества" [Риклефс, 1979, с. 331]	$\cap P_i \in S$

¹ Структурные формулы в данном контексте представляют собой символическую запись определений понятий "сообщество", "экосистема", "биогеоценоз" с использованием некоторых математических символов и буквенных обозначений.

Термин	Определение	Структурная формула
<i>Экосистема</i>	Любая единица (биосистема), включающая в себя все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество) на данном участке и взаимодействующая с физической средой таким образом, что поток энергии создает четко определенные биотические структуры и круговорот веществ между живой и неживой частями [Одум, 1986, с. 24]	$(B \cap E) \in S \rightarrow R$
<i>Биогеоценоз</i>	Биокосная открытая система, являющаяся частью биосферы, находящаяся под воздействием внешних по отношению к ней факторов, характеризующаяся свойственным ей взаимодействием слагающих ее <i>биотических</i> (автотрофных, в основном фототрофных, и гетеротрофных организмов) и <i>абиотических</i> компонентов и определенным типом обмена веществом и энергией между ними и компонентами других биокосных и косных систем, границы которой определяются границами свойственного ей фитоценоза [Работнов, 1983, с. 8]	$(B \cap E) \in Ph \rightarrow R$

Отсюда легко видеть различия между тремя главными понятиями: "сообщество", "экосистема" и "биогеоценоз", претендующими на роль основного объекта экологии. Ясно, что группа взаимодействующих популяций P_i будет некоторой подсистемой системы биоценоза и экотопа $(B \cap E)$ в одной и той же области S , т. е. любое сообщество является экосистемой.

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

Что касается экосистемы и биогеоценоза, то лучше всего привести определение **Е.М. Лавренко** и **Н.В. Дылиса**: "Биогеоценоз - это экосистема в границах фитоценоза", что полностью соответствует структурным формулам при конкретизации пространства S площадью фитоценоза Ph [Лавренко, Дылиса, 1968, с. 159]. Как отмечает **Т.А. Работнов**, "основное различие между экосистемой и биогеоценозом в том, что экосистема - безразмерное образование, а биогеоценоз -

хорологическая единица, имеющая определенные границы". Здесь также легко привести пример экосистемы, которая не является биогеоценозом (например, кабина пилотируемого космического корабля) [Работнов, 1979, с. 49].

Приведенное в табл. 3.1 определение биогеоценоза является уточненным по отношению к исходному понятию, предложенному **В.Н. Сукачевым**. Еще одно определение, "сужающее" рамки исходного понятия путем уточнения границ биогеоценоза, было предложено **Н.В. Тимофеевым-Ресовским** и **А.Н. Тюрюкановым** в 1966 г.: биогеоценоз ограничен не только фитоценозом, но и должен быть однороден по почвенно-геохимическим, микроклиматическим и геоморфологическим параметрам, т. е. среда **S** в этом случае задается пересечением однородных участков растительности (**Ph**), почвы (**So**), климата (**Cl**) и геоморфологии (**G**):

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

Естественно, что в данном случае площадь биогеоценоза будет меньше (или, в крайнем случае, равна) площади биогеоценоза, по Сукачеву. Подводя итог этому краткому сравнению, отметим, что все рассмотренные объекты являются системами взаимодействующих биоценотических и экотопических составляющих и различия наблюдаются лишь в определении границ указанных систем в природе. Конкретизация границ экосистемы во многом зависит от целей исследования (вплоть до выделения групп сопряженных видов для анализа их взаимодействия в рамках *моделей Лотки-Вольтерры* или при построении флористической классификации растительности). Вместе с тем, точное задание границ, например, биогеоценоза, подразумевает разделение непрерывного по своей природе пространства экоценотических факторов на своеобразные дискретные "соты", что отражает организменные аналогии в противовес современным континуальным представлениям об экологических объектах.

Все сказанное заставляет рассматривать экосистему в определении Ю. Одума как основной объект экологического исследования.

И теоретически, и операционально можно определить только нижнюю границу экосистемы: ее масштаб задается основной функцией - биогенным круговоротом вещества, сопровождаемым потоками энергии и информации. Биом (ландшафтная зона) и биосфера в целом также выполняют ту же функцию, поэтому верхняя граница экосистемы устанавливается условно. В свою очередь, понятием "экосистема" задается верхняя граница по градиенту объектов экологии: особь - популяция - экосистема (соответственно, **экология как наука подразделяется на аутоэкологию, демэкологию и синэкологию**).

3.4. Простые и сложные свойства экосистем

Важное следствие системного подхода к изучению экологических феноменов - различение простых и сложных свойств экосистем. В системологии под *целостными (сложными) параметрами* понимают такие характеристики, которые присущи целой системе, но либо отсутствуют у составляющих ее элементов, либо имеются и у элементов, и у системы в целом, но не выводимы для последней из значения их для элементов. Это и есть *принцип эмерджентности* ([Реймерс, 1990]), важную роль которого в экологии особо подчеркивает Ю. Одум: "Принцип несводимости свойств целого к сумме свойств его частей должен служить первой рабочей заповедью экологов" [Одум, 1986, с. 17]. К сожалению, собственно сложные параметры экосистем анализируются не часто, и исключение составляет анализ устойчивости (см. обзор: [Свирижев, Логофет, 1978] и живучести экосистем [Крапивин, 1978; Флейшман, 1978, 1982]. Основное внимание экологов сконцентрировано на энергетических аспектах функционирования экосистем.

Энергетические концепции в современной экологии занимают главенствующее положение. При этом энергетический подход сводится к детализации физических законов сохранения вещества и энергии в форме балансовых соотношений, т. е. в *аддитивной форме*, и, следовательно, служит для характеристики *простых свойств сложных систем* (совокупные свойства). Для этих целей действительно плодотворным является язык, например, дифференциальных уравнений, с помощью которого в основном и создаются многочисленные математические модели экосистем. Для построения теории простых параметров такой подход не только необходим, но и достаточен, а вот для исследования сложных параметров такие рассмотрения, будучи необходимыми, явно недостаточны. Так, например, биомассу некоторого растительного сообщества (простое, совокупное свойство) можно узнать путем взвешивания и суммирования веса каждого растения. Однако, как справедливо подчеркивает **К.А. Куркин**, знание биологической продуктивности, хотя и представляет известный интерес, не содержит полной информации об интегральных качествах (например, замкнутости или целостности растительного сообщества) [Куркин, 1977]. Таким образом, в противоположность оценке вещественно-энергетических параметров (простых характеристик экосистем) системный подход ориентирует на исследование сложных (функциональных) характеристик.

С данных позиций проясняется роль теоретических построений в экологии.

Законы теоретической экологии должны быть направлены на вскрытие именно отношений между экосистемами и слагающими их компонентами, с одной стороны, и их целостными характеристиками - с другой.

Иными словами, должны быть получены ответы на вопросы: какие экосистемы обладают теми или иными целостными характеристиками и какие целостные свойства присущи экологическим объектам (например, для растительного сообщества такими целостными характеристиками будут устойчивость, сложность, непрерывность, а такая характеристика, как замкнутость, имеется у фитоценоза и отсутствует у пионерной группировки). Наконец, множество отношений между экологическими объектами определяет многообразие экологических явлений и процессов (например, непрерывный характер изменения растительности в пространстве и во времени).

Таким образом, роль системного подхода в создании экологической теории сводится к заданию "полного списка" экосистем (множество I), их целостных характеристик (множество II) и к построению формализованных отношений (законов) как между этими двумя множествами, так и между элементами первого из них. Сложные системы, в отличие от простых, имеют большое число существенно взаимосвязанных качеств, и потому сама категория "закон" для системологии отличается от таковой для теории простых систем. Прежде чем рассмотреть эти различия, сформулируем основные принципы системологии на содержательном уровне.

3.5. Основные принципы системологии

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

Принцип иерархической организации (или *принцип интегративных уровней* [Одум, 1975]) позволяет соподчинить друг другу как естественные, так и искусственные системы (рис. 3.2).

Данная схема достаточно условна (например, такой объект, как почва, должен рассматриваться как объединение объектов иерархий **A**, **B** и **C**, а промыслово-хозяйственные системы - как объединение объектов иерархий **C**, **D** и **E**). Несмотря на это, принцип иерархической организации оказывается весьма полезным при изучении сложных систем (ниже будет рассмотрен еще один связанный с этим принцип - принцип рекуррентного объяснения).

На примере данного принципа также хорошо иллюстрируются **отказ от редукционизма как методологии изучения сложных систем и возможность использования редукции как метода** (схема иерархической организации мира основана на редукции; более подробно соотношение редукционизма и холистизма рассмотрено в разделе 3.7).

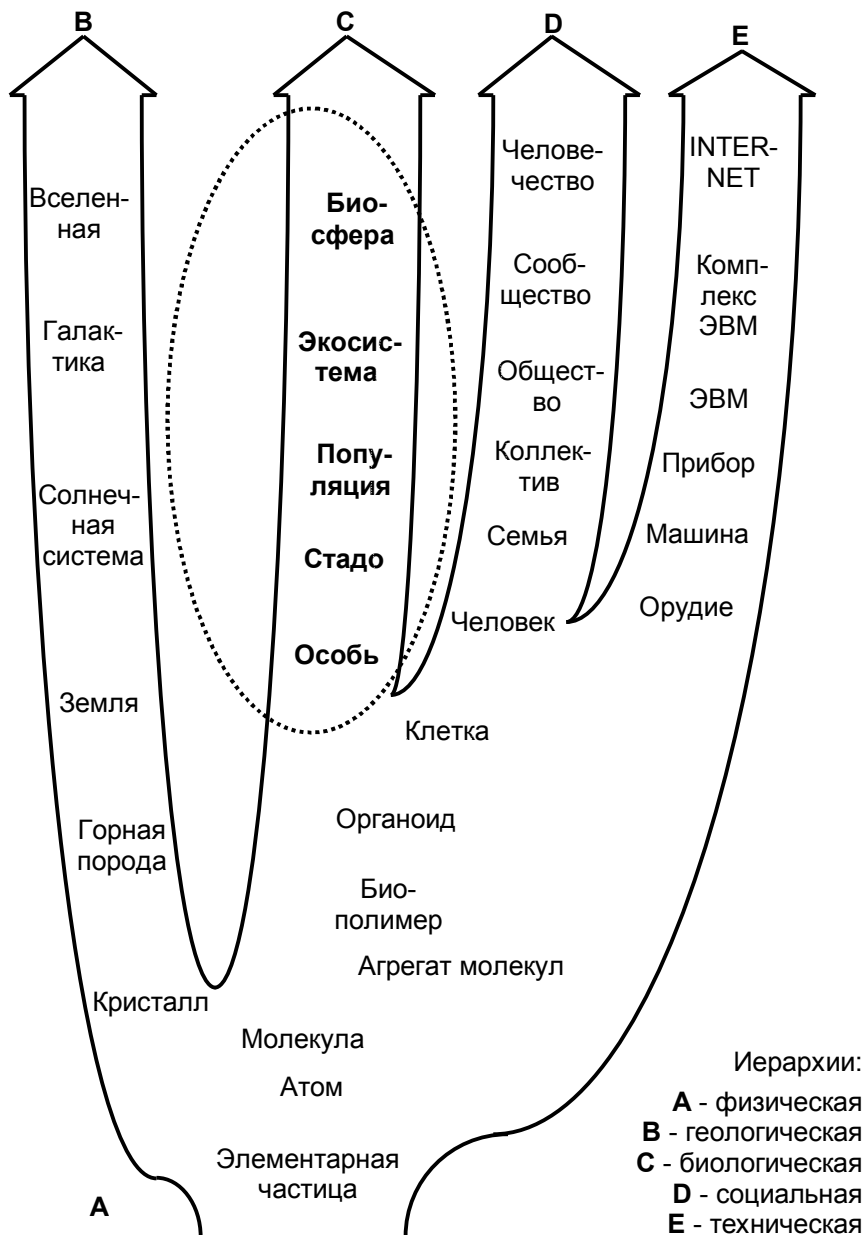


Рис. 3.2. Иерархическая организация систем (пунктиром отмечена часть биологической иерархии, исследуемая экологией)

Принцип несовместимости Лотфи Заде: чем глубже анализируется реальная сложная система, тем менее определенны наши суждения о ее поведении [Заде, 1974]. Иными словами, сложность системы и точность, с которой ее можно анализировать, связаны обратной зависимостью: "Исследователь постоянно

находится между Сциллой усложненности и Харибдой недоверности. С одной стороны, построенная им модель должна быть простой в математическом отношении, чтобы ее можно было исследовать имеющимися средствами. С другой стороны, в результате всех упрощений она не должна утратить и "рациональное зерно", существо проблемы" [Самарский, 1979, с. 28].

Принцип контринтуитивного поведения Дж. Форрестера: дать удовлетворительный прогноз поведения сложной системы на достаточно большом промежутке времени, опираясь только на собственный опыт и интуицию исследователя, практически невозможно [Форрестер, 1974]. Это связано с тем, что наша интуиция "воспитана" на общении с простыми системами, где связи элементов практически всегда удается проследить. Контринтуитивность поведения сложной системы состоит в том, что она реагирует на воздействие совсем иным образом, чем это нами интуитивно ожидалось.

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

Принцип множественности моделей В.В. Налимова: для объяснения и предсказания структуры и (или) поведения сложной системы возможно построение нескольких моделей, имеющих одинаковое право на существование [Налимов, 1971] (более подробно этот принцип обсуждается в специальном разделе 3.6). Проиллюстрируем этот принцип примерами. Первый из них заимствован из монографии **А.М. Гилярова** и демонстрирует *различие механизмов явления*, которые могут быть положены в основу построения моделей [Гиляров, 1990, с. 18]. На вопрос, почему соловей (*Luscinia luscinia*), как и большинство других насекомоядных птиц, гнездящихся в умеренной зоне, осенью улетает на юг, можно дать четыре (не исключаящих друг друга) ответа:

- потому что не способен найти зимой достаточного для своего пропитания количества насекомых (условно назовем такой ответ *экологическим*);
- потому что такие же перелеты совершали его предки или потому что миграционное поведение этих птиц есть результат заложенной в них генетической программы (*генетический* ответ);
- организм соловья реагирует на сокращение светлого времени суток рядом физиологических изменений, в результате чего возникают предмиграционное беспокойство и готовность к началу перелета (*физиолого-генетический* ответ);
- отлет соловьев в данной местности и в конкретный год начинается потому, что резкое похолодание накануне стимулировало дополнительное повышение миграционной активности (*физиолого-экологический* ответ).

Каждому из указанных механизмов можно поставить в соответствие определенную модель, и тогда один процесс (отлет соловьев на юг) будет описан несколькими моделями.

Второй и третий примеры заимствованы из работ **П.М. Брусиловского** [1985, 1987 гг.]. Динамика и прогноз среднегодовой численности водорослей *Melosira baicalensis* в оз. Байкал описываются (**различие методов моделирования**):

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

Третий пример демонстрирует **различие целей моделирования** одного и того же экологического процесса. Пусть имеет место динамика численности популяции некоторого грызуна (например, обыкновенной полевки *Microtus arvalis*). Эта динамика представляет интерес для разных специалистов, которые при построении моделей будут использовать различную информацию, как априорную, так и апостериорную:

- фундаментальные исследования академических ученых, направленные на вскрытие генетико-экологических механизмов динамики популяции (полевка - традиционный объект таких работ);
- исследования специалистов сельского хозяйства, для которых популяция грызунов является вредителем зерновых культур; с помощью моделирования необходимо предсказать вспышки численности популяции и дать рекомендации по проведению защитных мероприятий;
- исследования специалистов-гигиенистов, для которых популяция грызунов является возможным источником возникновения эпизоотий.

Таким образом, для достижения целей моделирования можно построить множество различных как по используемой информации, так и по методам построения моделей; например, имитационную [Жигальский, 1984], вербальную [Груздев, 1980; Симак, 1995], статистическую (методом главных компонент) [Ефимов, Галактионов, 1983] и др.

Принцип осуществимости Б.С. Флейшмана позволяет отличить модели сложных систем от обычных математических моделей [Флейшман, 1978, 1982]. Математические модели требуют только указания необходимых и достаточных условий существования решения (логическая непротиворечивость: *что есть на самом деле?*). Модели конструктивной математики дополнительно к этому требуют указания алгоритма нахождения данного решения (например, путем полного перебора всех возможных ситуаций: *как надо это сделать?*). Системология рассматривает только те модели, для которых алгоритм осуществим, т. е. решение

может быть найдено с заданной вероятностью p_0 за время t_0 (p_0, t_0 - осуществимость; преодоление сложности или ответ на вопрос: что мы можем сделать?). Иными словами, принцип осуществимости модели может быть сформулирован следующим образом: *мы не надеемся на везение, и у нас мало времени.*

Принцип формирования законов: постулируются осуществимые модели, а из них в виде теорем выводятся законы сложных систем. При этом законы касаются имеющих место или будущих естественных и искусственных систем. Они могут объяснить структуру и поведение первых и индуцировать построение вторых. Таким образом, **законы системологии носят дедуктивный характер, и никакие реальные явления не могут опровергнуть или подтвердить их справедливость.** Последнее утверждение следует понимать так: несоответствие между экспериментом над реальной сложной системой и законом может свидетельствовать лишь о несоответствии реальной системы тому классу осуществимых моделей, для которых выведен закон; вместе с тем, соответствие эксперимента закону никак не связано с его подтверждением (он в этом не нуждается, будучи дедуктивным) и позволяет исследователю оставаться в рамках принятых при выводе закона допущений и гипотез [Флейшман, 1982, с. 21].

Принцип рекуррентного объяснения: свойства систем данного уровня иерархической организации мира выводятся в виде теорем (объясняются), исходя из постулируемых свойств элементов этой системы (т. е. систем непосредственно нижестоящего уровня иерархии) и связей между ними. Например, для вывода свойств экосистемы (биоценоза) постулируются свойства и связи популяций, для вывода свойств популяций - свойства и связи особей и т. д.

Принцип минимаксного построения моделей: теория должна состоять из простых моделей (**min**) систем нарастающей сложности (**max**). Другими словами, формальная сложность модели (например, число описывающих ее уравнений) не должна соответствовать неформальной сложности системы (*принципы усложняющегося поведения*; раздел 3.2). Отсюда следует, что грубая модель более сложной системы (например, модель динамики биоценоза из двух взаимодействующих популяций Лотки-Вольтерры) может оказаться проще более точной модели более простой системы (например, модель энергетического баланса особи [Ханин, Дорфман, 1975]). Этот принцип рассматривается как аналог принципа "**бритвы Оккама**"¹.

¹ Принцип "**бритвы Оккама**", известный в науке так же, как принцип бережливости, принцип простоты или принцип лаконичности мышления был сформулирован в XIV в. английским философом Уильямом Оккамом в следующем виде: "*Frustra fit plura, quod fieri potest pauciora* - не следует делать посредством большего то, чего можно достичь посредством меньшего".

3.6. Объяснение и прогнозирование в экологии

Любая естественно-научная теория выполняет несколько функций, среди которых наиболее важными являются функции *объяснения* и *предсказания* наблюдаемых феноменов в исследуемом классе систем. При этом соотношение объяснения и прогнозирования при системном исследовании сложных экологических объектов практически всегда вызывает дискуссии и часто недопонимается экологами-практиками. Аналитическим моделям "приписываются" функции прогнозирования, а имитационным - объяснения. Поэтому рассмотрим вкратце функции объяснения и предсказания при анализе сложных систем.

При исследовании простых систем (например, в классической физике) функции объяснения и предсказания совмещаются в рамках одного закона. Так, одним из явлений, которые получили объяснение в законе всемирного тяготения **Исаака Ньютона**, было явление приливов и отливов на Земле, а предсказанием - анализ движения Луны, связанный с падением тел на Землю.

Для сложных свойств сложных систем нельзя ожидать аналогичного успеха: одна модель (один закон) будет не в состоянии одновременно удовлетворительно выполнять как объяснительную, так и предсказательную функцию [Флейшман, 1977, 1978, 1982; Розенберг, 1984].

Иллюстрацией данному положению может служить следующий пример.

И. Ной-Меир [Noy-Meir, 1975] построил простую аналитическую модель сезонного роста общей фитомассы растительного сообщества, используемого в качестве пастбища:

$$dy / dt = G(y) - C(y),$$

где dy / dt - скорость накопления фитомассы y ;

$G(y)$ - скорость роста этой фитомассы (описывается логистической кривой);

$C(y)$ - скорость ее поедания консументами (задается функцией с насыщением Михаэлиса - Ментен).

Таким образом, указанная модель представляет собой простое балансовое соотношение, и ее анализ позволяет объяснить ряд наблюдаемых эффектов (например, поедаемость фитомассы только до некоторых пределов, влияние плотности животных на пастбище на устойчивость рассматриваемой системы и пр.). Модель очень проста и позволяет легко проследить причинно-следственные связи элементов системы, т. е. получить удовлетворительное объяснение ее функционирования через малое число достаточно правдоподобных гипотез.

Прогностические способности модели Ной-Меира, даже при весьма точном определении ее коэффициентов (хотя среди них есть такие, подобрать к которым очень сложно: например, максимальная скорость потребления фитомассы

животными), будут низкими. Очевидность этого вытекает из факта сознательно-го упрощения данной экосистемы с тем, чтобы объяснить взаимодействие в подсистеме "растительное сообщество - травоядные животные" (не учитывается влияние на растительность факторов окружающей среды, погодных условий, хозяйственной деятельности человека и т. д.). Учет новых факторов значительно усложнит модель и переведет ее в ранг имитации (в частности, имитационная модель растительности, используемой под пастбище, была предложена **Дэвидом Гудолом** в 1967 г.). Такая модель обладает хорошей прогностической способностью, но по ней сложно (или даже невозможно) проследить причинно-следственные связи с целью их объяснения в силу сложности самой модели.

Рассмотрим теперь логическую структуру научного объяснения и предсказания. Процесс объяснения заключается в том, что некоторые явления или свойства сложных систем (известные или вновь открытые) пытаются подвести под заранее установленные и принятые в данной теории законы и гипотезы (**дедуктивное объяснение**). Если это не удастся, то необходимо либо дополнять существующую теорию новым законом или гипотезой, либо отказаться от этой теории и строить другую. Кроме дедуктивного объяснения, выделяют методы **индуктивного объяснения**, связанные с выдвижением статистических гипотез и с получением статистических описаний для объясняемого явления. В этот класс следует отнести методы экстраполяции, адаптивных оценок и аналогий. Каждый из указанных подходов имеет свои субъективные особенности. Так, например, главным моментом при использовании метода аналогий выступает сам подбор объекта-аналога (сходная или близкая структурно-функциональная организация объекта и, соответственно, сходная реакция на внешние воздействия; в частности, **Ю.З. Кулагин** предлагал приравнивать сольфатарные поля вулканов к промышленным площадкам, каменные горные крутосклоны и осыпи - к отвалам горно-рудной промышленности и пр.) [Кулагин, 1974]. Таким образом, объяснение по аналогии рассматривается как вероятностное, что и определяет его принадлежность классу индуктивных объяснений.

Методы предсказания также делятся на **дедуктивные** (в количественном прогнозировании это имитационные модели) и **индуктивные** (классический регрессионный анализ и методы самоорганизации; подробнее см. [Розенберг, 1984]). Было также показано сходство структур процессов объяснения и предсказания (как дедуктивных, так и индуктивных). Различия данных процессов заключаются в том, что предсказание имеет "положительную" направленность во времени (относится к настоящему или будущему), а объяснение - "отрицательную" (к настоящему или прошлому). Так, если мы находимся на средней стадии сукцессии растительности, то можем объяснить, как указанный процесс происходил в прошлом, и предсказать его пути в будущем, используя соответст-

вующие модели динамики растительных сообществ. Отсюда следует, что объяснение сопряжено с логическим анализом уже накопленного эмпирического материала, в то время как предсказание зависит не только от логических (или иных) процедур прогнозирования, но и от способов получения новой эмпирической информации.

Разделение функций объяснения и прогнозирования для сложных систем в рамках, как минимум, двух моделей сводит на нет всю дискуссию о примате простоты или сложности в экологии. Для объяснения необходимы простые модели, и здесь, по меткому выражению **У. Росс Эшби**, "в будущем теоретик систем должен стать экспертом по упрощению" [Эшби, 1962, с. 177]. Что касается экологического прогнозирования, то "сложность модели для сложных объектов принципиально необходима" [Ивахненко и др., 1980, с. 6].

3.7. О редукционизме и холистизме в экологии

Успехи современной физики повлекли за собой не только проникновение в биологию физико-химических методов исследования объектов различных уровней биологической иерархии, но и определенное "навязывание" физического "образа мышления" при постановке и решении различных биологических задач. При этом забывалось, что физический научный метод (наблюдение, размышление и опыт) применялся к анализу *простых свойств* исследуемых систем: "физик вынужден сильнее ограничивать свой предмет, довольствуясь изображением наиболее простых, доступных нашему опыту явлений, тогда как все сложные явления не могут быть воссозданы человеческим умом с той точностью и последовательностью, которые необходимы физическому-теоретику. Высшая аккуратность, ясность и уверенность - за счет полноты" [Эйнштейн, 1965, с. 9].

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

- молекулярно-биологический (принцип исследования, состоящий в сведении сложного к совокупности или сумме его частей, при изучении которых получают сведения и о свойствах исходного целого);
- иерархический (возможность интерпретации явлений высших уровней биологической иерархии на языке молекулярных моделей);
- эволюционный (сведение всей социальной эволюции к биологической).

Оптимизм физиков в объяснении экологических (надорганизменных) феноменов связан с первым и вторым типами редукционизма. При этом сторонники

редукционизма оказываются более воинствующими, чем системологи (см., например, [Бучаченко, 2014]), и не приемлют иных точек зрения (Любищев говорит даже об "ультраредукционистском энтузиазме").

Спокойный и трезвый обзор соотношения редукционизма и холистизма можно найти в целом ряде работ (например, [Любищев, 1977; Мейен, 1978; Борзенков, 1982]). При этом авторы сходятся в том, что необходимо "ясно сформулировать основные принципы такого подхода, который бы включал редукцию как рабочий метод, но не включал редукционизм как систему постулатов, не повторял увлечений редукционизма, но и не уступал ему по продуктивности" [Мейен, 1978, с. 164]. Действительно, редукция в том или ином виде неизбежно присутствует в любом экологическом исследовании (хотя бы в принятии иерархической организации мира). И это справедливо подчеркивает Ю. Одум: "И холистический, и редукционистский подходы следует использовать в равной мере, не противопоставляя их друг другу... Экология стремится к синтезу, а не к разделению" [1986, с. 18].

В данной ситуации необходимо четко представлять, что **редукция как метод применима для анализа простых свойств и простых, и сложных систем.** Однако степень экстраполяции полученного при такой редукции знания будет определяться естественной типологией исследованных объектов (в экологии - экосистем), а это уже сложная целостная характеристика.

С данной позиции легко схематично представить процесс смены основных парадигм в познании сложного мира (табл. 3.2).

Таблица 3.2

Парадигмы познания мира

Парадигмы	Познавательные установки		
	Редукция	Наличие целей	Эксперимент
"Наивная" системология	-	+	-
Физикализм	+	-	+
Системология	-	+	-, +

- **"Наивная" системология** философов Древней Греции. Редукционизм как методология и редукция как метод отвергались, у каждого объекта предполагалось наличие целей ("Камень падает на землю, потому что он хочет вернуться в исходную точку", - полагал **Аристотель**), мир изучался путем "лицезрения", наблюдений.

- **Физикализм** (естественно-научный метод познания **Галилео Галилея**). Основа познания - редукционизм ("Кусок льда обладает теми же свойствами, что и огромный айсберг"), отсутствие целей у объектов ("Природа не злонамеренна" - **И. Ньютон**), активное экспериментальное подтверждение истины ("Критерий истины - в практике", - говорил **В.И. Ленин**).

- **Системология.** Вновь отказ от методологии редукционизма (с возможностью использования методов редукции для исследования простых свойств сложных систем), обязательность механизмов принятия решений (наличие целей; *принципы усложняющегося поведения*, раздел 3.2), замена натуральных экспериментов на машинные, имитационные (в силу наличия сложных систем, над которыми невозможно проведение экспериментов в естественно-научном понимании - биосфера в целом, крупные биомы (тундра, тайга, бразильская сельва [влажный тропический лес]), уникальные экосистемы [оз. Байкал, плато Укок, Самарская лука и пр.]).

Повторим:

1. Что такое "система", "сложная система", "простые и сложные свойства сложных систем"?
2. Роль принципов системологии в экологической теории.
3. С именами каких выдающихся ученых связано формирование современной системологии (за рубежом и у нас в стране)?

Темы для дискуссий

- Системный подход в экологии - миф или реальность?
- Так что же все-таки считать "основным объектом экологии"?
- Объяснение и предсказание - два основных свойства теории сложных систем (с примерами из экологии).

4. СИСТЕМА КОНЦЕПЦИЙ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ (лекция № 5)

Любая теория развивается из потребностей практики (понимаемой, естественно, в широком, а не в утилитарном смысле). Экология не является в этом отношении исключением. Правда, и сегодня к проблемам построения теоретической экологии можно отнести слова тридцатилетней давности: "В современной биологии царит "культ фактов" и "чистый" теоретик выглядит белой вороной. На него смотрят в лучшем случае как на бездельника, а в худшем - как на жулика. Поэтому у нас большинство теоретических работ "внеплановые" и представляют нечто среднее между общественной работой и хобби, так как ими приходится заниматься лишь в свободное время. Отсюда и отношение к теоретической работе, как к чемодану без ручки: нести трудно, а бросить жалко" [Геодакян, 1972, с. 115].

В некоторых разделах экологии (в частности, в фитоценологии) теоретические разработки стали более привычными и даже оформились в целый ряд монографических исследований и дискуссионных статей. Однако практически во всех этих работах теоретическая геоботаника (в широком смысле слова - теоретическая экология) понимается весьма односторонне (концептуально-теоретически; дискуссия идет вокруг основных понятий и терминов) и в таком виде не может претендовать на роль действительно научной дисциплины, способной обобщить содержание отдельных разделов с тем, чтобы эмпирически найденные для них закономерности получили дедуктивное обоснование и логически выводились из основных концепций и постулатов, заложенных в основу теории.

Заметим, что и в экологических работах самого высокого уровня также появилась и даже устоялась научная терминология (например, *принципы Гаузе*, *принцип Олли*, *принцип "плотной упаковки"*, *индивидуалистическая гипотеза*, *законы Либиха и Шелфорда* и др.). Так, **Ю. Одум** в "Основах экологии" 1975 г. каждую главу старался назвать, используя понятие "концепция"; **Р. Уиттекер** в работе 1980 г. широко оперировал понятиями "принцип", "концепция", "закон", "правило"; **В.Д. Федоров** и **Т.Г. Гильманов** в исследовании 1980 г. - терминами "модель", "уравнение", "закон", "принцип".

В 1990 г. вышли в свет два объемных "Словаря" Дедю и Реймерса, так или иначе отражающих современное (на тот момент времени)¹ состояние "экологической терминологии" и содержащих в себе попытку *создания экологической аксиоматики*², хотя "это еще не очень близко к аксиоматике, но на верном пути к ней" [Дедю, 1990, с. 6]. В дальнейшем процесс "словаризации" экологии (включая природопользование и охрану природы) пошел более активно, свидетельством чему является приведенный далее список только отечественных изданий.

- Англо-русский экологический словарь / English-Russian Ecological Dictionary / Г.Н. Акжигитов, И.И. Мазур, Г.Я. Маттис [и др.]. М. : Рус. яз., 2001. 608 с.
- Блинов Л.Н.** Химико-экологический словарь-справочник. СПб. : Лань, 2002. 272 с.
- Борейко В.Е., Морохин Н.В.** Словарь по гуманитарной экологии. Киев : Киев. экол.-культ. центр, 2001. 94 с. (Природоохранная пропаганда. Вып. 17).
- Володин В.А., Ананьева Е.Г., Вильчек Г.Е.** Энциклопедия для детей. Т. 19: Экология / гл. ред. М. Аксенова. М. : Аванта + : Астрель, 2008. 448 с.
- Вронский В.А.** Экология и окружающая среда : словарь-справочник. Ростов н/Д. : ИКЦ "МарТ", 2008. 432 с. (2-е изд. 2011).
- Вронский В.А.** Экология: словарь-справочник. Ростов н/Д. : Феникс, 1997. 576 с. (2-е изд. 2002).
- Гейвандов Э.А.** Экология: словарь-справочник для школьников и студентов : в 2 т. М. : Культура и традиции, 2002. Т. 1. С. 1-384 ; Т. 2. С. 385-798.
- Зданович В.В., Криксунов Е.А.** Гидробиология и общая экология : словарь терминов. М. : Дрофа, 2004. 192 с.
- Коваленко Е.Г.** Англо-русский экологический словарь / English-Russian Ecological Dictionary. М. : ЭТС, 2001. 784 с.
- Миркин Б.Н., Наумова Л.Г.** Популярный экологический словарь. М. : Устойчивый мир, 1999. 304 с. (2-е изд. М. : Тайдекс Ко, 2003. 384 с.).
- Мультимедийный словарь по экологии (+ CD-ROM) / Д. Фаис [и др.]. М. : Наука, 2007. 184 с.
- Окружающая среда: Энциклопедический словарь-справочник : пер. с нем. М. : Прогресс : Пангея, 1993. 640 с.
- Панов Е., Смирнов Н., Михеев В.** Словарь по экологии, этологии и охотоведению. Русско-английский и англо-русский / Dictionary of ecology, ethology, and hunting. Russian-English, English-Russian. М. : Либроком, 2014. 416 с. (Этология и зоопсихология).

¹ К этому моменту уже имелись словари с экологической терминологией [Реймерс, Яблоков, 1982; Миркин, Розенберг, 1983; Быков, 1988; Реймерс, 1988; Миркин и др., 1989].

² По-видимому, прав **Н.Ф. Реймерс**, указывая что "экологическая аксиоматика" есть все же "фигуральное выражение, т. к. это не аксиомы, не требующие доказательств, а теоремы, которые могут быть доказаны исходя из современных научных данных" [Реймерс, 1990, с. 17].

- Панькова В.Н.** Экология и природопользование : словарь-справочник. Новосибирск : Сиб. соглашение, 2000. 212 с.
- Прозоров Л.Л.** Геоэкология : энцикл. словарь. М. : Науч. мир, 2008. 396 с. (2-е изд. 2012. 468 с.).
- Протасов В.Ф., Молчанов А.В.** Словарь экологических терминов и понятий. М. : Финансы и статистика, 1997. 160 с.
- Реймерс Н.Ф.** Охрана природы и окружающей человека среды : словарь-справочник. М. : Просвещение, 1992. 319 с.
- Реймерс Н.Ф.** Популярный биологический словарь / отв. ред. А.В. Яблоков. М. : Наука, 1991. 539 с.
- Розанов Л.Л.** Экология - География: словарь-справочник. 9-11 классы. М. : ЭНАС, 2002. 88 с. (Школьная б-чка).
- Синельникова Г.Д.** Краткий экологический словарь-справочник. Севастополь : Сонат, 2009. 220 с.
- Словарь-справочник по экологии / К.М. Сытник [и др.]. Киев : Наукова думка, 1994. 666 с.
- Снакин В.В.** Экология и охрана природы: словарь-справочник / под ред. акад. А.Л. Яншина. М. : Академия, 2000. 384 с.
- Снакин В.В.** Экология и природопользование в России : энцикл. словарь. М. : Academia, 2008. 816 с.
- Толковый словарь по охране природы / В.В. Снакин, Ю.Г. Пузаченко, С.В. Макаров [и др.]. М. : Экология, 1995. 191 с.
- Трофимова В.Л.** Природопользование: толковый словарь. М. : Финансы и статистика, 2002. 183 с.
- Хрибар С.Ф., Захарова О.А.** Природа, культура, этнос : краткий гуманитар.-экол. словарь. М. : Лесная страна, 2008. 60 с.
- Экологический словарь / С. Делятицкий [и др.]. М. : Конкорд Лтд, 1993. 208 с.
- Экологический словарь-справочник : учеб. пособие / под ред. Р.Г. Шарафиева, В.В. Ерофеева. Челябинск ; Уфа : РАЕН, 2011. 399 с
- Экологический энциклопедический словарь / пред. ред. кол. В.И. Данилов-Данильян. М. : Ноосфера, 2002. 930 с.
- Экология : юрид. энцикл. словарь. М. : НОРМА, 2001. 448 с.
- Экология и охрана окружающей среды : толковый терминолог. словарь / С.М. Вишнякова [и др.]. М. : Всемирный следопыт, 1998. 480 с.
- Экология человека : словарь-справочник / Н.А. Агаджанян, И.Б. Ушаков, В.И. Торшин [и др.] ; под ред. Н.А. Агаджаняна. М. : ММП "Экоцентр": КРУЕС, 1997. 208 с.
- Экология: юридический энциклопедический словарь / С.А. Боголюбов, Е.А. Галиновская, В.Г. Емельянова [и др.]. М. : Норма, 2000. 442 с.

4.1. Некоторые определения основных понятий В ЭКОЛОГИИ

Именно потому, что создание теоретической экологии находится в начале пути, важно выбрать правильное направление движения и решить ряд общеметодологических задач теоретического оформления экологических знаний. Прежде чем наводить порядок в теоретико-терминологической путанице, примем вслед за Большой советской энциклопедией (3-е изд.) ряд определений основных понятий. На рис. 4.1 показано "соподчинение" основных понятий, которые призваны описать "ядро теории", или ее центральное понятийное звено.

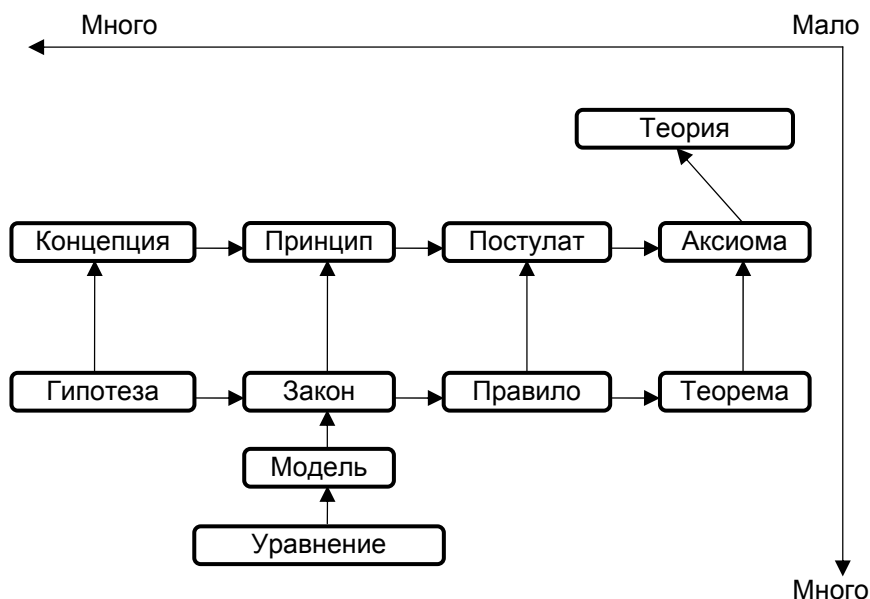


Рис. 4.1. Схема соподчинения основных теоретических терминов

Горизонтальные связи на приведенной схеме указывают направление возрастания истинности тех или иных положений теории, вертикальные - возрастание важности, главенства этих положений. Координатные оси указывают количественное соотношение различных понятий (очевидно, что частных уравнений будет значительно больше, чем основополагающих принципов, а гипотез - больше, чем теорем).

АКСИОМА - положение определенной теории, которое при ее дедуктивном построении этой теории не доказывается в ней, а принимается за исходное.

Обычно в качестве аксиом выбираются те предложения рассматриваемой теории, которые являются заведомо истинными или в рамках этой теории считаются таковыми.

ГИПОТЕЗА - предположение; то, что лежит в основе - причина или сущность. Гипотеза - выраженное в форме суждения (или системы суждений) предположение или предугадывание чего-либо. Гипотезы создаются по правилу: "То, что мы хотим объяснить, аналогично тому, что мы уже знаем". Естественно, что гипотеза должна быть проверяемой.

ЗАКОН - необходимое, существенное, устойчивое и повторяющееся отношение между явлениями. Заметим, что не всякая связь есть закон (связь может быть случайной и необходимой); **закон - необходимая связь**. Различают законы **функционирования** (связь в пространстве, структура системы) и **законы развития** (связь во времени), **динамические** (детерминированные) и законы **статические**. Одни законы выражают строгую количественную зависимость между явлениями и фиксируются с помощью математических формализмов, уравнений (закон всемирного тяготения), другие - не поддаются строгой математической записи (**закон биогенной миграции атомов Вернадского** или **закон естественного отбора Дарвина**). **А.А. Любищев** вообще считает законы в качественной форме не строго научными, а **преднаучными законами**, которые надлежит еще только открыть в будущем [Любищев, 1991].

КОНЦЕПЦИЯ - определенный способ понимания, трактовки какого-либо явления, процесса; **основная точка зрения на предмет**.

МОДЕЛЬ (в широком понимании) - образ или прообраз какой-либо системы объектов, используемый при определенных условиях в качестве ее заместителя или представителя.

ПОСТУЛАТ - предложение (правило), в силу каких-либо соображений принимаемое без доказательства, но с обоснованием, которое служит в пользу его принятия. Постулат, принимаемый как истина, - это аксиома, в противном случае требуется его доказуемость в дальнейшем. Любищев понимает постулат как нечто промежуточное между аксиомой и теоремой, а различие между постулатами и законами он видит в неоспоримом эмпирическом происхождении законов и скрытом эмпиризме постулатов [Любищев, 1991].

ПРАВИЛО - предложение, выражающее при определенных условиях разрешение или требование совершить некоторое действие или воздержаться от этого; классическим примером могут служить правила грамматики.

ПРИНЦИП - основное исходное положение какой-либо теории ("**главный**" закон).

ТЕОРЕМА - предложение некоторой дедуктивно построенной теории, ус-танавливаемое при помощи доказательства на базе системы аксиом этой теории. В формулировке теоремы различают два "блока" - условие и заключение (любая теорема может быть приведена к виду: "если..., то...").

ТЕОРИЯ (в широком понимании) - комплекс взглядов, представлений, идей, направленных на истолкование и объяснение какого-либо явления. Теория (в более узком и специальном смысле) - **высшая форма организации научного знания**. По своему строению теория представляет внутренне дифференцированную, но целостную систему знания, характеризующуюся логической зависимостью одних элементов от других, выводимостью ее содержания из некоторой совокупности утверждений и понятий (аксиом) по определенным правилам и принципам. По определению **В.В. Налимова**, теория - это логическое построение, которое позволяет описать явление существенно короче, чем это удастся при непосредственном наблюдении [Налимов, 1979].

УРАВНЕНИЕ - аналитическая запись задачи о разыскании значений аргументов, при которых значения двух данных функций равны. В другом смысле, например, используются химические уравнения для изображения химических реакций. Но и в том и в другом случае подразумевается использование законов сохранения (массы, энергии, числа частиц и т. п.). **Л.Г. Раменский** отмечал: "Теоретической задачей экологии является изыскание общезначимых количественных закономерностей в связях организмов и их группировок (ценозов) со средой (экологические оптимумы, факторы разной биологической значимости, средообразующая способность различных растений и т. д.)" [Раменский, 1934, с. 69].

4.2. Сравнительный анализ теоретических понятий

Любой хороший словарь выполняет несколько функций. Он должен выступать не столько *источником знаний*, сколько более или менее *практичным путеводителем*, ориентиром для поиска этих знаний. Но ни одну страну или город нельзя узнать по путеводителю (хотя без него порой и не обойтись), а экологию - тем более; необходимо окунуться в атмосферу ее "площадей и переулков", углубиться в подлинные источники знания. Любой словарь, как бы хорош он ни был, не решает этой задачи, а может лишь *отчасти способствовать* ее решению. Таким образом, тому, кто по-

желает приобщиться к экологии с помощью того или иного словаря, можно надеяться на успех, но следует отдавать себе отчет в том, что придется воспринять именно то видение экологии, какое присуще автору (в лучшем случае - коллективу авторов).

Нормативная составляющая большинства из представленных словарей не высока, так как создание такого словаря при неустоявшейся терминологии - дело чрезвычайно сложное (в отличие, правда, от словаря **Н.Ф. Реймерса** 1990 г., который в большей степени толковый, так как в нем многие термины имеют по несколько толкований). Продemonстрируем это (табл. 4.1) на примере теоретических конструкций, которые могут войти в ядро создаваемой теоретической экологии [Розенберг, 2013].

Легко убедиться, что в экологии за последние 30 лет научная терминология так и не устоялась: после бума законотворческой деятельности в работах 1990 г. (в известной степени, искусственного: "Мы обязаны ликвидировать отставание от наших соседей-физиков, аксиоматика которых столь стройна и изящна. Другой альтернативы у нас просто нет" [Дедю, 1990, с. 6]) наблюдается заметный спад. В процентном отношении это полный возврат к словарю **Б.А. Быкова**, в котором обсуждались лишь *уравнения Лотки-Вольтерры, принцип конкурентного исключения Гаузе* и четыре закона (*биогенного потока энергии, минимума Либиха, экологической аккумуляции энергии и предвращения Алехина*). У **В.В. Снакина** (в порядке убывания) наиболее значимы принципы, правила и законы (хотя, по определению, принципов не должно быть больше законов, так как они - "главные" законы). Если поименно сравнить списки принципов и законов у Н.Ф. Реймерса (всего 93) и у В.В. Снакина (22), то сходство, оцененное *коэффициентом Сьёренсена*, будет лишь 0,10 (из экзотических для собственно экологии Снакин включил в свой перечень *принцип Бергаланфи* (эмерджентности), *закон Кориолиса, закон Пастера-Кюри*); среди правил сходство выше - 0,3. Гипотез и концепций у Реймерса нет, а вот теории - не совпали (у Реймерса - *теория систем*, а у Снакина - *теория эволюции*). Такого рода сравнения можно провести и с другими словарями: нам представляется, что результат будет примерно таким же. Это свидетельствует о том, что пришло время экологическому сообществу договориться все-таки о некоем нормативно-едином языке, иначе мы можем уподобиться строителям (разрушителям?) Вавилонской башни... Иными словами, создание близкого к идеалу (точнее, устраивавшего максимальное число исследователей и специалистов) нормативно-информационного "Экологического словаря" - это пока еще дело будущего.

Таблица 4.1

Распределение основных теоретических конструкций

Теоретические конструкции	Словари экологической направленности					
	[Быков, 1988]	[Реймерс, 1990]	[Дедю, 1990]	[Розенберг, 1991]*	[Экологический энциклопедический..., 2002]	[Снакин, 2008]
Общее количество терминов	1500	5000	8000		9000	12 000
Аксиомы	-	2	2	4	-	-
Гипотезы	-	-	3	39	1	1
Законы	4	67	72	22	5	10
Концепции	-	-	13	12	3	1
Модели	-	1	4	28	-	-
Постулаты	-	-	1	6	-	-
Правила	-	29	53	26	8	11
Принципы	1	26	46	19	11	12
Теоремы	-	1	8	1	-	-
Теории	-	1	17	1	-	1
Уравнения	1	2	19	4**	-	-
Всего	6	129	238	152	28	36

* Не словарь, а статья, построенная на теоретических конструкциях.

** Лишь "именные" уравнения (например, *уравнение Ивлева*) плюс огромное множество уравнений математической экологии.

Итак, в рассматриваемых словарях представлено почти 340 различных понятий, претендующих на роль ядра создаваемой экологической теории. Правда, среди них достаточно много понятий, которые играют важную роль в смежных научных дисциплинах (например, *периодический закон Менделеева*, *второй закон термодинамики* или *закон Харди-Вейнберга*) и которые даже с большой натяжкой нельзя отнести к экологическим законам. Если ограничиться объемом *классической экологии*, то список законов, принципов и правил можно сократить примерно до 100-120 наименований. Вот среди этих основных понятий и проследим их взаимосвязи в рамках схемы (см. рис. 4.1).

4.3. Структура ядра теории (система концепций)

Соподчинение основных элементов, которые могут быть положены в фундамент теоретической экологии и которые объединены в *12 основных концепций* современной экологии [Розенберг, 1992: Розенберг и др., 1999], показаны на схемах перед подробным комментарием каждой из них.

Естественно, что представленные схемы не охватывают всего многообразия этих элементов - особенно это касается разделов математической экологии, где число построенных и проанализированных моделей и разного рода уравнений огромно. Можно также заметить, что до построения аксиоматической теории экологии "дистанция огромного размера".

Несколько лучше обстоит дело с "законами", хотя и здесь доля строгих, математически формализованных положений чрезвычайно мала. Большая часть законов носит характер пожеланий и вполне соответствует представлениям **У. Росс Эшби** [1960, с. 60] о том, что "бывают теории различного типа. На одном конце ряда находится теория тяготения Ньютона - она одновременно проста, точна и строго верна. Когда возможно такое сочетание, это поистине удача для науки! На другом конце находится теория Дарвина - она не так проста, почти не обладает количественной точностью и верна лишь в известном приближении".

Нетрудно заметить, что среди схем преобладают гипотезы, что более соответствует современному состоянию экологического знания. Причем в ряд гипотез перешли не только некоторые законы **Н.Ф. Реймерса** и **И.И. Дедю**, но и принципы и даже теории. Действительно, *гипотеза экологического дублирования*, которая у Дедю значится как *принцип дублирования экологического*, даже по своему определению не может быть отнесена к разряду не только принципов, но и законов: "При экологическом дублировании исчезнувший или уничтоженный вид, как *правило* (выделено нами. - *Ремарка наша*), заменяется функционально близким". Данный эффект не является устойчиво повторяющимся и необходимым. Скорее, это предпосылка (гипотеза) для *правила обязательности заполнения экологических ниш*, причем, в растительных сообществах при "разрыве ткани взаимоотношений" [Миркин, 1985; Миркин, Наумова, 1998, 2012] замена видов будет идти с учетом их типа эколого-ценотических стратегий: от рудералов к пациентам и виолентам (или чаще ко вторичным смешанным стратегиям), что также заставляет рассматривать экологическое дублирование лишь как гипотезу.

Несколько лучше обстоит дело с концепциями экологии, что позволило упорядочить их вдоль своеобразного градиента от популяции до биосферы. Правда, одни концепции общеприняты (например, *концепция биосферы* или *концепция экосистемы*), другие продолжают активно дискутироваться (например, *концепция континуума* или *концепция сетчатой эволюции сообщества*).

Таким образом, проведенное упорядочение собственно эколого-теоретической терминологии сохранило лишь одну треть законов, половину принципов и две трети правил из тех, что рассматривались в словарях **Н.Ф. Реймерса** и **И.И. Дедю**, наиболее нагруженных теоретическими конструкциями,

если судить по табл. 4.1. Вместе с тем, предложенные схемы (*система концепций*) - своего рода гомологические ряды [Розенберг, 2000, 2012] - позволяют определить слабые места в строящемся здании теоретической экологии, что дает возможность продолжить работы по созданию и совершенствованию структуры теоретической экологии.

Завершим раздел-лекцию двумя цитатами:

- "Простая истина состоит в том, что ни измерение, ни эксперимент, ни наблюдение невозможны без соответствующей теоретической схемы" [Kothari, 1975, p. 5]¹;
- "Столкновение теорий - не бедствие, а благо, ибо открывает новые перспективы" [Whitehead, 1967, p. 186]².

Повторим:

1. Что считать "теоретическими конструкциями современной экологии" (ядром теории, центральным понятийным звеном)?
2. Каких теоретических конструкций должно быть больше, а каких меньше?
3. Можно ли говорить о гомологичности схемы на рис. 4.1?

Темы для дискуссий

- Поэма А. Блока "Двенадцать" и 12 основных концепций современной экологии: насколько это революционно?
- Теория и ее составные части: "основание", "ядро" и "вершина" - экологические интерпретации.
- Насколько схема соподчинения основных теоретических терминов (рис. 4.1) полна?

¹ **Даулат Сингх Котари** (Daulat Singh Kothari; 1906 - 1993) - индийский физик, астрофизик, философ, президент Индийской национальной академии наук, иностранный член АН СССР и РАН.

² **Альфред Норт Уайтхед** (Alfred North Whitehead; 1861 - 1947) - британский математик, логик, философ.

5. ОСНОВНЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ КОНСТРУКЦИИ СОВРЕМЕННОЙ ЭКОЛОГИИ

5.1. Факториальная экология (лекция № 6)

Вся история становления экологии (см. гл. 2) свидетельствует о важности и постоянном интересе исследователей к оценке воздействия среды на биоценологические компоненты экосистем. Следует заметить, что полная оценка взаимодействия отдельных параметров биоценоза со средой должна учитывать как соответствие, так и несоответствие между ними. Нельзя трактовать эти отношения как односторонние причинно-следственные зависимости (последние могут наблюдаться лишь в экстремальных условиях). Прежде чем перейти к рассмотрению основных теоретических конструкций (рис. 5.1), в рамках факториальной экологии дадим некоторые определения.

Местообитание (англ. *habitat*) - среда жизни биоценоза, сравнительно однородная, пространственно ограниченная совокупность абиотических и биотических факторов среды.

Экологический фактор - это любой элемент или условие среды, оказывающее влияние на живые организмы, на которые последние реагируют приспособительными реакциями (за пределами этих реакций лежат *летальные значения фактора*).

Совокупность абиотических факторов условно подразделяют:

- **на косвенные** (более или менее *внешние* по отношению к экосистеме, иногда называемые "*энтопия*"; например, географическая широта и удаленность от океана, местоположение экосистемы в рельефе, характеристики геологических пород, уровня грунтовых вод и пр.);
- **прямые** (*внутренние*, или **эктопы** - воздушный, водный, температурно-радиационный режимы, режим минерального питания, факторы хозяйственной деятельности человека и пр.).

Косвенные факторы действуют на компоненты экосистем опосредованно через прямые факторы. Например, с подъемом в горы изменяются гранулометрический состав почв (воздействие через режим увлажнения) и климат (количество осадков, температурный режим).



Рис. 5.1. Факториальная экология

Совокупность биотических факторов разделяют на комплекс собственно:

- *биотических факторов* (непосредственное взаимодействие компонентов биоценоза - конкуренция, хищничество, паразитизм и пр.);

- *биоценогенных факторов* (порожденных процессами жизнедеятельности организмов, переводящих экотоп в *биотоп*).

Примером отрицательного воздействия биоценологических факторов может служить влияние деревьев-доминантов на виды мохового и травяного ярусов за счет уменьшения под пологом деревьев освещенности, повышения влажности, обеднения почв (при разложении опада вследствие образования кислот, способствующих вымыванию питательных веществ в глубь почвенного слоя, и пр.).

Кроме того, в *совокупности экологических факторов* различают:

- *ведущие факторы* (они же чаще всего оказываются и *лимитирующими факторами*; например, увлажнение почвы в пустынных экосистемах);

- *второстепенные*;

- **природные;**

- **антропогенные факторы** (например, гидробиоценозы водохранилища формируются как климатическими факторами, так и режимом "наполнения - спуска" водохранилища в тех или иных целях).

По каналам влияния различают:

- **эдафические** (греч. *edaphos* - земля, почва), почвенные условия, которые влияют на жизнь и распространение живых организмов);

- **климатические условия;**

- **биотические факторы** и др.

Роль продуктов метаболизма как дополнительных субстратов, ингибиторов или стимуляторов роста широко известна в экологической литературе и получила название **аллелохимических взаимодействий**; в отношении водных экосистем, сообществ микроорганизмов, растений значимы работы **С.С. Шварца**, **К.М. Хайлова**, **А. Фредриксона** [Arnold G. Fredrickson], **Н.С. Аброева**, **С.А. Остроумова** и др., для наземных экосистем и растительных сообществ - исследования **Г. Молиша** [Hans Molisch], **Г. Грюммера** [Gerhard Grümmer], **Э. Райса** [Elroy Leon Rice], **А.М. Гродзинского**, **Н.М. Матвеева** и др. (в этом случае используется даже специальный термин - **аллелопатия**).

Классическим примером аллелопатии в растительных сообществах может служить сукцессия специфического типа растительности - **калифорнийского чапаралья** (кустарниковая жизненная форма из шалфея белолистного (*Salvia leucophylla*), чамисо (*Adenostoma fasciculatum*, вечнозеленого кустарника семейства розовых [Rosaceae]), толокнянки (лат. *Arctostaphylos* - род небольших кустарников семейства вересковых [Ericaceae]) и видов лугового сообщества). Вокруг многих кустарников шалфея существуют широкие кольца до 2 - 3 м, где не растет трава из-за накопления в почве токсинов (терпенов - главным образом, камфары и цинеоля). Примерно раз в 12 - 15 лет чапараль выгорает, пожар разрушает терпены и весь участок вновь захватывается луговой растительностью. Однако с появлением кустарников "пролысины" восстанавливаются. Комментируя это явление, **Т.А. Работнов** делает предположение о возможности "объяснить наблюдающееся распределение растительности конкуренцией за воду. <...> Тем не менее нет основания отрицать возможность аллелопатического эффекта шалфея на однолетники. Необходимо лишь подчеркнуть, что аллелопатическое воздействие оказывает местное растение (шалфей белолистный) на эволюционно несопряженные с ним, занесенные в Калифорнию из Западной Европы однолетние растения" [Работнов, 1983, с. 84]. К этому добавим, что в последние годы получено достаточно много данных о роли аллелопатии, особенно в агроэкосистемах.

Совокупность закономерно связанных экологических факторов среды, контролирующих распределение тех или иных компонентов биоценоза экосистемы, называют **комплексным градиентом** (англ. *complex gradient*). По-видимому, комплексные градиенты - наиболее распространенный вариант ведущих факторов. Примерами комплексных градиентов являются высота над уровнем моря (сопряженное изменение температуры, увлажнения и пр.) и пастбищная дигрессия (на влажных почвах в степных районах повышение интенсивности выпаса вызывает уплотнение и засоление почвы за счет усиления капиллярного подъема воды, несущей соли к поверхности почвы).

Интересную модель комплексного градиента конкуренции для растений предложил Д. **Тильман** [Tilman, 1982, 1988]. Все типы конкуренции он сводит к одному комплексному градиенту, вдоль которого с обратной зависимостью изменяется обеспеченность растений светом и почвенными факторами (влажностью и элементами питания). При этом на богатых почвах формируются сомкнутые растительные сообщества с высокой плотностью ценопопуляций, и чем богаче почвы, тем острее конкуренция за свет; на бедных почвах (сухих или засоленных) формируются разомкнутые фитоценозы и растения конкурируют не за свет, а за почвенные ресурсы (см. схему на рис. 5.2).

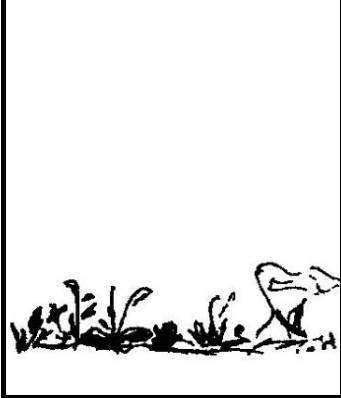

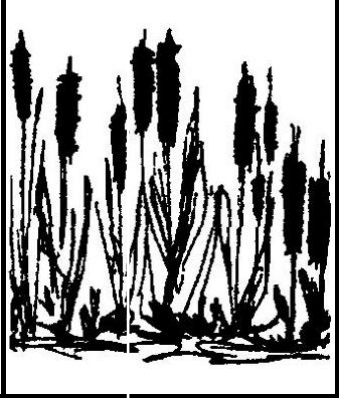
А	В	С
Конкуренция за ресурсы почвы	Конкуренция за свет и ресурсы почвы	Конкуренция за свет
		
Бедные почвы		Богатые почвы
Высокая освещенность		Низкая освещенность

Рис. 5.2. Схема конкуренции растений за свет и почвенные ресурсы

Примером варианта С могут служить гигантские (высотой до 4 м) заросли тростника (*Phragmites australis*) на плавнях в дельте Волги, где он захватывает много ресурсов и затеняет прочие растения. Вариант А - первичные сукцессии на нередко безжизненных субстратах. Т.А. Работнов указывает, что "сосудистые

растения инициальных ценозов, надо полагать, характеризуются способностью произрастать на субстратах, бедных элементами минерального питания, в частности азотом, и экономно расходовать их на построение своих органов. <...> Пионерные растения обладают также способностью эффективно использовать интенсивное солнечное освещение" [Работнов, 1983, с. 211].

Рассмотрим теоретические конструкции данной концепции.

КОНЦЕПЦИЯ СОВОКУПНОГО ДЕЙСТВИЯ ПРИРОДНЫХ ФАКТОРОВ связана с именами **Э. Митчерлиха** (Eilhard Alfred Mitscherlich; работы 1909-1928 гг.) и **Б. Бауле** (Bernhard Baule; работа 1918 г.). Основная идея состоит в том, что "каждый из факторов роста при изменении его количества, как это мы имеем с удобрениями или количеством влаги, или при изменении напряженности (свет, тепло), соответственным образом влияет на урожай, независимо от того, находится ли он в минимуме, или нет" [Кирсанов, 1930, с. 20], и что зависимость биомассы от какого-либо одного фактора задается следующим уравнением:

$$dy / dx = k \cdot (A - y) ,$$

где $y(x)$ - величина биомассы (урожая) при значении фактора x ;

A - максимально возможная биомасса при оптимальном воздействии фактора x ;

k - некоторый коэффициент, характеризующий действие фактора x .

Величина каждого отдельного фактора в их совокупном действии различна (табл. 5.1).

Таблица 5.1

Коэффициент действия некоторых абиотических факторов

Фактор	Коэффициент действия (k)
Солнечная радиация	2,0 на 1 ед. полной солнечной радиации
Температура почвы	0,01 на 1°С
Атмосферные осадки	0,003 на 1 мм осадков
Азот	0,122 на 1 ц N на 1 га
Фосфор	0,6 на 1 ц P ₂ O ₅ на 1 га
Калий	0,4 на 1 ц K ₂ O на 1 га

Бауле обобщил решение данного уравнения, и для n факторов воздействия имеем уравнение Митчерлиха - Бауле:

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

Таким образом, данная закономерность справедлива для случая монотонного действия фактора при неизменности остальных в рассматриваемой совокупности. Очень простые преобразования этой формулы и некоторые вероятност-

ные оценки позволяют легко свести на нет дискуссию 1920 - 1930-х гг. об основных принципах воздействия факторов, в частности на растения (что "главнее" - закон Митчерлиха или закон Либиха), и указать на характер соподчинения данных факторов.

ГИПОТЕЗА КОМПЕНСАЦИИ (ЗАМЕЩЕНИЯ) ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ связана с именами геоботаников **В.В. Алёхина** [Алёхин, 1935] и **Э. Рюбеля** [Rübel, 1935]: отсутствие или недостаток некоторых экологических факторов может быть компенсирован каким-либо другим близким (аналогичным) фактором. Организмы не являются "рабами" физических факторов (условий среды): организмы сами и приспосабливаются, и изменяют условия среды так, чтобы ослабить лимитирующее влияние тех или иных факторов.

У животных (особенно у крупных) с хорошо развитой локомоторной способностью компенсация факторов возможна благодаря адаптивному поведению - они избегают крайностей местного градиента условий. Как показали исследования, рептилии, искусно чередуя периоды пребывания в норах с выходами наружу, могут поддерживать свою внутреннюю температуру на достаточно постоянном и оптимальном уровне. Лабораторные исследования на ящерице *Tiliqua* показали, что она способна поддерживать температуру тела между 30 и 37°C, передвигаясь между участками, температура которых колебалась от 15 до 45°C.

Ю. Одум приводит такой пример: некоторые моллюски (в частности, *Mytilus galloprovincialis*) при отсутствии (или дефиците) кальция могут строить свои раковины, частично заменяя кальций стронцием при достаточном содержании в среде последнего [Одум, 1975, с. 140]. Легче всего эта гипотеза иллюстрируется на примере полифагов, способных переключаться с одного вида пищи на другой внутри группы кормов. Климатические факторы могут замещаться биотическими (вечнозеленые виды южных растений в более континентальном климате могут расти в подлеске под защитой верхних ярусов, создавая собственный биоклимат).

В.К. Трапезников [Трапезников, 1983; Трапезников и др., 1999] и **И.Ю. Усманов** [Усманов и др., 1983, 1986, 2001; Усманов, 1987] в серии экспериментов показали, что локальное внесение удобрений в известной степени компенсирует недостаток влаги, позволяя сельскохозяйственным растениям достигать сходных физиологических показателей. Также показано, что некоторым растениям нужно меньше цинка, если они растут не на ярком солнечном свете, а в тени; в этих условиях имеющееся в почве количество цинка уже не становится лимитирующим.

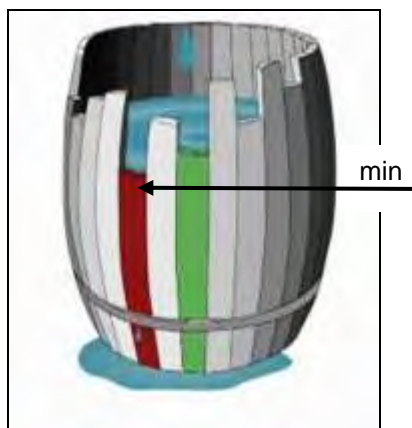
ГИПОТЕЗА НЕЗАМЕНИМОСТИ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ФАКТОРОВ была предложена **В.Р. Вильямсом** - полное отсутствие в среде *фундаментальных экологических факторов* (физиологически необходимых; например, света, воды, углекислого газа, питательных веществ) не может быть компенсировано (заменено) другими факторами [Вильямс, 1949]. В известной степени эта гипо-

теза является дополнительной к предыдущей, ведь компенсация факторов, как правило, относительна.

Самым хорошим примером может служить человек. Так, по данным "Книги рекордов Гиннеса", без воздуха человек может прожить до 10 мин, без воды - 10-15 сут, без пищи - до 100 дн (заметим, что свет не является для человека фундаментальным фактором; условный, но наглядный пример - Эдмон Дантес (впоследствии - граф Монте-Кристо), заключенный камеры № 34 в замке Иф, пробыл до своего побега без света ровно 14 лет...).

ГИПОТЕЗА РАВНОВЕСИЯ Петерсона [Peterson, 1975] - популяция каждого вида водорослей в своем развитии ограничивается одним биогеном или специфической комбинацией из нескольких биогенов (эта гипотеза может быть включена и в раздел 5.6 "Экологическое разнообразие", так как, например, в олиготрофных водоемах по сравнению с эвтрофными больше лимитирующих факторов и, соответственно, выше разнообразие фитопланктона).

ПРИНЦИП ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ Либиха-Шелфорда - закон, являющийся расширением и объединением **ЗАКОНА МИНИМУМА Либиха** (Justus Liebig) 1840 г.; закон иллюстрирует так называемая "бочка" Либиха и **ЗАКОНА ТОЛЕРАНТНОСТИ Шелфорда** (Victor Shelford) 1913 г., согласно которым при "стационарном состоянии" вида факторы среды, имеющие в конкретных условиях пессимальные значения (наиболее удаленные от оптимума), в максимальной степени ограничивают возможность существования вида в данных условиях, несмотря на оптимальное соотношение остальных факторов среды (в первую очередь это касается фундаментальных экологических факторов)¹.



"Бочка" Либиха

Как справедливо отмечает А.М. Гиляров, "ограничение распространения (а забегая вперед, заметим, что и динамики) организмов низкой концентрацией необходимых ресурсов, по-видимому, есть обычнейшее в природе явление. <...> По крайней мере, интуитивно экологи осознавали это давно" [Гиляров, 1990, с. 55]. Так, например, очевидно, что если растению не хватает фосфора, то невозможно заменить его путем увеличения содержания в почве азота или калия (нельзя передать другим элементам роль фосфора в биохимиче-

¹ В формулировке самого Ю. Либиха закон минимума относится только к незаменимым (фундаментальным) экологическим факторам (еще точнее, к элементам питания). В дальнейшем этот закон стал применяться к любым экологическим факторам.

ских процессах) и, соответственно, невозможно повысить урожай этого растения сверх пределов, устанавливаемых недостатком именно фосфора. Классическими примерами воздействия лимитирующего фактора на развитие растений являются количество доступной влаги в засушливых аридных районах [Пианка, 1981] или исчерпание запасов бора в почве в результате возделывания одной и той же культуры в течение длительного времени [Дажо, 1975].

Интересный пример действия закона *толерантности Шелфорда* (много "хорошо" - тоже "не хорошо") приводит Ю. Одум [Одум, 1975, с. 147]. Создание утиных ферм вдоль рек, впадающих в южную бухту в проливе Лонг-Айленд близ Нью-Йорка, привело к сильному удобрению вод утиным пометом, поэтому значительно увеличилась численность фитопланктона и, самое главное, произошла его структурная перестройка (динофлагелляты и диатомовые водоросли *Nitzschia* оказались почти полностью заменены зелеными жгутиковыми, относящимися к родам *Nannochloris* и *Stichococcus*). Знаменитые "голубые" устрицы, ранее процветавшие на рационе из традиционного фитопланктона и бывшие предметом выгодного водного хозяйства, постепенно исчезли, так и не адаптировавшись к новому виду пищи. Таким образом, избыток биогенов оказал лимитирующее воздействие на устриц.

Еще один пример неиспользования *закона минимума Либиха* рассмотрим ниже. Одному из авторов настоящего пособия пришлось принимать участие в экспертизе одного из "проектов века" - канала Волга - Чограй. Вкратце смысл проекта сводился к следующему. В Калмыкии в связи с ростом в 6 - 7 раз поголовья скота резко упала кормовая возможность пастбищ. Для этой солнечной республики свет не является лимитирующим фактором; в качестве такового выступает вода. На этом основании и началось строительство канала. Однако разработчики не задались вопросом: *а какой фактор будет лимитирующим в дальнейшем?* Легко показать, что это будет плодородие почвы, и в условиях обеспеченности водой для того, чтобы получить планируемый урожай на пастбищах, потребуется внесение такого количества удобрений, которое производилось во всем бывшем СССР...

Можно сформулировать ряд положений, дополняющих *принцип Либиха - Шелфорда* [Одум, 1975, с. 141]:

- организмы могут иметь широкий диапазон толерантности в отношении одного фактора и узкий - в отношении другого;
- обычно наиболее распространены организмы с широким диапазоном толерантности в отношении одного фактора;
- если условия по одному экологическому фактору не оптимальны для вида, то может сузиться и диапазон толерантности к другим экологическим факторам;

- оптимальные значения экологических факторов для организмов в природе и в лабораторных условиях (в силу существенной их изоляции) зачастую оказываются различными (см.: гипотеза компенсации экологических факторов), что тесно связано с различием фундаментальной и реализованной экологической ниши;

- период размножения является критическим, и многие экологические факторы в этот период становятся лимитирующими при общем сужении диапазона толерантности.

Чтобы выразить относительную степень толерантности, в экологии используют приставки **стено-** (греч. *stenos* - узкий, тесный) и **эври-** (греч. *eurys* - широкий), **поли-** (греч. *polys* - многий, многочисленный) и **олиго-** (греч. *oligos* - немногий, незначительный). Так, если в качестве фактора взять, например, температуру, то вид **I** - стенотермный и олиготермный, вид **II** - эвритермный, вид **III** - стенотермный и политермный (рис. 5.3).

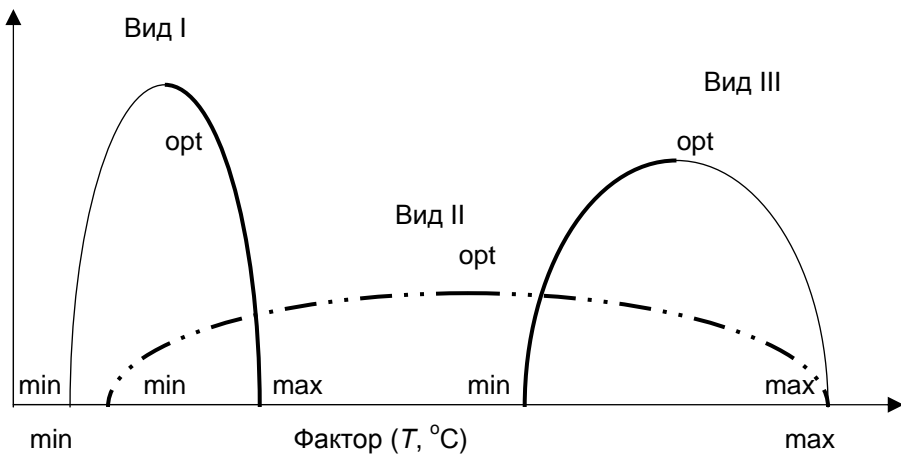


Рис. 5.3. Относительная степень толерантности организмов к температуре

ЗАКОН КРИТИЧЕСКИХ ВЕЛИЧИН ФАКТОРА - если один из экологических факторов выходит за пределы критических (пороговых или экстремальных) значений, то особям грозит смерть, несмотря на оптимальное сочетание других факторов. Такие факторы (иногда называемые **экстремальными**) приобретают первостепенное значение в жизни вида (его популяций) в каждый конкретный отрезок времени. Классический пример - Всемирный потоп.

ПОСТУЛАТ ВОЗДЕЙСТВИЯ ФАКТОРОВ Тушлера - состав и размер ареала вида или местообитания популяции обусловлены их биологическими особенностями, которые, в свою очередь, могут индцировать место, где можно найти ту или иную популяцию или вид. Например, водная среда детерминиро-

вала гидродинамическую форму тела рыб, дыхание жабрами, возможность плавать и пр.; в то же время эти признаки свидетельствуют о том, что рыбы могут жить только в водной среде. Классическим примером, отмеченным еще **Ч. Дарвином**, могут служить бескрылые (или с сильно редуцированными крыльями) насекомые, встречающиеся на океанических островах, где велика опасность оказаться во время полета снесенными ветром в открытый океан (на островах в субантарктических широтах до 76% всех видов насекомых лишены способности к полету). Постулат сформулирован **В. Тишлером** (Wolfgang Tischler) в 1955 г.

Г.В. Никольский в работах 1963, 2012, 2013 гг. по выносливости рыб к содержанию кислорода в воде выделяет четыре группы:

- виды с высокой потребностью в кислороде - 7 см³/л и выше (форель, гольян, подкаменщик);
- виды, удовлетворяющиеся содержанием 5 - 7 см³/л (хариус, обыкновенный пескарь, голавль, налим);
- нетребовательные виды, среднее содержание кислорода - 4 см³/л (плотва, ерш);
- виды, способные жить в воде с содержанием кислорода даже 0,5 см³/л (каarp, линь).

Много примеров фитоиндикации и достаточно тесной связи некоторых видов растений с отдельными факторами среды приводит **В.И. Артамонов** в книге "Зеленые оракулы" 1989 г. Так, растительные сообщества с трагакантовыми астрагалами (*Astragalus microcephalus*, *A. aureus*, *A. strictifolius*) чаще встречаются на территориях с аномальным содержанием бора (B) и селена (Se), чем за их пределами; горец большой (*Polygonum major*) способен накапливать цинк (Zn), свинец (Pb), кадмий (Cd); бурачок двусемянный (*Alyssum obovatum*) не встречается за пределами районов, где залегают кобальтовые (Co) или кобальтово-медные (Co-Cu) руды. На 1 м² поверхности, покрывающей рудные тела, произрастает до 250 экземпляров этого растения. В штате Монтана (США) по распространению специфического растения мелкопестника овальнолистного (*Erigeron ovalifolium*) были открыты запасы серебряной руды (Ag); в горах Сьерра-Невада (Калифорния, США) с никельсодержащих земель (Ni) с помощью гречихи "собирают" до 11 т никеля с гектара.

ПРАВИЛО НЕОДНОЗНАЧНОГО ДЕЙСТВИЯ ФАКТОРОВ гласит, что каждый экологический фактор неодинаково влияет на разные функции организма: оптимум для одних процессов может быть пессимумом для других. Например, брюхоногий моллюск *Littorina neritoides* во взрослом состоянии живет в супралиторальной зоне и каждый день при отливе длительное время существует без воды, а его личинка ведет строго морской, планктонный образ жизни.

ПРАВИЛО СТИМУЛИРУЮЩЕГО ДЕЙСТВИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ОРГАНИЗМЫ Шелфорда-Парка: на организмы, обитающие в умеренных широтах, как правило, стимулирующее действие оказывает изменение температуры

среды. Правило было предложено **В. Шелфордом** [Shelford, 1929] и **Т. Парком** [Park, 1930], которые ставшими хрестоматийными опытами показали, что в условиях переменной температуры быстрее развиваются личинки и куколки яблоневой плодожорки (на 7 - 8%), яйца (на 38%) и нимфы кузнечика (на 12%).

ПРАВИЛО БИОЛОГИЧЕСКОГО УСИЛЕНИЯ: накопление живыми организмами ряда химических неразрушающихся веществ (пестициды, радионуклиды и пр.) ведет к усилению их действия по мере прохождения в биологических циклах и трофических цепях. В наземных экосистемах с переходом на каждый трофический уровень происходит примерно 10-кратное увеличение концентрации токсических веществ (коэффициент аккумуляции **К**). Это правило является частным случаем (по отношению к токсикантам) более общего правила 10% (см. раздел 5.12 о биосфере). Классическим стал пример биоаккумуляции ДДТ в цепях питания в экосистеме оз. Мичиган (табл. 5.2).

Таблица 5.2

Содержание ДДТ

Среда	Содержание	К
В воде (a_0)	0,014 мг/л	
В фитопланктоне (a_1)	?	$K(a_1 / a_0) = ?$
В зоопланктоне (a_2)	До 5 мг/л	$K(a_2 / a_0) = 350$
В мелкой рыбе (a_3)	До 10 мг/л	$K(a_3 / a_2) = 2$
В крупной рыбе (a_4)	До 200 мг/л	$K(a_4 / a_3) = 20$
В рыбоядных птицах (a_5)	До 2500 мг/л	$K(a_5 / a_4) = 12$

Источник: [Яблоков, 1990, с. 29].

Если допустить, что неизвестный нам коэффициент $K(a_1 / a_0) = 10$, то $K(a_2 / a_1)$ будет равняться 35 и тогда средний коэффициент аккумуляции для экосистемы $K_{ср} = 16$.

Вполне удовлетворительно иллюстрируют указанное правило (табл. 5.3) и данные¹ по содержанию продуктов ядерного деления в гидробионтах Сусканского и Черемшанского заливов Куйбышевского водохранилища в зоне влияния НИИАР (г. Димитровград, Ульяновская область). К сожалению, эти данные также не полные (в частности, отсутствуют измерения фитопланктона, зоопланктона и консументов I порядка), но и в рассматриваемом варианте (хотя **К** для щуки и судака определен по отношению к раку) порядок средней величины **К** близок к 10.

¹ Данные получены сотрудниками ИЭВБ РАН в ходе исследований в 1993 г. (научный руководитель - канд. биол. наук **Ю.М. Крылов** и д-р биол. наук, проф. **В.И. Попченко**).

Таблица 5.3

Содержание продуктов ядерного деления в объектах гидробиоценозов Куйбышевского водохранилища

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

Повторим:

1. Экологический диапазон толерантности особи:
 - a) шире экологического диапазона вида;
 - b) уже экологического диапазона вида;
 - c) всегда совпадает с экологическим диапазоном вида.
2. Вид, имеющий узкий диапазон толерантности по отношению к давлению, называется:
 - a) эврибатным;
 - b) стенотермным;
 - c) эвритермным;
 - d) стенобатным.
3. Может ли один фактор полностью компенсировать действие другого фактора?
4. Назовите среду обитания живых организмов, в которой температурный режим самый неустойчивый:
 - a) водная;
 - b) наземно-воздушная;
 - c) почва;
 - d) живые организмы.

Темы для дискуссий

- Принцип совокупного действия факторов Митчерлиха - Бауле или принцип Либиха - Шелфорда: что важнее?
- Гипотезы замещения экологических факторов и незаменимости фундаментальных факторов: что важнее?
- Правило биологического усиления факторов, или Можно ли есть рыбу из Волги?

5.2. Демэкология

5.2.1. Динамика популяций (лекция № 7)

Разделение экологии на аут-, дем- и синэкологию (экологию особей, популяций и сообществ) сегодня стало общепринятым. И если вопросы аутэкологии чаще всего переадресовываются блоку физиологических наук, то дем- и синэкология - это и есть, собственно, экология. И популяционный, и экосистемный подходы в экологии имеют достаточно развитые аппараты методов исследования и свои теоретические построения (рис. 5.4).

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

Популяция (лат. *populus* - народ, население) - совокупность особей одного вида с общим генофондом, которая формируется в результате взаимодействия потока генов и условий внешней среды в пределах определенного пространства. Генетическое единство популяции определяет ее основное положение как элементарной единицы эволюционного процесса. В экологии часто используется упрощенное (прагматическое) понятие **локальной популяции** как совокупности особей одного вида на определенной экологически однородной территории. **А.М. Гиляров** дает такое рабочее определение:

Популяция - любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других аналогичных совокупностей того же вида [Гиляров, 1990, с. 38].

Близким к данному термину является понятие **ценопопуляция** (предложено в 1961 г. **В.В. Петровским**): это совокупность особей вида в пределах сообщества (чаще используется в фитоценологии). Если рассматриваемое сообщество велико, то ценопопуляция может состоять из нескольких популяций; если наблюдается мелкоконтурность сообщества, то популяция может состоять из нескольких ценопопуляций (иными словами, указанные понятия не являются синонимами, так как в основе их дефиниции лежат различные критерии). В экологии животных используют понятие **микрораспределения**, обозначающее "временные поселения животных, являющиеся элементом структуры популяции" [Шварц, 1969, с. 15].

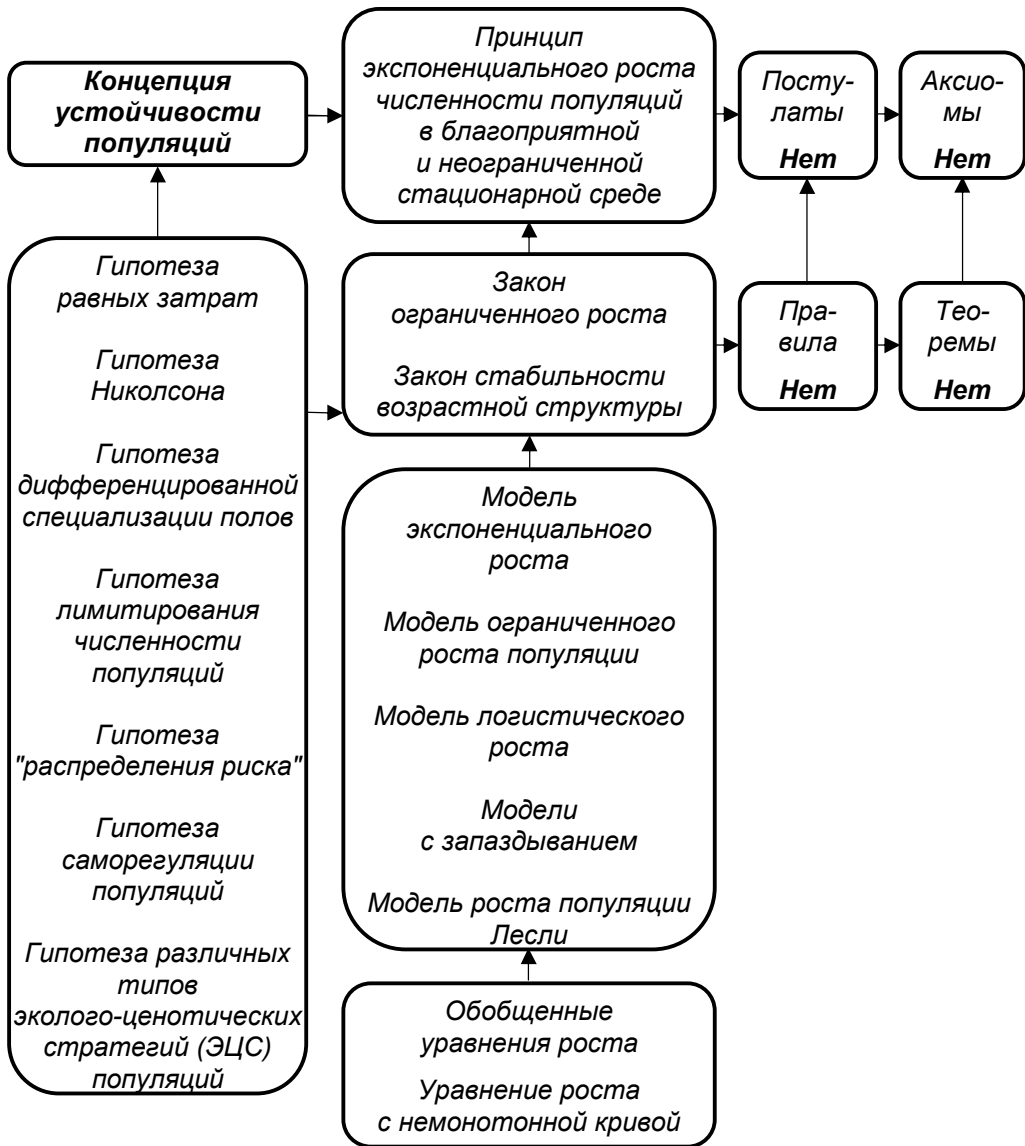


Рис. 5.4. Демэкология (динамика)

Попытки объединить в одном определении популяции различные стороны этого весьма широкого и удобного понятия (аналогично понятию "экология", см.: "Введение в предмет") предпринимались неоднократно (популяция элементарная, экологическая, географическая, агроценотическая, замкнутая и т. д.). Данные определения популяции при всей их правомочности чрезвычайно широки, и наиболее существенными и конструктивными их параметрами следует признать примат генетической и экологической составляющих. Однако такое

положение оправданно, поэтому не имеет смысла пытаться дать какое-то исчерпывающее определение достаточно богатому по содержанию понятию (точная дефиниция ограничивает рамки своей применимости, а это может оказаться вредным). В данном случае можно использовать ряд фрагментарных определений [Фёдоров, 1977, 2004], касающихся лишь некоторых отдельных сторон того или иного понятия. Именно таковым является следующее определение (например, [Симак, 1995, с. 65]).

Популяция - это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образуя самостоятельную генетическую систему, реагирующая как целое на действия различных факторов внешней среды и формирующая собственное экологическое пространство (экологическую нишу).

В приведенном определении можно выделить 6 основных черт (или критериев):

- общность эволюционной судьбы;
- способность к неопределенно долгому (в эволюционном масштабе времени) существованию;
- наличие занимаемой территории (ареала);
- формирование генетической системы, характеризуемой свободным, основным на случайном, равновероятном сочетании всех типов гамет, скрещиванием особей внутри популяции (панмиксия) и значительной долей изоляции от других популяций;
- адаптивное реагирование на внешние воздействия как целого;
- наличие специфического экологического гиперпространства (экологической ниши).

Различают, кроме того, популяции *природные* и *полуприродные, лабораторные* и *хозяйственные*. Заметим, что границы между этими парами весьма условны. Популяция, как и любая сложная система, характеризуется динамикой, структурой и системными (групповыми) свойствами-характеристиками.

Плотность популяции - число особей или биомасса популяции (реже используются другие показатели; например, содержание ДНК или РНК) в расчете на единицу площади или объема. Одно из основных затруднений при измерении и выражении плотности популяции возникает в связи с тем, что особи популяции размещены в пространстве неравномерно и потому различают *среднюю плотность* (параметр популяции на единицу всего пространства) и *экологическую плотность* (параметр популяции на единицу заселенного популяцией пространства). Так, по наблюдениям Д.Б. Гелашвили, в Туркмении осенью,

когда начинают спускать воду в арыках, орошающих хлопковые поля, обитающие в них рыбы начинают скапливаться в глубоких местах и после осушения арыка их можно собирать руками в ямах на дне.

Рождаемость - рост числа новых особей популяции за счет размножения, среднее число потомков (на сотню, тысячу или другое число размножающихся особей) в единицу времени. **Максимальная рождаемость** (абсолютная или физиологическая) - образование теоретически максимально возможного количества новых особей в идеальных условиях; **экологическая рождаемость** (реализованная) - рождаемость при фактических или специфических условиях среды. **Удельная рождаемость** - рождаемость, отнесенная к общему числу особей популяции в начальный момент времени.

Смертность - среднее число особей популяции, умерших или погибших (на сотню, тысячу или другое число особей всей популяции или ее части) в единицу времени. **Естественная смертность** - число умерших от обычных причин; аналогично рождаемости различают также *минимальную, экологическую и удельную смертность*.

Возрастной состав популяции - соотношение в составе популяции особей разного возрастного состояния, что определяет ее способность к размножению как в данный момент, так и в прогнозируемом будущем. **Ф. Боденхеймер** [Bodenheimer, 1938] выделил для животных три экологических возраста: пререпродуктивную (молодые особи), репродуктивную (зрелые) и пострепродуктивную (старые) возрастные группы. Для растений **Т.А. Работнов** и **А.А. Уранов** определили четыре группы, взяв за основу разграничение жизненного цикла растений на четыре периода - *латентный* (период первичного покоя - семена, плоды, клубни, луковички и пр.), *виргинильный* (молодые особи), *генеративный* (зрелые) и *сенильный* (старые). В быстрорастущих и внедряющихся (инвазионных) популяциях превалируют молодые особи, в стабильных (нормальных) наблюдается распределение по возрастным группам более равномерное, в популяциях с уменьшающейся численностью (регрессивных) больше старых особей [Работнов, 1983].

Виталитет (син. "жизненность", лат. *vitalis* - жизненный) - показатель жизненного состояния особи, обеспечивающий реализацию генетически обусловленной программы роста и развития. **Ю.А. Злобин** различает виталитет на уровне особей, ценопопуляций и видов [Злобин, 1989]. *На уровне особей* виталитет определяется прежде всего биомассой (чем лучше развит организм, тем он крупнее; различают крупные, средние и мелкие особи), продукционным процессом и степенью контроля особью окружающей среды (для растений - фитогенное поле, для животных - информационное). Существует прямая связь виталитета и

плотности популяции (например, особи мари белой [*Chenopodium album*] из ценопопуляций с низкой и высокой плотностью могут различаться по фитомассе в 20 тыс. раз [Наумова, 1995]). На уровне ценопопуляций виталитет определяется соотношением особей разного типа: различают процветающие ценопопуляции (преобладают крупные и средние особи), равновесные (все группы представлены более или менее равномерно) и депрессивные (преобладают мелкие особи. На уровне видов виталитет оценивается с помощью шкал жизненности (например, для растений такая шкала предложена Ж. Браун-Бланке [Josias Braun-Blanquet] и Ж. Павийяром [Jules Pavillard]) в 1922 г.

Половая структура популяции - соотношение полов в популяции.

Устойчивость - один из основных системных параметров, способность популяций противостоять возмущающим факторам среды в целях своего сохранения. Естественно, что не существует одного типа механизма управления устойчивостью популяций. Различают **надежность** (сохранение популяции за счет переменности ее особей); **устойчивость (по Ляпунову)** - отсутствие резких колебаний численности, **относительную стабильность**, или **устойчивость (по Лагранжу)** - относительное постоянство численности популяции; **упругость**, или **устойчивость (по Холлингу)** - сохранение внутренних взаимосвязей популяции при возмущении ее состояния за счет изменения биомассы, возрастной структуры, динамики численности; **живучесть**, или **устойчивость (по Флейшману)** - способность активно противостоять вредным воздействиям среды; **иерархическую устойчивость (по Свирежеву)** - сохранение структуры популяции за счет стабилизирующего действия всего сообщества или экосистемы [Розенберг, Зинченко, 2014].

Минимальная жизнеспособная популяция - минимальный размер популяции, способной сохранять свое существование в меняющихся условиях среды, "выживание популяции в состоянии, обеспечивающем сохранение ее жизненной силы и возможности эволюционного становления адаптаций" [Сулей, 1989, с. 10]. Понятие "минимальная жизнеспособная популяция" предложил Р. Мак-Артур (Robert MacArthur) в 1967 г., концепция минимального размера популяции раскрыта в следующем разделе.

Рассмотрим теоретические конструкции данной концепции (см. рис. 5.1).

КОНЦЕПЦИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ [Свирежев, Логофет, 1978] связана со вторым началом термодинамики. Согласно данной концепции, любая естественная система (а популяция является естественной системой) с проходящим через нее потоком энергии развивается в сторону устойчивого со-

стояния при помощи саморегулирующих механизмов. **Р. Уиттекер** (Robert H. Whittaker) называет их *буферными* [Уиттекер, 1980]. Способность самостоятельно достигнуть устойчивого состояния свойственна только живым системам. В случае кратковременного дестабилизирующего воздействия факторов среды на систему (популяцию) буферные механизмы обеспечивают возврат к устойчивому состоянию. Относительно стабильные популяции контролируются в основном зависимыми от плотности пределами увеличения популяции сверх допустимой численности - на этом основан подход, который **Г.А. Викторовым** был назван *регуляционизмом* [Викторов, 1965].

Принципиально иной подход - *стохастизм*, базирующийся на другой гипотезе и считающий, что "равновесный уровень численности" - это артефакт усреднения за длительный срок. Популяции, не являющиеся относительно стабильными, могут достигать устойчивого состояния лишь благодаря факторам, которые определяют нижние границы их флуктуаций. Более того, по мнению сторонников стохастизма, размещение популяций в пространстве и их динамика во времени ограничены одними и теми же факторами; сторонники регуляционизма считают, что размещение популяций обусловлено абиотическими факторами (не зависящими от плотности), а динамика - биотическими (как правило, зависящими от плотности) [Гиляров, 1990].

ГИПОТЕЗА НИКОЛСОНА ("эффект зависимости от плотности"): популяции представляют собой стабильные системы, способные благодаря компенсаторным механизмам противостоять лимитирующему действию факторов внешней среды; при этом контролирующие стабильность факторы управляются плотностью популяции. Эта гипотеза разрабатывалась австралийским энтомологом **А. Николсоном** [Nicholson, 1933]. Определяемые плотностью воздействия либо уничтожают большую часть особей (увеличивают смертность) или уменьшают рождаемость в расчете на каждую особь при росте популяции, либо уничтожают меньшую долю особей или увеличивают рождаемость в условиях убывания плотности популяции. Многие популяции обладают специальными буферными механизмами (например, это стадии покоя), которые снижают потери популяций в периоды неблагоприятных воздействий факторов среды. Такой подход характеризуется как *регуляционизм*.

Примером могут служить работы **Ф. Смита** [Smith, 1963], экспериментально подтвердившие прямую зависимость скорости роста популяции рачка *Daphnia magna* от ее плотности, и аналогичные эксперименты **А. Николсона**

[Nicholson, 1954] с лабораторной популяцией падальной мухи (*Lucilia cuprina*). В последнем случае было доказано, что основная причина возникновения циклических колебаний численности при лимитировании пищей личинок - это периодический рост смертности, а при лимитировании пищей взрослых особей - периодическое снижение рождаемости. Смертности, зависимой от плотности, принадлежит важная роль в регуляции численности и высокоразвитых организмов. Так, Д. Лэж [Lack, 1954, 1966] на примере большой синицы (*Parus major*) показал, что с ростом плотности возрастает смертность молодых птиц в первый год их жизни (особенно в период после вылета из гнезда и до поздней осени) и почти не уменьшается среднее число яиц в кладке.

ГИПОТЕЗА РАВНЫХ ЗАТРАТ Фишера предполагает, что оптимальное значение соотношения полов составляет 1 : 1. Гипотеза предложена Р. Фишером (Ronald Aylmer Fischer) в 1930 г.

ГИПОТЕЗА ДИФФЕРЕНЦИРОВАННОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ПОЛОВ Геодакяна. Дифференциация полов происходит по двум основным направлениям эволюции: это изменение структуры популяции (мужской пол) и ее сохранение (женский пол). Чем больше в популяции женских особей, тем лучше сохраняется ее генотипическая структура; чем больше мужских особей, тем больше скорость или величина изменения этой структуры. На разных этапах эволюции

и в разных условиях среды требуется различная эволюционная пластичность популяции, поэтому существует оптимальное соотношение полов (для групп половой зрелости), отличное от 1 : 1. Эти представления развивались В.А. Геодакяном [Геодакян, 1967, 1972].

В качестве примеров укажем на увеличение в условиях стресса доли мужских особей в популяциях двудомных растений (у видов из родов *Salix*, *Populus*, *Juniperus* [Миркин и др., 1989]) или сложившееся (повидимому, оптимальное) соотношение полов в системе паразит-хозяин (филометра - плотва [Казаков, 1996], табл. 5.4).



**Виген Артаваздович
Геодакян**
(1925 - 2012)

Соотношение полов в популяции филометры (*Philometra rischta*) в разных группах плотности

Объект	Соотношение полов, самцы / самки
Оз. Левги (Карелия)	
Генерация 1990 г.	2,2 : 1
Размножающаяся группа полов	1,5 : 1
Резервная группа полов	4,0 : 1
Генерация 1991 г.	2,9 : 1
Размножающаяся группа полов	2,4 : 1
Резервная группа полов	4,8 : 1
Оз. Габи (Карелия)	
Возрастная группа плотности 4+, 5+	2,1 : 1
6+, 7+	4,4 : 1
8+, 9+	3,9 : 1

ГИПОТЕЗА ЛИМИТИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Андревоты - Бёрча: численность естественных популяций лимитируется:

- коротким периодом, в течение которого скорость роста популяции r (см.: модели роста популяций) сохраняет положительное значение;
- истощением или недоступностью пищевых ресурсов;
- условиями размножения (скорость роста численности популяции становится максимальной при оптимальном сочетании основных экологических факторов и при отсутствии конкуренции между популяциями).



Герберт Андревота
(англ. **Herbert George Anderwartha**; 1907 - 1992)



Чарльз Бёрч
(англ. **Louis Charles Birch**; 1918 - 2009)

Указанная гипотеза, предложенная в 1954 г. австралийскими экологами **Г. Андревотой** и **Л. Бёрчем**, является примером стохастизма в интерпретации популяционной динамики.

ГИПОТЕЗА РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РИСКА (англ. *spreading of risk*): численность любой популяции в природе поддерживается на определенном уровне (в определенных границах) постольку, поскольку риск гибели особей от каких-либо неблагоприятных факторов случайно распределен и в пространстве, и во времени. Гипотеза была предложена **П. Буром** (Piet J. den Boer) и **Я. Редингиусом** (Joannes Reddingius) в конце 1960-х гг. [Boer, 1968; Reddingius, 1971]. Важнейшее условие распределения риска - гетерогенность конкретных местообитаний.

ГИПОТЕЗА САМОРЕГУЛЯЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ: любая популяция способна, в принципе, сама регулировать свою численность так, чтобы не подрывались возобновляемые ресурсы местообитания и не требовалось вмешательства каких-либо внешних факторов (например, хищников или неблагоприятной погоды). Одним из авторов этой гипотезы был британский эколог **Д. Читти** [Chitty, 1960]; у нас в стране эти идеи пропагандировались академиком **С.С. Шварцем** [Шварц, 1969] и другими исследователями.



Деннис Читти
(англ. **Dennis Hubert Chitty**; 1912 - 2010)

Саморегуляция осуществляется через "механизмы стресса" (гормональные сдвиги под влиянием нервного возбуждения тормозят деятельность половых желез, изменяются другие физиолого-биохимические показатели), через поведенческие реакции (защита территории при возрастании плотности популяции становится все более затруднительной, и вытесненные особи вынуждены мигрировать в менее благоприятные места, где возрастает их смертность [Шилов, 1977]), через генетические механизмы регуляции (на примере пенсильванской полевки (*Microtus pennsylvanicus*) показано, что на пиках численности доминирует генотип с меньшей плодовитостью, а в периоды

депрессий

с большей [Krebs et al., 1973]). Формализация процессов саморегуляции популяций задается моделями с запаздыванием (см. ниже).

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

Понятия "типы поведения", "типы стратегий жизни" появились за рубежом в начале 1950-х гг., а у нас в стране их первым (применительно к растениям)

использовал в 1970-х гг. **Т.А. Работнов**, много сделавший для изучения этого сложного вопроса. Впоследствии данные понятия были заменены термином "эколого-ценогические стратегии", предложенным **Б.М. Миркиным** в 1985 г. и отражающим как аутэкологические особенности вида (популяции), так и его положение в сообществе. Однако само разделение популяций (без использования понятия "стратегия") на разные типы по отношению к тому или иному фактору (или группе факторов) изучалось еще в конце прошлого столетия.

Так, по отношению к фактору "роль репродуктивного усилия в выживании" еще в 1884 г. **Дж. Мак-Лиод** (Julius MacLeod) разделил все растения (вот оно влияние марксизма!) на "пролетариев" (растения-малолетники, зимующие в виде семян) и "капиталистов" (растения, зимующие с капиталом органического вещества - клубнями, толстыми стеблями, корневищами и пр.). В 1967 г. **Р. Мак-Артур** и **Е. Уилсон** (Edward Osborne Wilson) фактически переоткрыли типы стратегий Мак-Лиода и по коэффициентам r и C логистического роста численности популяции (см. ниже) выделили популяции, соответственно, со стратегиями r -отбора (увеличение скорости роста популяции при малой ее плотности, эволюция организмов в направлении увеличения затрат на размножение) и C -отбора (повышение выживаемости и предельной величины плотности в условиях стабилизировавшейся численности при сильном отрицательном воздействии - конкуренции, хищничестве и пр.; поддержание жизни взрослого организма). Типы стратегий Мак-Артура - Уилсона получили широкое признание. Американский эколог и герпетолог **Э. Пианка** (Erik Rodger Pianka) в переведенной у нас в 1981 г. книге "Эволюционная экология" очень подробно рассмотрел r - и C -отборы, что позволило Миркину назвать такой вариант поведения популяций *типом стратегий Мак-Лиода - Пианки*.

Естественно, что r - и C -отборы в чистом виде - это условность. Каждый из существующих организмов испытывал и испытывает сложную комбинацию r - и C -отбора (надо обладать и достаточно высокой плодовитостью, и достаточно высокой степенью выживаемости). Правда, на этом пути вступает в силу общесистемный *принцип несовместимости Заде* (см. раздел 3.5): физиологические и морфологические особенности организмов не позволяют им иметь и высокую плодовитость, и крупных и жизнеспособных потомков - "между количеством и качеством потомков приходится выбирать" [Гиляров, 1990, с. 93].

Еще одна система типов ЭЦС (табл. 5.5) была разработана в 1930-х гг. **Л.Г. Раменским**, а в 1970-х гг. в других терминах сформулирована и подробно проанализирована английским экологом **Дж. Граймом** (John Philip Grime). Эта

система двумерна, в отличие от системы Мак-Лиода - Пианки: типы стратегий отражают отношения популяций к факторам "благоприятность условий местообитаний" и "нарушение" (см. так называемый "треугольник Грайма" на рис. 5.5).

Таблица 5.5

Первичные типы стратегий Раменского - Грайма

Л.Г. Раменский		Дж. Грайм		Содержание
Название	Образ	Название	Обозначение	
Виолент (лат. <i>violent</i> - неистовый, склонный к насилию)	"Лев", силовик	Конкурент	C-стратег	Виды, определяющие облик сообщества, способные к подавлению конкурентов при отсутствии нарушений и в благоприятных условиях
Пациент (лат. <i>patiens</i> - терпеливый)	"Верблюд", выносливец	Стресс-толерант	S-стратег	Виды, способные выживать в неблагоприятной среде в отсутствие конкуренции
Эксплерент (лат. <i>explere</i> - наполняющий, заполняющий)	"Шакал"	Рудерал	R-стратег	Быстро размножающиеся и быстро расселяющиеся виды в условиях сильных нарушений местообитаний

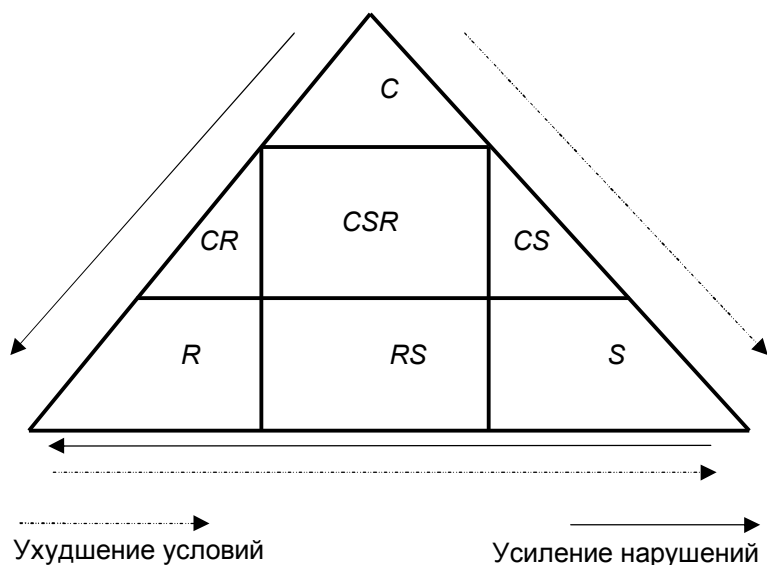


Рис. 5.5. Треугольник Грайма

Таблица 5.6

Сравнительная характеристика типов эколого-ценотических стратегий

Признак	Типы стратегий				
	C	S	S _C	R	R _C
Абиотические условия среды	Благоприятные	Неблагоприятные	Неблагоприятные	Благоприятные	Благоприятные
Нарушения	Нет	Нет	Нет	Есть	Есть
Уровень взаимоотношений	Высокий	Низкий	Высокий	Высокий	Высокий
Способ регуляции плотности популяции	Зависимость от смертности	Зависимость от абиотического стресса	Зависимость от взаимоотношений	Упругость популяции	Упругость популяции
Возрастной спектр популяции	Нормальный	Нормальный	Нормальный	Инвазионный	Инвазионный*
Характер экологической ниши**	Широкая, $N_R \approx N_F$, ДН выражена хорошо	Узкая, $N_R \approx N_F$, ДН ниш не выражена	Узкая, $N_R \approx N_F$, ДН выражена хорошо	Широкая, $N_R \ll N_F$, ДН выражена слабо	Широкая, $N_R \ll N_F$, ДН выражена слабо
Пример	Мертвопокровный буковый лес (род <i>Fagus</i>)	Растения пустынь	Клюква (род <i>Oxycoccus</i>) на сфагновых болотах	Иван-чай (род <i>Chamaenerion</i>)	Весенние эфемероиды в лесах

* Для растений ложноинвазионный спектр (вспышка плотности популяции за счет активизации банков семян и вегетативных зачатков).

** Ширина и дифференциация ниш (ДН), реализованная ниша (N_R) и фундаментальная ниша (N_F); см. раздел 5.5.

Несколько видоизменив систему Раменского - Грайма, Б.М. Миркин укрупнил некоторые вторичные (смешанные, переходные) типы стратегий и предложил следующую систему **синтетических типов стратегий**: виоленты (C), пациенты экотопические (S; популяции, испытывающие постоянный абиотический стресс) и биоценотические (S_C; популяции в условиях постоянного биоценотического стресса), эксплеренты типичные (R; слабая конкурентная способность, высокая продуктивность, бродячий образ жизни) и ложные (R_C; то же, что и типичные эксплеренты, но постоянные члены сообщества). Сравнительная характеристика типов ЭЦ представлена в табл. 5.6.

ПРИНЦИП ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ В БЛАГОПРИЯТНОЙ И НЕОГРАНИЧЕННОЙ СТАЦИОНАРНОЙ СРЕДЕ - один из основных экологических принципов динамики популяций. В.И. Вернадский называл этот процесс "давлением жизни". В природе экспоненциальный рост популяции практически никогда не наблюдается (если и

происходит, то в течение очень непродолжительного времени, сменяясь спадом численности или выходом ее на некоторый стационарный уровень). Размер популяции всегда ограничен сверху. О возможности геометрического роста численности организмов упоминали **Ж. Бюффон** и **К. Линней**, расчеты **Т. Мальтуса** оказали большое влияние на **Ч. Дарвина** и **А. Уоллеса** при формировании концепции естественного отбора.

- Так, Чарльз Дарвин рассчитывал потенциальные возможности роста популяций разных организмов (по его оценкам, например, число потомков пары слонов - животных, размножающихся очень медленно, - через 750 лет должно было бы достигнуть 19 млн). Этот результат - хороший повод поупражняться в арифметике, и профессор Московского университета **Л.А. Полищук** в своих лекциях показывает, что Дарвин ошибся на 130 лет: для достижения такой численности слонам потребовалось бы 878 лет.

- Бактерия *Bacillus coli* делится каждые 20 мин; при такой скорости размножения достаточно 36 ч, чтобы этот одноклеточный организм покрыл весь земной шар сплошным слоем.

- Одна инфузория (*Paramecium caudatum*) могла бы за несколько дней произвести такое количество протоплазмы, которая по объему в 10 тыс. раз превысила бы объем земного шара [Дажо, 1975, с. 223].

- Наконец, наибольшей интенсивностью размножения на Земле отличается, видимо, гриб дождевик гигантский - каждый его экземпляр способен давать по 7,5 млрд (!) спор; если все споры "пойдут в дело", то уже во втором поколении объем дождевиков в 800 раз превысит объем нашей планеты.

По Гилярову, "данный принцип используется в экологии, прежде всего, для того, чтобы охарактеризовать (причем количественно!) потенциальные возможности популяции к росту. Оценивая разность между той численностью, которая могла бы быть достигнута популяцией при сохранении в течение некоторого времени экспоненциального роста, и той, которая реально наблюдалась через это время, можно практически измерить интенсивность смертности (или эмиграции), а проанализировав информацию о динамике смертности, выявить и факторы, ограничивающие рост изучаемой популяции" [Гиляров, 1990, с. 77].

МОДЕЛЬ ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА Мальтуса - одна из первых моделей динамики роста популяций. Ее предложил **Т. Мальтус** (Thomas Robert Malthus) в 1798 г. В рамках модели динамика численности или плотности популяции $N(t)$ описывается уравнением

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

где B - коэффициент рождаемости;

D - коэффициент смертности популяции (постоянные величины или в общем случае они могут зависеть от времени t , численности или плотности популяции N).

Однако между величинами $r = B - D$ (скорость роста популяции; подчеркнем, что для экспоненциального роста $r = const$) и N очень часто наблюдается статистически достоверная обратная зависимость (интересно, что *единственная популяция, у которой отмечена статистически достоверная положительная зависимость этих параметров, - это популяция человека!*).

Данная модель послужила одним из отправных пунктов для Ч. Дарвина при создании теории эволюции видов; в фитоценологии эта модель используется, в частности, при описании скорости кругооборота числа видов в сообществе в ходе сукцессии, при раскрытии процесса накопления фитомассы древостоев (правда, как раз в этом случае и введена эмпирическая отрицательная зависимость r от t [Лиёпа, 1970]), при отражении возрастной структуры популяции дуба белого (*Quercus alba*) в спелом дубово-гикориевом лесу ($r = -0,344$, $N_0 = 100\%$ и $dt = 50$ лет [Уиттекер, 1980, с. 14]).

МОДЕЛЬ ОГРАНИЧЕННОГО РОСТА ПОПУЛЯЦИИ в 1825 г. предложил **Б. Гомпертц** (Benjamin Gompertz), введя в уравнение Мальтуса следующую зависимость для разницы между коэффициентами рождаемости и смертности:

$$r(N) = r \cdot \ln(N / K) / \ln K,$$

где K - предельное значение характеристики популяции, которое может быть достигнуто при ее росте ($r = const > 0$).

МОДЕЛЬ ЛОГИСТИЧЕСКОГО РОСТА. Эмпирические исследования роста целого ряда популяций показали, что "насыщение" (достижение порогового значения K) происходит гораздо раньше, чем это следует из модели Гомпертца, и в 1835 г. бельгийским статистиком **П. Ферхюльстом** (Pierre-Francois Verhulst) была предложена модель (для роста народонаселения), переоткрытая в 1920 г. американцами **Р. Пирлом** (Raymond Pearl) и **Л. Ридом** (Lowell J. Reed) и получившая наименование *модели (уравнения) Ферхюльста - Пирла*. Уравнение динамики численности или плотности популяции при условии ограниченного сверху роста:

$$r(N) = r \cdot (K - N) / K, \text{ или } r(N) = (a - b \cdot N), \quad (5.1)$$

где $a = r$, $b = r / K > 0$ - параметры линейной зависимости r от N (см. рис. 5.6 а, кривая 1). Тогда

$$dN / dt = (a - b \cdot N) \cdot N = rN \cdot (1 - N / K),$$

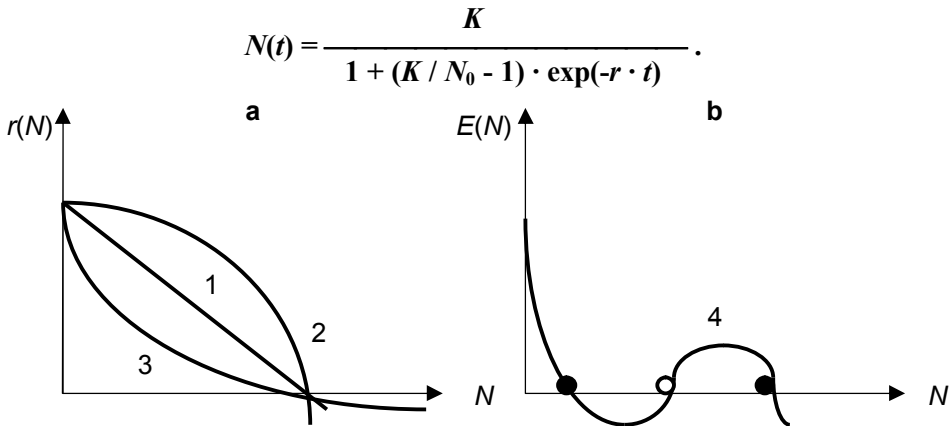


Рис. 5.6. Два типа зависимости коэффициента прироста от численности популяции:

a - монотонная; b - немонотонная;
 темные точки - устойчивые состояния, светлые - неустойчивые

Уравнение (5.1) может быть записано и в более общем виде (существует не только линейная зависимость r от N ; см. рис. 5.6а, кривые 2 и 3):

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

где $\varphi(N)$ - зависимость интенсивности лимитирования от численности или плотности популяции.

Убедительные примеры хорошего соответствия модели Ферхюльста - Пирла можно найти у Уиттекера [Уиттекер, 1980]. Логистическое уравнение с такой функцией $\varphi(N)$ иногда называют **ОБОБЩЕННЫМ УРАВНЕНИЕМ РОСТА Чапмена - Ричардса** (Douglas Chapman [1920 - 1996], F.J. Richards [?]) и используют для описания роста как отдельных организмов, так и популяций в целом.

УРАВНЕНИЕ РОСТА С НЕМОНОТОННОЙ КРИВОЙ Олли имеет еще более общий вид:

$$dN / dt = E(N) \cdot N,$$

где N - плотность популяции; $E(N)$ - немонотонная кривая типа Олли (см. рис. 5.6b, кривая 4), приводящая к возникновению двух и более устойчивых стационарных состояний. Это уравнение, получившее имя **У. Олли** (Ward Allee), используется при формализации принципа агрегации особей (см. раздел 5.3).

Модель логистического роста лежит в основе формализации **ЗАКОНА ОГРАНИЧЕННОГО РОСТА Дарвина** (Charles Robert Darwin): окружающая среда действует как лимитирующий фактор на биоценотический потенциал популяции (прежде всего на потенциал размножения).



Патрик Лесли
(англ. **Patrick H. Leslie**;
1890 - 1974)

МОДЕЛЬ РОСТА ПОПУЛЯЦИИ Лесли - описание динамики численности или плотности популяции с учетом возрастной структуры; в простейшем случае - это матричный аналог модели Мальтуса. В качестве примеров использования предложенной в 1945 г. **П. Лесли** (Patrick H. Leslie) модели в фитоценологии укажем на описания возрастной структуры сосны (*Pinus sylvestris*) в Шотландии [Usher, 1969, 1972] и ценопопуляции овсеца Шелля (*Helic-totrichon schellianum* [Розенберг, 1982]).

Указанная модель лежит в основе формализации **ЗАКОНА СТАБИЛЬНОСТИ ВОЗРАСТНОЙ**

СТРУКТУРЫ Лотки (Alfred James Lotka): любая природная популяция стремится к установлению стационарного состояния возрастной структуры (т.е. для популяции существует некоторый стабильный тип распределения организмов по возрастам, и ее реальное состояние колеблется вблизи этого распределения, возвращаясь к нему в тех случаях, когда происходят незначительные его нарушения вследствие посторонних воздействий).

МОДЕЛИ С ЗАПАЗДЫВАНИЕМ - класс аналитических моделей, учитывающих наблюдающееся практически в каждой популяции запаздывание реакции организмов (рост смертности или замедление размножения) на изменения факторов окружающей среды и физиологически детерминированное (в первую очередь, для популяций животных) запаздывание в воспроизводстве потомства (после достижения репродуктивного возраста). Теоретические исследования моделей с запаздыванием позволяют определить условия возникновения колебательных режимов.

Повторим:

1. Что такое "популяция" и каковы ее системные (групповые) свойства-характеристики?
2. Гипотезы (типы) лимитирования численности популяций.
3. Укажите, какие образы привлекал Л.Г. Раменский для характеристики типов эколого-ценотических стратегий популяций:
а) лев; б) заяц; в) шакал; д) жираф; е) верблюд; ф) бегемот.

Темы для дискуссий

- Типы эколого-ценотических стратегий популяций - способы реагирования организмов на изменения экологических факторов.
- Гипотеза В.А. Геодакяна - эволюционная пластичность популяции.
- Рост по экспоненте - так было, так есть, так будет?

5.2.2. Структура популяций (лекция № 8)

"Под экологической структурой популяции понимают определенное соотношение возрастных групп, определенное соотношение полов, сочетание оседлых животных с животными-мигрантами, наличие семейных, стадных и т. п. группировок. Чем сложнее структура популяции, тем выше ее приспособительные возможности. <...> Единство приспособительных реакций популяций осуществляется с помощью сложной системы сигнализации и связи, информирующей отдельных особей о состоянии популяции в целом. Эта система информации основана на экологических и физиологических реакциях животных на внешние стимулы самой различной природы (химические, изменение внешней среды, изменение частоты и степени внутривидовых контактов, звуковые и зрительные сигналы и т. п.). Совокупность этих реакций спаивает особей популяции в *единую функционирующую систему, обеспечивающую поддержание численности вида в разнообразной среде обитания* (курсив автора. - *Ремарка наша*)", - считал С.С. Шварц [Шварц, 1969, с. 14-15]. Схема теоретических конструкций этой концепции представлена на рис. 5.7

Одна из основных задач структурной организации популяций - это описание механизмов формирования агрегаций особей. Здесь в качестве примера теоретического осмысления агрегации особей следует указать на дискуссию между **В.Н. Сукачевым** и **Т.Д. Лысенко** в 40-50-х гг. прошлого века, в которой каждый приводил свои аргументы и давал свое толкование наблюдавшимся в природе феноменам.

Наконец, отметим, что большое число примеров возникновения мозаичности (агрегированности особей и неоднородностей горизонтального сложения растительных сообществ) приводится **Дж. Харпером** (John Lander Harper) и **Т.А. Работновым**. Назовем и одно из последних теоретических построений - *модель "карусели"*, предложенную в 1991 г. **Э. Ван-дер-Маарелем** (Eddy van der Maarel) и подробно рассмотренную в обзорах **Б.М. Миркина** и **Л.Г. Наумовой** [Миркин, Наумова, 1994, 1998, 2012]). Суть модели сводится к мелкомасштабным циклическим изменениям состава растительных сообществ в "ценомолекулах", что обеспечивает стабильность видового состава всего сообщества. При этом по характеру поведения видов в "карусели" различаются устойчивые "виды-наседки" (англ. *sitter*), "виды-партизаны" (англ. *guerilla*) с малым радиусом "нападения" на окружающее "ценомолекулу" сообщество (например, звербой (*Hypericum maculatum*)), виды, способные перемещаться на значительное расстояние (тысячелистник (*Achillea millefolium*), мятлик луговой (*Poa pratensis*)), и "виды гибкие" (англ. *phalanx*; злаки - белоус торчащий (*Nardus stricta*), овсяница (*Festuca rubra*) и др.).

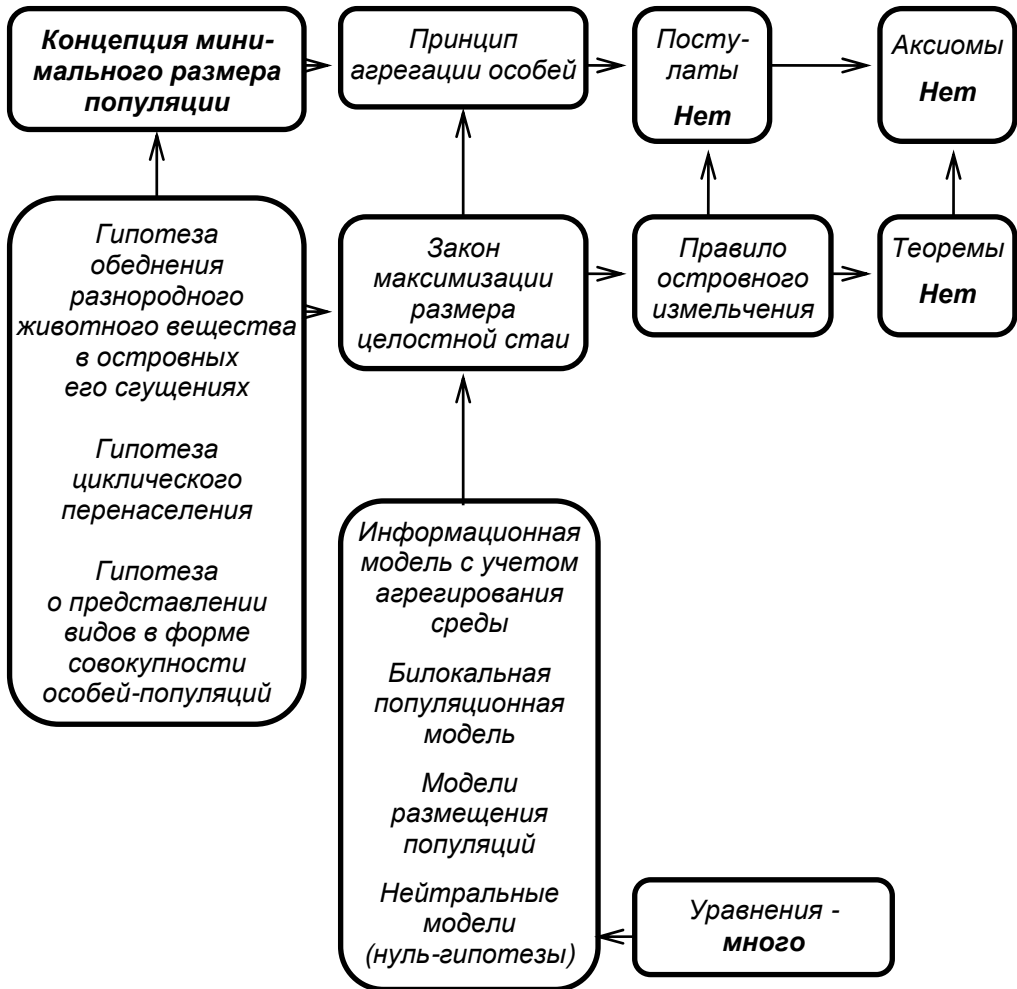


Рис. 5.7. Демэкология (структура)



Эдди Ван-дер-Маарель
(Eddy van der Maarel;
г. р. 1934)

В известной степени, в данной классификации заложены представления, высказанные еще в 1929 г. Дж. Уивером (John Ernest Weaver) и Ф. Клементсом (Frederic Edward Clements), об обратной зависимости способности к агрегации у растений от подвижности стадий расселения (семян, спор и т. д.). При этом, как замечают Миркин и Наумова, «"карусели" могут вызываться разными причинами - особенностями разрастания доминанта (как в случае с папоротником-орляком), изменением содержания азота в почве (как в "карусели" Теркингтона), лесо-

возобновительным процессом или целым комплексом причин, которые столь сложно взаимодействуют, что делают причины процесса "карусели" неинтерпретируемыми, особенно в травяных сообществах» [Миркин, Наумова, 1994, с. 17]. К этим причинам можно добавить влияние суточных и сезонных изменений погодных условий, особенности процессов размножения, локальные различия в местообитаниях и др.

Естественно, что вскрыть все многообразие комплекса причин (многие из которых стохастичны), воздействующих на формирование сообщества, нельзя (соотношение объяснительных и прогнозирующих функций теории). Однако путем упрощения можно выделить для теоретического анализа отдельные факторы, оказывающие основное влияние на формирование структуры растительных сообществ и популяций. Один из таких механизмов, объясняющий процесс формирования агрегации особей через "эффект зависимости от плотности", был предложен в 1931 г. американским зоологом У. Олли (Warder Clyde Allee). Только оторванность в этот период отечественной науки от "буржуазной" не позволила в дискуссии Сукачева и Лысенко использовать этот механизм. Сегодня можно констатировать, что при всей абсурдности аргументации сам принцип "гнездовой посадки леса" Лысенко не противоречил принципу Олли.

Рассмотрим теоретические конструкции данной концепции.

КОНЦЕПЦИЯ МИНИМАЛЬНОГО РАЗМЕРА ПОПУЛЯЦИИ состоит в том, что каждому виду свойственен специфический для него минимальный размер популяции, нарушение которого ставит под угрозу существование популяции, а иногда и вида в целом. Теоретическим вопросам оценки размера **минимальной жизнеспособной популяции** (МЖП) посвящен сборник работ "Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты", переведенный у нас в 1989 г. Редактор этого сборника **М. Сулей** подчеркивает, что "никакого единого общеприменимого значения или "волшебного числа" не существует. Каждый отдельный случай неповторим, но этого мало: численность, плотность МЖП и размещение их в пространстве предопределяются приемлемым уровнем риска" [Сулей, 1989, с. 15]. Кроме того, решая проблему МЖП, приходится учитывать проблемы масштаба и размерности (ареалы видов и структурную неоднородность популяций), естественные скорости замены субпопуляций (например, скорость замены мамонтовых деревьев рода *Sequoia* так мала, что эти субпопуляции переживают целые геологические эпохи), непостоянство условий окружающей среды, генетическую изменчивость, наследственность, катастрофы и пр. **Н.Ф. Реймерс**, например, указывает, что минимально эффективной популяцией крупных животных принято считать популяцию из 1000 особей, что обеспечивает сохранение 99% генетического разнообразия после 20 генераций [Реймерс, 1990].

Оценку жизнеспособности популяций Сулей рекомендует осуществлять для следующих категорий видов:

- для видов, представители которых своей жизнедеятельностью создают условия, необходимые для организмов ряда других видов;
- видов-мутуалистов, представители которых своей жизнедеятельностью повышают жизнестойкость (например, способствуют расселению или воспроизводству) других видов;
- хищников или паразитов, регулирующих численность популяций других видов, отсутствие которых ведет к падению в конечном счете видового разнообразия;
- видов, представители которых, с точки зрения человека, обладают духовной, эстетической, рекреационной или хозяйственной ценностью;
- редких или оказавшихся под угрозой исчезновения видов.

Данные категории видов основаны на житейском постулате "разнообразие - всегда во благо". При этом первые три являются сугубо *экологическими*, четвертая категория является элементом *рационального природопользования*, а пятая исходит, прежде всего, из этики и представлений о самостоятельной, изначально присущей видам ценности (*социальная категория*). В данном разделении легко просматривается и общее представление "блока экологических наук", показанное на схеме во "Введении".

ГИПОТЕЗА ОБЕДНЕНИЯ РАЗНОРОДНОГО ЖИВОТНОГО ВЕЩЕСТВА В ОСТРОВНЫХ ЕГО СГУЩЕНИЯХ Хильми: экосистема, "работающая" в среде с более низким уровнем организации, обречена на гибель или смену. "Постепенно теряя свою структуру, система через некоторое время растворится в окружающей среде", - считал ученый [Хильми, 1966, с. 272].

ГИПОТЕЗА ЦИКЛИЧЕСКОГО ПЕРЕНАСЕЛЕНИЯ: в определенных (особо благоприятных) условиях популяции оказываются в состоянии перенаселения, т. е. их численность выходит за пределы, обусловленные емкостью среды; причем такие "прорывы" некоторых популяций происходят через регулярные промежутки времени. Примером могут служить вспышки численности саранчи (*Chortoicetes terminifera*) в сухих злаковниках Южной Австралии (каждые 30-40 лет; первая вспышка зарегистрирована в 1845 г.). На востоке Австралии нашествия саранчи еще более часты - здесь антропогенная деятельность человека (особенно выпас овец) создает условия, где сочетание почвы и растительности благоприятствуют размножению и росту популяции саранчи, что отмечал в 1957 г. создатель акридологии (учения о саранчевых) **Б.П. Уваров**. В Альпах у листовенничной листовертки (*Zeiraphera griseana*) цикл роста численности популяции (до 10 тысяч раз) наблюдается примерно раз в 10 лет [Baltensweiler, 1964].



**Борис Петрович
Уваров**
(1888 - 1970)

Максимум численности клеста (*Loxia curvirostra*) наблюдается в Финляндии приблизительно раз в 3 года и совпадает с урожаем еловых шишек, семенами которых этот вид питается.

Еще одним примером могут служить циклические сукцессии. Так, у берегов Перу наблюдается трансгрессия теплых вод к югу, известная под названием "Ниньо". При этом теплые воды вытесняют с поверхности холодные раз в 7 лет [Дажо, 1975], температура воды повышается в среднем на 5 С, изменяется соленость, происходит по цепочке гибель планктона, рыб, морских птиц (особенно бакланов), что приводит к циклическим сукцессионным изменениям.

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



**Сергей Сергеевич
Четвериков**
(1880 - 1959)

В большинстве пособий по экологии и фитоценологии обсуждаются лишь три типа размещения особей в пространстве - *равномерное* (**a**; см. далее рис. 5.8), *случайное* (**b**) и *групповое*, или *агрегированное* (**d**). Более полной представляется классификация, показанная на схеме, которая основана на двух альтернативных критериях: "стохастичность - детерминированность" и "равномерность - неравномерность" [Миркин, Розенберг, 1978; Уиттекер, 1980]. Тогда выделяются следующие типы:

- *детерминированное равномерное* (**a**; регулярное - распределение достаточно высоких деревьев в лесу, кроны которых образуют часть общего полога или искусственные лесопосадки);
- *стохастическое равномерное* (**b**; случайное - распределение моллюска *Mulinia lateralis* в илистых наносах приливной зоны [Jackson, 1968]);
- *детерминированное неравномерное* (**c**; ложноконтагиозное - "гнездовые посадки леса", узор из цветов на газоне);
- *стохастическое неравномерное* (**d**; контактиозное - распределение лабазника обыкновенного [*Filipendula vulgaris*] на остепненных лугах Южного Урала [Миркин, Розенберг, 1977]).

Установление типа размещения, степени агрегированности, размеров и продолжительности сохранения групп организмов (особей-популяций, по Четверикову) необходимо для понимания природы популяции и для более точного измерения ее плотности.

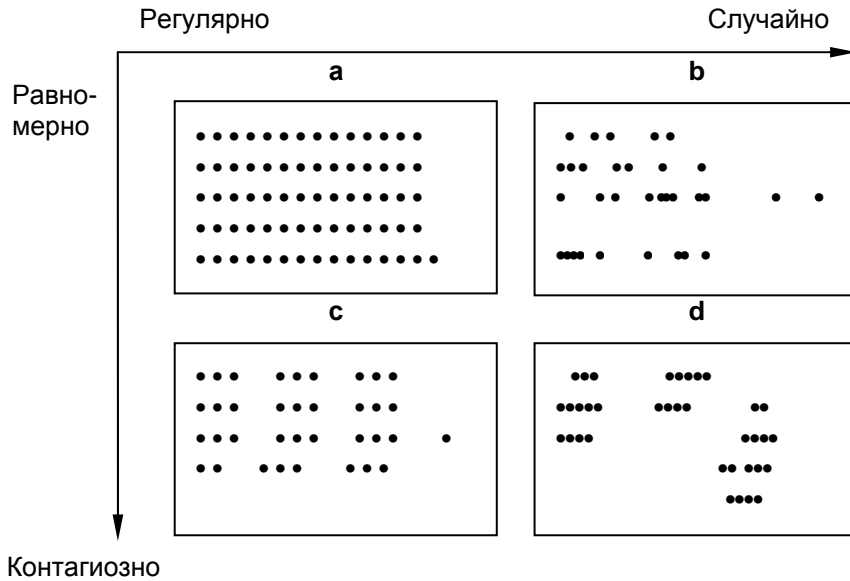


Рис. 5.8. Типы размещения особей в пространстве

ПРИНЦИП АГРЕГАЦИИ ОСОБЕЙ Олли: скопление особей популяции, с одной стороны, усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, с другой - приводит к повышению способности группы в целом к выживанию. Таким образом, как "перенаселенность", так и "недонаселенность" может выступать в качестве лимитирующего фактора. Так, группа растений способна более эффективно противостоять ветру или уменьшать потери воды, чем отдельные особи, но вместе с тем, в группе усиливается конкуренция за свет и элементы минерального питания [Одум, 1986]. Принцип сформулирован американским экологом Уардом Олли в 1931 г.

Лучше всего положительное влияние объединения в группу сказывается на выживании животных: стай рыб (выдерживают более высокие токсические нагрузки, большая эффективность в поисках агрегированной пищи), колониальных птиц (неспособность размножаться при уменьшении колонии птиц ниже некоторой границы), общественных насекомых (рой пчел способен в группе выдерживать температуры, от которых отдельные особи погибли бы в изоляции) и т. д. Принцип Олли постулирует [Одум, 1975, с. 270]: "Начала общественной организации, в разной степени развитой у животных и достигающей кульминации у человека (что, как мы очень надеемся, важно для выживания!)". С этих позиций

"городская агрегация" (с учетом, конечно, специфики биологического и социального уровней организации) благоприятна для человека только до определенных размеров города, что ставит на повестку дня вопрос об определении оптимальной величины городского поселения (в зависимости от величины природно-ресурсного потенциала территории и возможной антропогенной нагрузки на нее - примером могут служить комплексные исследования эколого-экономической системы г. Тольятти [Розенберг и др., 1995]).

ЗАКОН МАКСИМИЗАЦИИ РАЗМЕРА ЦЕЛОСТНОЙ СТАИ Флейшмана - следствие из математических формализмов **ИНФОРМАЦИОННОЙ МОДЕЛИ С УЧЕТОМ АГРЕГИРОВАНИЯ СРЕДЫ**. Построенная для оптимизационного описания стайного поведения рыб (ясно, что в условиях агрегированности пищи-среды очень маленькая стая не сможет эффективно ее обнаружить, а очень большая стая не сможет прокормиться; таким образом, должен существовать оптимум по размеру стаи в зависимости от характеристик агрегированности пищи и "информационной обеспеченности" рыб), эта модель позволяет интерпретации и более общего экологического плана (например, для популяции растений). В основе модели **Б.С. Флейшмана**, разработанной в 1977 г., лежат следующие гипотезы:

- система (m -стая или популяция растений) состоит из m элементов (m особей);
- элементы m -системы находятся во взаимоотношениях друг с другом и под воздействием факторов среды;
- среда (B), в которой функционирует эта m -система, имеет размерность α (α -мерная экологическая ниша или α -мерное пространство ресурсов) и состоит из двух частей: полезной B_1 и вредной B_2 для m -системы (по-видимому, подобное разделение экологической ниши для популяций и рыб, и растений вполне приемлемо);
- интенсивность сигнала-воздействия $E(x)$ с ростом расстояния x от источника затухает (по экспоненте или по показательному закону), а вероятность обнаружения сигнала-воздействия не зависит (при $x \rightarrow x_0$) от вида зависимости $E(x)$;
- задается "потенциальный рацион" особи, который представляет собой показатель доступности ресурса, отражает внутривидовую конкуренцию и лимитирующее влияние процесса расселения;
- наконец, рассматриваются два режима поиска пищи (l - расстояние между центрами агрегации пищи; r_m - радиус уверенного обнаружения пищи стаей): "зрячий облов" ($l < r_m$) и "слепой рыск" ($l > r_m$).

Данные гипотезы позволяют оценить размер m -системы (m -стаи) при оптимизации ряда ее параметров (максимизация вероятности целостности m -системы, минимаксная защита от губительных воздействий среды (взаимодействие "хищник - m -система"), оптимизация потребления агрегированных в среде ресурсов m -системой).

БИЛОКАЛЬНАЯ ПОПУЛЯЦИОННАЯ МОДЕЛЬ "эффекта Олли" - модель конкуренции с учетом диффузионного обмена между двумя идентичными по своим экологическим характеристикам местообитаниями [Домбровский, Маркман, 1983] дает объяснение феномена агрегации, по Олли.

Выше (раздел 5.2; см. рис. 5.6b) уже анализировалось уравнение роста с немонотонной кривой Олли. Именно это уравнение было использовано **Ю.А. Домбровским** и **Г.С. Маркманом** для создания билोकальной популяционной модели "эффекта Олли". Модель описывает некоторые качественные закономерности распределения и пространственной структурированности (агрегированности) популяций в предположении, что перемещение особей в пространстве подчиняется простейшему диффузионному закону:

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

где L - нижняя критическая численность популяции;

K - емкость среды; D - коэффициент диффузии, определяемый подвижностью особей (например, в рамках модели "карусели" Ван-дер-Маареля).

В приведенной формулировке ограниченное, устойчивое, пространственно неоднородное решение данного уравнения носит название "диссипативная структура" [Пригожин, 1985], обозначая состояние, обладающее пространственной и временной упорядоченностью, в организации которой принимает активное участие процесс диффузии. Заметим, что **Ю.М. Свирежев**, сохраняя в экологии понятие "диссипативная структура", хорошо известное в химии, теории морфогенеза, неравновесной термодинамике, считает, что более правильно было бы называть эти диссипативные структуры "пространственно неоднородными стационарными структурами".

Проведенный анализ [Домбровский, Маркман, 1983; Свирежев, 1987] показал, что при малом коэффициенте диффузии D в вольтерровской модели существуют две точки устойчивого равновесия, в одной из которых плотность особей стремится к насыщению, а в другой происходит вымирание. С ростом D наблюдается выравнивание распределения и диссипативная структура исчезает. В рамках модели "карусели" этот результат описывает пространственно-временное изменение "видов-партизан".

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

В монографии [Бигон и др., 1989] на многочисленных примерах продемонстрирована эффективность сравнения реальных сообществ с нейтральными моделями (общепризнано, что статистически гораздо легче отвергнуть гипотезу об

отсутствии того или иного эффекта, чем подтвердить его наличие). Если реальное сообщество, находящееся под воздействием некоторого фактора, не будет достоверно отличаться (в соответствии с некоторой мерой) от искусственно перегруппированного сообщества с нивелированием этого фактора, то гипотезу о влиянии этого фактора следует отвергнуть. Выбор нуль-гипотезы - дело творческое, на что аргументированно указывал еще в 1970 г. **В.С. Смирнов**: "Выдвижение нуль-гипотезы предшествует непосредственной математической обработке и предопределяет способ обработки".

Как известно, "применение нейтральных моделей полезно тем, что требует вдумчивого анализа данных и может уберечь от чересчур поспешных выводов. И все же этот подход никогда не заменит детального изучения экологии вида в природе или полевых экспериментов, направленных на выявление конкуренции путем повышения или сокращения обилия видов. *Нейтральные модели могут быть лишь одним из средств, используемых синэкологами* (выделено нами. - *Ремарка наша*)" [Бигон и др., 1989, т. 2, с. 248].

ПРАВИЛО ОСТРОВНОГО ИЗМЕЛЬЧЕНИЯ - особи млекопитающих видов животных, обитающих на островах, как правило, мельче таких же материковых особей, живущих в аналогичных условиях. Данное правило имеет немало исключений, но в среднем оказывается весьма корректным. Примерами островной карликовости являются следующие, виды, преимущественно вымершие:

- человек флоресский (*Homo floresiensis*), найденный на о. Флорес, Индонезия (иногда этот вид называют "хоббитами" по аналогии с существами, придуманными Дж. Р. Р. Толкином (John Ronald Reuel Tolkien; 1892-1973);

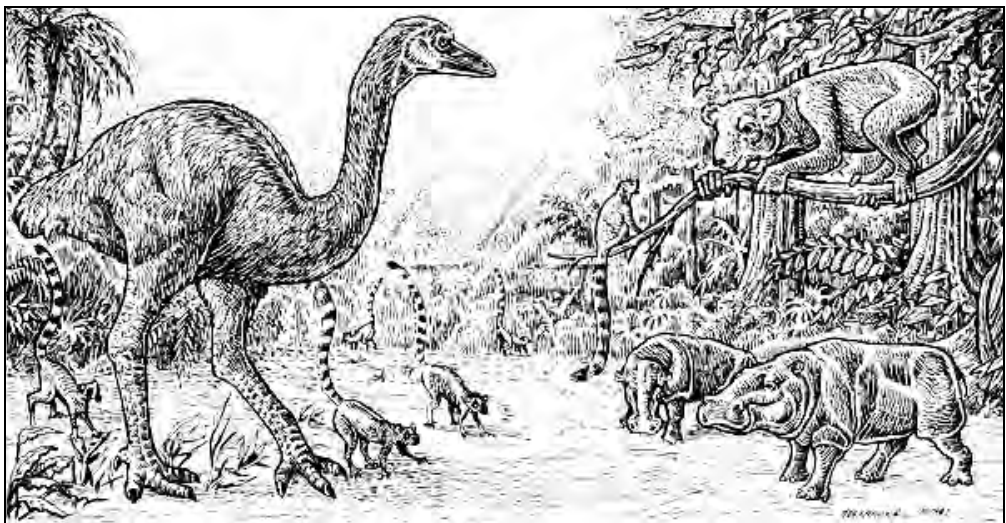


Рис. 5.9. Мадагаскарские "карлики" и "великаны"

URL: <http://forum.zoologist.ru/viewtopic.php?id=406&p=2>.

- мадагаскарские бегемоты и карликовые бегемоты на средиземноморских островах (рис. 5.9);

- ископаемые карликовые слоны (в том числе, например, кипрский карликовый слон (масса до 200 кг), а также аналогичные виды на островах Крит, Мальта и Сардиния; подвид азиатского слона на о. Борнео, карликовый мамонт на Канальных о-вах и о. Врангеля);

- хондосский японский волк (*Canis lupus hodophilax*; вымерший вид);

- островная лисица (*Urocyon littoralis*) на Канальных о-вах (вблизи Калифорнии);

- северные олени на архипелаге Шпицберген.

Тенденция к островной карликовости наблюдается также у енотов, кроликов и свиней. Ей подвержены также некоторые виды змей.

У птиц и рептилий, напротив, наблюдается "островной гигантизм". Самые крупные птицы, которые когда-либо существовали на Земле, были обитателями островов: эпиорнисы (*Aepyornis*) на Мадагаскаре и моа (род *Dinornis*) в Новой Зеландии, которые достигали трехметровой высоты и весили до 250 кг (в уникальной природе Новой Зеландии, не знавшей млекопитающих (кроме трех видов летучих мышей, один из которых вымер в 1965 г.), моа занимали экологическую нишу крупных копытных; последние представители этих птиц вымерли (были уничтожены переселенцами) примерно к началу XVIII в.). Гигантизм у данных нелетающих птиц является результатом мутаций, приведших к сверхразвитию гипофиза. Островной гигантизм встречается не только среди животных, но и среди растений. Так, на Сахалине растет горец сахалинский (*Polygonum sachalinense*); многие другие сахалинские растения также отличаются гигантизмом. Некоторые виды кустарников и трав на островах не уступают своими размерами небольшим деревьям, например, подорожник древовидный (*Plantago arborescens*) с Канарских о-вов.

Повторим:

1. Какие изменения происходят в популяциях разных видов в ответ на увеличение их плотности?

2. У всех ли видов можно ожидать "взрывов" численности популяций при отсутствии врагов?

3. Дайте характеристику внутривидовым группировкам - стаи, стада, колонии, гарема.

Темы для дискуссий

- Эффект Олли и "гнездовые посадки" Лысенко - в чем сходство и различия?

- Связь правила островного измельчения с размерами особо охраняемых природных территорий.

- Следует ли учитывать принцип агрегации Олли и размер городского поселения?

5.2.3. Взаимодействие популяций (лекция № 9)

Циклические изменения плотности популяции объясняются следующими причинами [Одум, 1975]: метеорологическими (см. раздел 5.1), взаимодействием популяций одного (конкуренция) и разных трофических уровней (хищник - жертва), случайными флуктуациями. Классификация взаимодействий популяций двух видов была предложена первоначально для социальных систем Э. Хэскелом (Edward F. Haskell) в 1949 г. и адаптирована для экосистем в 1952 г. П. Беркхолдером (Paul R. Burkholder) (рис. 5.10).

		Вид А		
		Биотическое воздействие на вид В		
		положительное (+)	нейтральное (0)	отрицательное (-)
Вид В	(+)	++	+0	+-
	(0)	0+	00	0-
	(-)	-+	-0	--

Рис. 5.10. Классификация взаимодействий популяций

Полный перебор всех возможных ситуаций позволяет выделить следующие типы основных взаимодействий.

- **Конкуренция (интерференция)**, непосредственное взаимодействие (-,-) - прямое подавление обоих видов в добывании ресурсов.

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

До последнего времени попытки дать однозначное толкование (определение) понятия "конкуренция" не увенчались успехом - только по отношению к фитоценотической конкуренции можно указать различные точки зрения. Так, **Дж. Грайм** (John Philip Grime) рассматривает конкуренцию как способность захватывать ресурсы; **Д. Тильман** (David Tilman) - как способность потреблять ресурсы в условиях их дефицита; **К.А. Куркин** - как борьбу за один ресурс (*парциальная конкуренция*) и за всю совокупность ресурсов (*интегральная*), отмечая, что усиление конкуренции за один вид ресурсов может ослаблять конкуренцию за остальные; **А.Г. Боголюбов** - как процесс перераспределения популяциями разных видов (субъектов конкуренции) данного трофического ресурса (объекта конкуренции); **Дж. Майнард Смит** (John Maynard Smith) - как возможность каждого из видов оказывать подавляющее действие на рост другого вида; **Т.А. Работнов** под конкуренцией понимает недостаток ресурсов, необходимых для нормальной жизнедеятельности всех растений, входящих в состав фитоценоза. Добавим к этому определение конку-

ренции, данное еще в 1939 г. **Ф. Клементсом** (Frederic Edward Clements) и **В. Шелфордом** (Victor Ernest Shelford), а также **Ч. Бёрчем** (Louis Charles Birch) в 1957 г. Таким образом, более конструктивным представляется определение понятия "конкуренция" в каждом конкретном случае.

Термины "эксплуатация" и "интерференция" были предложены **Т. Парком** (Thomas Park) в 1954 г., но еще в 1947 г. **В.С. Ивлев** различал "*простую*" и "*осложненную*" конкуренцию. Примером эксплуатации может служить конкуренция планктонных водорослей за биогенные элементы. Интерференция, как правило, наблюдается в природе в сочетании с эксплуатацией - из двух видов ряски (*Lemna polyrrhiza* и *L. gibba*), хорошо растущих в чистых культурах (причем, *L. polyrrhiza* наращивает биомассу быстрее), в условиях конкуренции при смешанном культивировании побеждает медленно растущая *L. gibba*.

- **Аменсализм (-,0)** - одна популяция подавляет другую, но сама не испытывает отрицательного влияния (подавление жизнедеятельности бактерий плесневыми грибами, продуцирующими антибиотики; влияние деревьев-доминантов на виды мохового и травяного ярусов).

- **Нейтрализм (0,0)** - ни одна из популяций не оказывает на другую влияния (например, обитающие в одной экосистеме растительоядные и хищные насекомые, не связанные друг с другом отношениями конкуренции или питания); истинный нейтрализм в природе крайне редок (если вообще существует), так как неизбежно должен проявляться *первый из законов-афоризмов Б. Коммонера* (Barry Commoner): *все связано со всем остальным* (everything is connected to everything else).

- **Паразитизм (+,-)** - отношение между организмами, когда вид-паразит использует особей другого вида-хозяина в качестве среды обитания (среда I порядка), посредника своих взаимоотношений с окружающей средой (среда II порядка) и источника пищи в виде соков тела, тканей или переваренной пищи своего вида-хозяина с нанесением ему вреда, но без умерщвления; различают **облигатных паразитов** (не способных жить и / или размножаться вне хозяина; например, вирусы или кишечные паразиты - аскариды, солитеры и пр.) и **факультативных** (некоторые стадии своего развития они способны осуществлять самостоятельно, без хозяина).

Паразитизм - сложное и универсальное биологическое явление, широко распространенное в живой природе и проявляющееся на разных уровнях организации живого - от биохимического и цитогенетического до экосистемного. По данным **А.А. Шигина**, в глазах позвоночных животных на сегодня зарегистрировано более 100 видов (!) только гельминтов, причем более половины из них приходится на долю паразитов пресноводных рыб [Шигин, 1996]. К паразитам относится около 55 тыс. видов простейших, 7 тыс. видов членистоногих, 20 тыс. видов гельминтов. Таким образом, на один вид хозяина приходится десятки видов паразитов, даже без учета вирусов и прокариот. Хорошим

примером этому могут служить рыбы: для плотвы известно 119 видов паразитов, для леща - 114, для щуки - 74 и т. д. [Шульман, Евланов, 1995].

Подавляющее большинство прокариот слабо изучено на зараженность их вирусами, и только последние свободны от паразитов. К сожалению, именно они - это сплошь паразиты и подавляющее их большинство еще не открыто.

Среди цветковых паразитных растений наиболее распространены **полупаразиты** - их почти в 4 раза больше, чем полных паразитов: известно 1904 вида полупаразитных растений, относящихся к 83 родам и 8 семействам. Особенно много их в семействах ремнецветных (*Lorranthaceae*) - около 1000 видов, норчниковых (*Scrophulariaceae*) - около 500 видов и санталовых (*Santalaceae*) - около 400 видов. Известно 518 видов цветковых растений - полных паразитов, относящихся к 52 родам и 9 семействам. Больше всего таких видов среди заразиховых - около 150 видов, баланофоровых - примерно 110 видов, повиликовых - 100 видов [Работнов, 1983].

Велика функциональная группа грибов-паразитов, которые паразитируют как на надземных, так и на подземных органах растений. Интересна роль грибов-паразитов во взаимоотношениях между животными и растениями. Поражение некоторыми паразитными грибами растений снижает (или даже исключает) их поедание животными. **Дж. Харпер** [Harper, 1977] описывает противоположную ситуацию: дикобраз предпочитает поедать деревья, пораженные корневым паразитным грибом *Leptarium*, так как их ветви становятся более богатыми сахарами и крахмалом.

Все сказанное заставляет вслед за **Л. Граффом** и **О. Линстовом** прийти к выводу, что "паразитизм - явление столь же древнее, как сама жизнь на Земле" [Графф, Линстов, 1910, с. 12].

• **Хищничество (+,-)** - питание животными (с их поимкой и, как правило, умерщвлением; т. е. питание не падалью); популяция хищника обычно меньше популяции жертвы; различают **хищников первого порядка** (нападают на "мирных" животных - травоядных, насекомоядных и др. (например, планктоноядные рыбы, божья коровка, большинство пауков, лисица и пр.)) и **хищников второго порядка** (в качестве жертвы выступают более слабые хищники (например, окунь для щуки)).

Выше дано, если можно так сказать, "традиционное" определение хищничества. В качестве хищников рассматривают и животных, питающихся представителями близких систематических видов (групп). Например, окунь, щука, судак - хищники, питающиеся другими рыбами, а карась и плотва - не хищники, хотя и питаются некоторыми животными (беспозвоночными). К хищникам не относят насекомоядных позвоночных - амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, но к ним причисляют членистоногих, нападаю-

• **Мутуализм**¹ (+,+) - *облигатное взаимодействие*, полезное для обеих популяций; возникает чаще всего между организмами с сильно различающимися потребностями, так как в противном случае неизбежно должна появиться конкуренция или другие отрицательные проявления борьбы за сходные ресурсы (например, азотфиксирующие бактерии и бобовые растения, животные и обитающие в их желудке и кишечнике микроорганизмы).

Конкуренция может быть внутривидовой и межвидовой. Принципиально внутривидовая и межвидовая конкуренции не различаются, хотя отмечается, что конкуренция между особями одного вида более "мягкая", чем между разными (возможны и исключения - например, злаки "смягчают" конкуренцию бобовых). Отметим также, что если популяция достаточно сильно дифференцирована по размеру особей, то внутривидовая конкуренция является асимметричной: более крупные особи будут в большей степени влиять на мелкие, чем наоборот; это можно рассматривать как вариант *внутривидового аменсализма*. Большой цикл экспериментальных работ по исследованию внутривидовой конкуренции провел в 30 - 50-х гг. XX в. **В.Н. Сукачев**.



**Владислав Иванович
Василевич**
(г. р. 1935)

Важный момент оценки взаимоотношений видов подчеркивает **В.И. Василевич**: "Не только общая плотность посева и соотношение численности видов, но и характер размещения растений по площади оказывает влияние на интенсивность конкурентных взаимоотношений между растениями. В результате возникает большое число возможных вариантов эксперимента, каждый из которых дает несколько иные показатели взаимоотношений одной и той же пары видов; если же учесть, что и экологические условия (удобрение, увлажнение и пр.) также оказывают влияние на напряженность конкурентных отношений между видами, то становится ясным, что оценка взаимоотношений в отдельном варианте - весьма относительная характеристика" [Василевич, 1988, с. 77]. Аналогичный вывод содержится и у **М. Гилпина** [Michael E. Gilpin] применительно к проблеме "минимальной жизнеспособной популяции".

Рассмотрим теоретические конструкции данной концепции (рис. 5.11-5.15).

¹ Термин "симбиоз" иногда употребляется как синоним мутуализма, иногда с включением в него комменсализма и паразитизма [Злобин, 1994]. Учитывая, что "симбиоз" означает "совместная жизнь", **Ю. Одум** рекомендует использовать его в широком смысле, безотносительно к природе взаимосвязи [Одум, 1975, 1986].



Рис. 5.11. Взаимодействие популяций

КОНЦЕПЦИЯ (ТЕОРИЯ) ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА Дарвина. В 1859 г.

Ч. Дарвин (Charles Robert Darwin) опубликовал классический труд "Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь" - выдающееся естественно-научное открытие XIX в. Сходные идеи высказывали многие (в первую очередь, британские) ученые -

В. Уэллс (William Charles Wells; 1813 г.), **П. Мэтью** (Patrick Matthew; 1831 г.), **Э. Блайт** (Edward Blyth; 1835 г.), **А. Уоллес** (Alfred Russel Wallace; 1858 г.), но только Дарвин сумел синтезировать на основе многочисленных наблюдений стройную теорию. Естественный отбор (выживание наиболее приспособленных и гибель наименее приспособленных генотипов под влиянием естественных условий среды, изменение частоты генетических признаков в результате избирательного выживания и размножения особей, наиболее приспособленных к данным условиям среды), по Дарвину, обусловленный влиянием на организмы факторов окружающей среды, наряду с наследственной изменчивостью является важнейшим движущим фактором эволюции.

Биологическая разнокачественность особей в популяции и ограниченность ресурсов жизнеобеспечения служат предпосылкой борьбы за существование, в ходе которой и реализуется естественный отбор. Естественный отбор выступает в двух основных формах: **движущий естественный отбор** (по Дарвину), когда при изменениях внешней среды предполагается сохранение только таких изменений, которые возникают и полезны организму при данных жизненных условиях, и **стабилизирующий отбор** (по **И.И. Шмальгаузену**), когда при постоянных условиях среды из популяций элиминируются сильно отклоняющиеся от среднего фенотипы, а также гены, вызывающие такие отклонения.

Отрицательные взаимодействия (паразитизм, хищничество, конкуренция, аменсализм) со временем становятся менее заметными при условии достаточно долгой стабильности и пространственной протяженности экосистемы за счет взаимного приспособления популяций. В качестве примера укажем на данные **Д. Пайментела** и **Ф. Стоуна** [Pimentel, Stone, 1968] по адаптации гомеостаза системы "паразит - хозяин" (оса *Nasonia vitropennis* - домашняя муха *Musca domestica*): сильные колебания численности происходят в начальный момент создания системы "паразит - хозяин" (впервые посаженные вместе дикие особи), но амплитуда колебаний численности заметно уменьшается для популяций, взятых из колоний, где эти виды существовали на протяжении двух лет.

ГИПОТЕЗА АБИОТИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ, в известном смысле, "симметрична" гипотезе биоценотической регуляции численности популяции, и ее различные проявления подробно были рассмотрены выше в разделе 5.1.

ГИПОТЕЗА БИОЦЕНОТИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ Фридерикса: регуляция численности популяции есть следствие совокупности всех взаимодействий абиотических и, особенно, биотических факторов на уровне экосистемы. Гипотеза предложена в 1927 г. **К. Фридериксом**

(Karl Friedericks). Так, учитывая, что масса наземных растений велика и на нее приходится основная доля всего живого вещества в биосфере, **Н. Хэйрстон** и его соавторы [Hairston et al., 1960] предположили, что численность фитофагов лимитируется не нехваткой пищи, а механизмами, срабатывающими на более низком уровне плотности (например, прессом хищников или паразитов).

ГИПОТЕЗА ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ Кристиана - Дейвиса [Christian, Davis, 1964; Дедю, 1990]: регуляция численности популяции млекопитающих есть следствие их социального поведения и объясняется эндокринными реакциями на увеличение ее плотности, проявляющимися в виде стресса или усиления агрессивности особей. Гипотеза предложена в 1964 г. **Дж. Кристианом** (John J. Christian) и **Д. Дейвисом** (David E. Davis). Особенно наглядно проявляется эта гипотеза для хищников, так как они достаточно легко могут подорвать свои пищевые ресурсы. Регулирующим механизмом в этой ситуации выступают поведенческие реакции по ограничению плотности.

ПРИНЦИП ВНЕЗАПНОГО УСИЛЕНИЯ ПАТОГЕННОСТИ: эпидемии, эпизоотии и эпифитотии вызываются следующими причинами:

- внезапным или быстрым вселением организма с потенциально высокой скоростью роста в экосистему, в которой механизмы регуляции численности этого нового вида отсутствуют или малоэффективны;
- резкими или очень сильными изменениями среды, приводящими к уменьшению энергии, необходимой для регуляции по принципу обратной связи;
- каким-либо иным образом, нарушающим способность системы к саморегуляции.

Возникновения эпизоотий и эпифитотий во многих случаях обусловлены деятельностью человека, который сознательно (а чаще всего неумышленно) нарушает природное равновесие в экосистемах в слишком больших масштабах и катастрофически быстро, создавая отрицательные взаимодействия.

Классическим примером, иллюстрирующим указанный принцип, является поражение американского каштана (*Castanea dentata*) в районе Аппалачинских гор завезенным из Китая в 1904 г. паразитическим грибом *Endothia parasitica* (за 50 лет были уничтожены все крупные деревья).

ПРИНЦИП КОНКУРЕНТНОГО ИСКЛЮЧЕНИЯ Гаузе: два вида не могут существовать в одной и той же экологической нише, если их экологические потребности совпадают. Данный принцип был сформулирован и экспериментально доказан на примере конкуренции двух видов инфузорий (*Paramecium aurelia* и *P. caudatum*) в 1934 г. **Г.Ф. Гаузе**. В рамках вольтерровской модели

конкуренции (см. ниже) результат конкуренции определяется следующими соотношениями - закон конкуренции Лотки-Вольтерры:

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

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

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

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

Первые три варианта и интерпретируются как *принцип конкурентного исключения Гаузе*; последний случай представляет особый интерес, так как оба вида выживают при равновесном существовании (в этом случае каждый вид ограничивает собственный рост в большей степени, чем рост популяции другого вида, т. е. внутривидовая конкуренция в данном случае имеет преимущество над межвидовой).

В рамках математической теории трофической конкуренции [Боголюбов, 1989] *принцип конкурентного исключения Гаузе* формулируется с указанием ряда специфических условий:

- виды конкурируют и только конкурируют друг с другом;
- виды не производят ингибиторов или стимуляторов своего роста и возобновления;
- удельные скорости роста и возобновления популяций не зависят от их плотностей;
- удельные скорости элиминации (отмирания) популяций не зависят от их плотности;
- скорости поступления или возобновления ресурсов - постоянные положительные величины;
- все трофические ресурсы химически не взаимодействуют друг с другом;
- физические условия среды постоянны и не выходят за границы толерантных диапазонов конкурирующих видов.

При соблюдении названных условий *принцип конкурентного исключения Гаузе* формулируется следующим образом.

Если скорости поступления ресурсов таковы, что рост и возобновление всех конкурирующих видов лимитируются единственным и общим для всех трофическим ресурсом, их длительное сосуществование невозможно и из первоначального состава видов выживает не более одного.

На рис. 5.12 представлены результаты классических экспериментов Гаузе по подтверждению справедливости принципа конкурентного исключения, которые приводятся практически во всех пособиях по экологии.

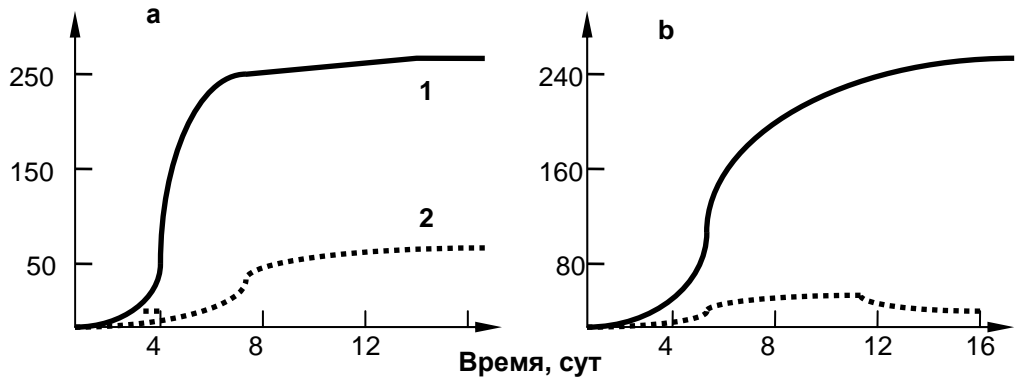


Рис. 5.12. Динамика популяций *Paramecium aurelia* (1) и *P. caudatum* (2) при культивировании:
 а - изолированном; б - смешанном

Приведем еще одну очень наглядную иллюстрацию [Miller, Spoolman, 2011, p. 107], которая демонстрирует процесс раздела экологических ниш между пятью видами славков (см. рис. 5.13), который описал **Р. Мак-Артур** [MacArthur, 1958] почти 60 лет тому назад. Результат очень нагляден и не требует комментариев. Каждый вид минимизирует конкуренцию за пищу с другими, затрачивая, по крайней мере, половину своего времени кормления в "непересекающихся" с другими видами частях деревьев.



Рис. 5.13. Размещение пяти видов насекомоядных славков в еловых лесах штата Мэн (США)

ПРИНЦИП СОСУЩЕСТВОВАНИЯ ("парадокс" Хатчинсона): два вида могут сосуществовать в одной экологической нише, естественный отбор может благоприятствовать их сосуществованию, и они способны коэволюционировать в одном и том же направлении. **Н.С. Абросов** и **В.Г. Боголюбов** приводят мно-



**Николай Сергеевич
Абросов**
(1947 - 1998)



**Александр Григорьевич
Боголюбов**
(1954 - 2005)

жество моделей, описывающих разные механизмы обеспечения сосуществования конкурирующих популяций (ингибирующее действие метаболитов - аллелопатия, альтернативное действие субстратов и ингибиторов, временная и пространственная неоднородность субстрата и пр.), что дает им «основание считать, что "парадокс" Хатчинсона

отсутствует» [Абросов, Боголюбов, 1988]. Иными словами, то, что в рамках общей экологии воспринимается как некий парадокс (нарушение принципа Гаузе), на самом деле, особенно для растительных сообществ, является правилом, т. е., по-видимому, можно говорить о *сосуществовании популяций не в идентичных, а в очень близких экологических нишах.*

ЗАКОНЫ КОНКУРЕНЦИИ Лотки - Вольтерры (Alfred James Lotka & Vito Volterra) и **ЗАКОНЫ СИСТЕМЫ "ХИЩНИК - ЖЕРТВА" Вольтерры** - следствия из математических формализмов (моделей, рассматриваемых ниже), описывающих взаимодействие популяций.

МОДЕЛЬ КОНКУРЕНЦИИ Лотки - Вольтерры:

$$dN_1 / dt = r_1 * N_1 * [(K_1 - N_1 - a_{12} * N_2) / K_1];$$

$$dN_2 / dt = r_2 * N_2 * [(K_2 - N_2 - a_{21} * N_1) / K_2];$$

МОДЕЛЬ СИСТЕМЫ "ХИЩНИК - ЖЕРТВА" Вольтерры:

$$dN_1 / dt = N_1 * (r_1 - b * N_2);$$

$$dN_2 / dt = N_2 * (k * b * N_1 - m),$$

где $N_i(t)$ - плотность популяций i в момент времени t (в системе "хищник - жертва", $i = 1$ - "жертва", $i = 2$ - "хищник");

r_i - скорость экспоненциального роста популяций;

K_i - максимально допустимая плотность популяции (емкость экологической ниши);

a_{ij} - коэффициенты конкуренции;

m - коэффициент естественной смертности хищников;

b - коэффициент хищничества;

$k < 1$ - доля энергии, содержащейся в биомассе жертвы, которую хищник расходует на воспроизводство.

Из учебника в учебник по экологии переключивается пример классической системы "хищник - жертва" - циклические изменения численности зайца (*Lepus americanus*) и рыси (*Felis canadensis* [*Lynx lynx*]) в Канадской Арктике, представленные по результатам статистики заготовок пушнины "Компанией Гудзонова залива" с 1845 по 1935 г. (рис. 5.14).

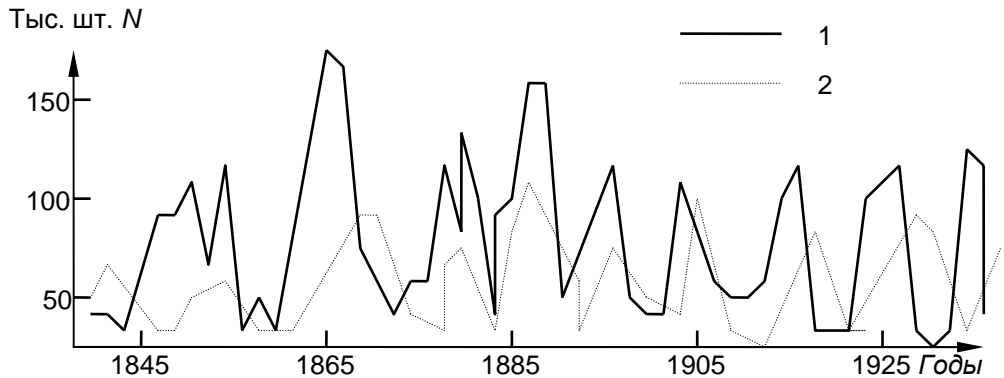


Рис. 5.14. Циклические колебания популяций зайца (1) и рыси (2) по данным о числе N заготовленных шкурок



Рис. 5.15. Пример системы "хищник - жертва"

URL: <http://animalbox.ru.xsph.ru/animals/rys-obyknovennaya-felis-lynx>.

Подчеркнем фундаментальное различие между жертвой и хищником: "*рысь бежит за своим ужинком, а заяц - за своей жизнью*" (рис. 5.15). Именно по этой причине статистическое распределение контактов для жертвы - это распределение редких событий (такая встреча обычно означает гибель жертвы), а для хищ-

ников - распределение ближе к нормальному, что позволяет действовать им в более широких пространственно-временных границах.

Всегда представлялось заманчивым получить удовлетворительное (качественное и количественное) описание динамики системы типа "рыси - зайцы", однако такого рода попытки (например, [Leigh, 1968; Gilpin, 1973; Gomata, 1974]) дали "невероятно плохие" результаты, что нашло отражение даже в названии статьи **М. Гилпина** 1973 г.: "Едят ли зайцы рысей? (Do hares eat lynx?)". Попытки усовершенствовать модель Вольтерры и привлечение дополнительной информации по солнечной активности, данных метеостанций "Moose Factory" и "Fort Hope" в районе Гудзонова залива позволили методами самоорганизации синтезировать достаточно удовлетворительную (по качеству прогноза) модель, сильно отличающуюся от уравнений Вольтерры [Брусиловский, Розенберг, 1981] - в этом наглядно проявляются принципы системологии и несводимость объяснения и предсказания в рамках одной модели сложной системы (см. разделы 3.5 и 3.6). Это не означает, что аналитическая модель системы "хищник - жертва" бесполезна в экологических исследованиях; как отмечает **Ю.М. Свирежев**, "целью Вольтерры являлось не точное описание какой-либо конкретной ситуации (для этого обычно больше пригодны статистические регрессионные модели), а исследование общих свойств таких систем" [Свирежев, 1976, с. 250].

Качественные выводы, получаемые при исследовании подобных моделей, зачастую нетривиальны и могут служить основой построения теоретической экологии.

ЗАКОН КОНГРУЭНТНОГО ПРИТЯЖЕНИЯ Михайловского - "реализованные ниши конгруэнтных популяций (соразмерных, соответствующих, совпадающих; представления о конгруэнтных популяциях развивал С.А. Северцов. - *Ремарка наша*), разошедшиеся по одной или нескольким осям фазового пространства (экологической ниши. - *Ремарка наша*), характеризуются максимальным перекрыванием своих проекций на все остальные оси, включая физическое пространство и время" [Михайловский, 1988, с. 47]. Система, взаимодействие в которой сводится лишь к отталкиванию (*принцип конкурентного исключения Гаузе*), не может быть устойчивой и обречена на гибель. Для ее стабилизации должны существовать и противоположные силы (*принцип сосуществования*). Далее Г.Е. Михайловский пишет: "Силы отталкивания между нишами, вытекающие из закона Гаузе, являются силами "близкодействия", возникающими при непосредственном контакте, в то время как силы притяжения, вытекающие из закона конгруэнтного притяжения, есть силы "дальнодействия", действующие в фазовом пространстве на расстоянии, а сочетание тех и других и определяет базовую структуру надпопуляционной системы. При этом конкурентные силы

отталкивания между реализованными нишами проявляют себя обычно внутри каждого трофического уровня ("горизонтальные" связи биоценоза), а конгруэнтные силы притяжения устанавливаются, как правило, между представителями различных трофических уровней ("вертикальные" связи). Таким образом, если конкурентные отношения есть следствие борьбы за общий ресурс, то отношения конгруэнтные представляют собой своеобразную эстафету ресурсов, когда продукт одного из конгруэнтных партнеров является ресурсом для другого" [Михайловский, 1988, с. 47].



**Андрей Николаевич
Колмогоров**
(1903 - 1987)

ОБОБЩЕННАЯ МОДЕЛЬ Колмогорова - модель системы "хищник - жертва":

$$dN_1 / dt = a(N_1) * N_1 - V(N_1) * N_2;$$

$$dN_2 / dt = K(N_1) * N_2 ,$$

где $a(N_1)$ - функция естественного прироста жертвы;

$V(N_1)$ - трофическая функция хищника;

$K(N_1)$ - коэффициент естественного прироста хищника.

Когда $a(N_1) = r_1$, $K(N_1) = k * b * N_1 - m$, $V(N_1) = b * N_1$, получаем классическое уравнение *Вольтерры*. Модель была предложена **А.Н. Колмогоровым** в 1936 г. Для ее анализа исследователем были сделаны

некоторые качественные предположения о характере функций a , V и K , что позволило, в частности, отметить, что в модели *Вольтерры* при $a(N_1) = r_1$ нарушается требование отрицательности $a(N_1)$ при больших N_1 .

МОДЕЛЬ СООБЩЕСТВА С ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ - модель динамики экосистемы из n видов, расположенных на одном трофическом уровне и конкурирующих за один или несколько ресурсов (такая система называется *сообществом с горизонтальной структурой*), описывается системой вольтерровских уравнений с симметричной матрицей конкуренции (иногда эту матрицу называют *матрицей сообщества* [Levins, 1968]). Матричный анализ системы n конкурирующих видов позволяет определить соотношение коэффициентов модели, при которых возможно устойчивое сосуществование n видов.

МЕТОДЫ (МОДЕЛИ) СТАТИСТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ. Достаточно подробный обзор количественных методов (в первую очередь, статистических) оценки взаимоотношений ценопопуляций растений в фитоценозах провел **В.И. Василевич** в 1988 г. Среди методов, которые он рассматривает, - дисперсионный анализ на основе мер различия между площадками, метод парциальных сопряженностей, анализ фитогенных полей, изменение растительности с увеличением расстояния от "центрального" вида сообщества (харак-

тер изменения задается кривой "с насыщением" экспоненциального или логистического вида; метод оценки конкурентных отношений с использованием *индекса Мак-гилchrista* (Clyde Arnold McGilchrist), предложенного в 1965 г. и оценивающего *конкурентное преимущество* вида i над j по среднему весу:

$$\gamma_{ij} = 1/2 * [(a_{ij} - a_{ii}) + (a_{jj} - a_{ji})],$$

где a_{ii} - средний вес растения вида i в чистом посеве;

a_{ij} - средний вес растения вида i , растущего в смеси с видом j .

Взаимное *конкурентное подавление* видов i и j определяется по следующей формуле:

$$\delta_{ij} = 1/2 * [(a_{ii} + a_{jj}) - (a_{ij} + a_{ji})].$$

Данный небольшой экскурс в один из разделов количественной (статистической) геоботаники призван еще раз продемонстрировать то, что у современных фитоценологов давно не вызывает сомнений: "При совместном произрастании растения, вступая в конкурентные отношения и создавая особую фитосреду, оказывают друг на друга существенное воздействие" [Работнов, 1983, с. 104].

УРАВНЕНИЕ (ФОРМУЛА) ИВЛЕВА задает следующий вид трофической функции хищника от одной из жертв:

$$V(N_i) = V_i * (1 - \exp(-N_i / a_i)),$$

где V_i - максимально возможная удельная скорость роста популяции-жертвы i ;

a_i - константа "полунасыщения" хищника i -м видом жертвы.

Формула предложена гидробиологом и ихтиологом **В.С. Ивлевым** в 1955 г. Предполагается, что индивидуальный рацион хищника при росте плотности жертвы первоначально растёт, а затем стабилизируется на некотором уровне ("выходит на плато"). Дальнейшие исследования канадского эколога **К. Холлинга** (Crawford Stanley Holling) показали, что рост потребления хищником своей добычи по мере роста ее плотности может описываться (при сохранении общей тенденции "*медленно запрягает - быстро едет*") и другими формулами (например, S-образной кривой).

ПРАВИЛО КООПЕРАЦИИ ХИЩНИКОВ: если данный вид жертвы служит добычей для нескольких видов хищников, то вместе они регулируют его численность эффективнее, чем каждый из них в отдельности. Анализируя модель вольтерровского типа "два хищника - жертва", **А.Д. Базыкин** приходит к выводу, что в этом случае один из хищников всегда вытесняется другим, "причем победителем в этом случае оказывается хищник, обеспечивающий минимальную стационарную плотность популяции жертвы" [Базыкин, 1985, с. 119].

БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО Ивлева - правило, согласно которому межвидовое напряжение гораздо значительнее, чем внутривидовые отношения. Правило предложено В.С. Ивлевым в 1955 г.

ФУНДАМЕНТАЛЬНАЯ ТЕОРЕМА ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА Фишера: для панмиктической и однолокусной менделевской популяции (все особи которой скрещиваются свободно, образуя вид с единым, защищенным от других генофондом) средняя приспособляемость (некоторая функция выживаемости, воспроизводства, жизнеспособности и численности популяции) в постоянной среде стремится к максимуму, причем скорость стремления пропорциональна характеристике генного разнообразия популяции - *генной дисперсии*. Данное утверждение было сформулировано в 1930 г. **Р. Фишером** (Ronald Aylmer Fisher), подробно проанализировано **М. Кимура** [Kimura, 1958], а в работе **Н.В. Тимофеева-Ресовского** и **Ю.М. Свирижева** была показана глубокая связь этой теоремы с общей теорией оптимальных процессов [Ресовский, Свирижев, 1970]. Все это позволяет считать, что *теорема Фишера* представляет собой элемент теоретической экологии, теории в широком смысле, понимаемой как комплекс взглядов, представлений, идей, направленных на объяснение какого-либо явления [Свирижев, 1972, 1974, 1987].

Повторим:

1. В некоторых хозяйствах в одних и тех же прудах разводят и карпов, и уток. При этом объем рыбной продукции не снижается, а повышается. Предложите объяснение и охарактеризуйте тип взаимодействия популяций.
2. Уничтожение воробьев - наиболее известная и заметная сторона масштабной кампании по борьбе с сельскохозяйственными вредителями, организованной в Китае в рамках политики Большого скачка 1958-1962 гг. Какие экологические законы нарушили китайцы?
3. После вселения миноги в Великие озера (США) численность гольца стала сокращаться, а численность сига увеличиваться. Почему?

Темы для дискуссий

- Конкуренция: *pro et contra*.
- Экологический компонент теории естественного отбора Ч. Дарвина.
- Модели взаимоотношения популяций - основа экологической теории.

5.3. Экологические ниши (лекция № 10)

В современной экологии понятие "экологическая ниша" и соответствующая концепция являются основой синтеза экологической теории, сферой большого числа экспериментальных работ и модельного теоретизирования. И это при том, что пока нет удачного определения самого понятия "экологическая ниша", что и демонстрирует подборка только 13 цитат!

Ю. Одум понятие ниши относит "не только к физическому пространству, занимаемому организмом, но также к его месту в сообществе, определяемому, в частности, источником энергии и периодом активности. <...> Можно привести такую аналогию: *местообитание* - это "адрес" организма, а *экологическая ниша* - это, говоря биологически, его "профессия" (курсив наш. - Авт.). Полное описание экологической ниши вида вылилось бы в бесконечный ряд биологических характеристик и физических параметров. Поэтому наиболее полезной и количественно наиболее применимой была бы концепция ниши, основанная на различиях между видами по одной или нескольким важным (т. е. операционально-значимым) характеристикам" [Одум, 1975, с. 303].

Ю.М. Свирежев, Д.О. Логофет: "Экологическая ниша - такая область некоторого пространства жизненно важных факторов среды (например, видовой состав и размеры пищи, условия местообитания и т. д.), внутри которой обеспечивается существование вида и вне которой это существование невозможно или практически маловероятно" [Свирежев, Логофет, 1978, с. 217].

Р. Уиттекер: "Ниша - это термин, употребляемый для обозначения специализации популяции вида внутри сообщества" [Уиттекер, 1980, с. 88].

Э. Пианка: "Общая сумма адаптаций особи или как все разнообразные пути приспособления данной особи к определенной среде" [Пианка, 1981, с. 261].

Г.И. Шенброт: "Экологическая ниша - характеристика использования популяцией ресурсов среды, по каждой отдельной оси ресурсов ниша описывается частотным распределением использования различных классов (состояний) данного ресурса, которое в большинстве теоретических моделей аппроксимируется нормальным распределением" [Шенброт, 1986, с. 7].

П. Джиллер: "Ниша данного вида определяется его положением и его реакцией на факторы гиперпространства данного сообщества" [Джиллер, 1988, с. 31].

Б.М. Миркин с соавторами: "Ниша экологическая - совокупность характеристик, показывающих положение вида в экосистеме" [Миркин, Розенберг, Наумова, 1989, с. 121].

М. Бигон с соавторами: "Экологическая ниша не есть нечто такое, что можно увидеть глазами. Не нужно и вымерять всевозможных ее проекций на отдельные оси - представление о нише сослужит службу и без этого. Экологическая ниша - отвлеченное понятие" [Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989, т. 1, с. 110].

Н.Ф. Реймерс: "Ниша экологическая - место вида в природе, включающее не только положение вида в пространстве, но и функциональную роль его в сообществе (например, трофический статус) и его положение относительно абиотических условий существования (температуры, влажности и т. п.)" [Реймерс, 1990, с. 304].

И.И. Дедю: "Ниша экологическая - функциональное место вида в экосистеме, определяемое его биотическим потенциалом и совокупностью факторов внешней среды, к которым он приспособлен; совокупность условий жизни внутри экосистемы, соответствующих требованиям, предъявляемым к среде видом; специфический способ использования физического пространства обитания вида (пространственная ниша или микростация); функциональная роль ("профессия"), в основном пищевые взаимоотношения в сообществе (трофическая ниша) и положение вида относительно градиентов внешних факторов (многомерная, или гиперпространственная ниша)" [Дедю, 1990, с. 195].

Л.Г. Наумова: "Экологическая ниша вида - это совокупность потребностей в ресурсах, временного ритма "работы по профессии" и занимаемого им пространства" [Наумова, 1995, с. 27].

Н.К. Христофорова: "Экологическую нишу можно представить как место в биогеоценозе, которое занимает вид, не конкурируя с другими видами за использование источника энергии" [Христофорова, 1999, с. 340].

В.В. Снакин: "Структурная или функциональная роль компонента экосистемы... Понятие Н. э. (ниша экологическая. - *Ремарка наша*) применяют к популяции, виду организмов и иногда к их многовидовому сообществу" [Снакин, 2008, с. 455].

Интересную аналогию привел **Р. Мак-Артур** [MacArthur, 1968], отметивший, что экологический термин "ниша" и генетический "фенотип" - понятия родственные: оба связаны с неопределенным числом характерных признаков, имеют некоторые общие параметры и полезны при установлении различий между особями и видами.

Для растений понятие экологической ниши менее очевидно, чем для животных (разные животные питаются разной пищей и занимают разные территории; у растений один тип пищи - водный раствор минеральных веществ, углекислый газ и солнечный свет). Правда, различие в использовании одинаковых ресурсов растениями позволило **Д. Тильману** [Tilman, 1988] говорить о "своем типе пи-

тания" для каждого вида растений. **В.И. Василевич** определяет следующие направления дифференциации экологических ниш для растений [Василевич, 1995]:

- **разное время потребления ресурсов**, связанное с разным временем роста; наиболее яркий пример расхождения во времени - весенние эфемероиды в широколиственных лесах; рост и развитие видов этой группы происходят до распускания листьев деревьев и появления летних видов травяного яруса; различия во времени имеют значение только тогда, когда за это время может возобновиться часть ресурса (вода - за счет дождей, элементы минерального питания - за счет разложения опада и подстилки и пр.); все это снижает, но не исключает полностью конкуренцию (например, луковицы эфемероидов представляют механическое препятствие для подземных органов "летних видов");

- **экологическая очередь**, когда один вид довольствуется остатками ресурса, которыми не может воспользоваться другой вид; например, полог ели пропускает 6 - 8% фотосинтетически активной радиации, и это использует кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), характеризующаяся высокой теневыносливостью;

- **использование специфических микроместообитаний** - примером могут служить эпифиты; так, в Эстонии и в странах Скандинавии в качестве эпифитов **В.В. Мазингом** были встречены бузина красная (*Sambucus racemosa*), звездчатка средняя (*Stellaria media*), береза (*Betula*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*) [Мазинг, 1966].

Все сказанное позволяет сделать вывод о том, что если нельзя проводить полную аналогию между нишами животных и растений, то не следует и отказываться от представлений о дифференциации экологических ниш растений, хотя сам масштаб такой дифференциации "конечно же, несравненно более тонкий" [Миркин, 1986, с. 39], чем разделение ниш у животных.

Рассмотрим теоретические конструкции данной концепции (рис. 5.16).

КОНЦЕПЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ - это наиболее важная для теории экологии концепция, совокупность характеристик, показывающих положение вида в экосистеме. Различают *пространственную*, *трофическую* и *многомерную экологические ниши*, а также *фундаментальную* и *реализованную* (последняя меньше по объему фундаментальной, так как при ее определении учитывается конкуренция со стороны других видов). Обзор исторического и современного состояния данной концепции можно найти в монографиях [Пианка, 1981; Джиллер, 1988], обзорах [Гиляров, 1978; Шенброт, 1986]; особенности концепции экологической ниши для растений рассмотрены и в других исследованиях [Миркин, 1985; Наумова, 1995; Миркин, Наумова, 1998, 2012].

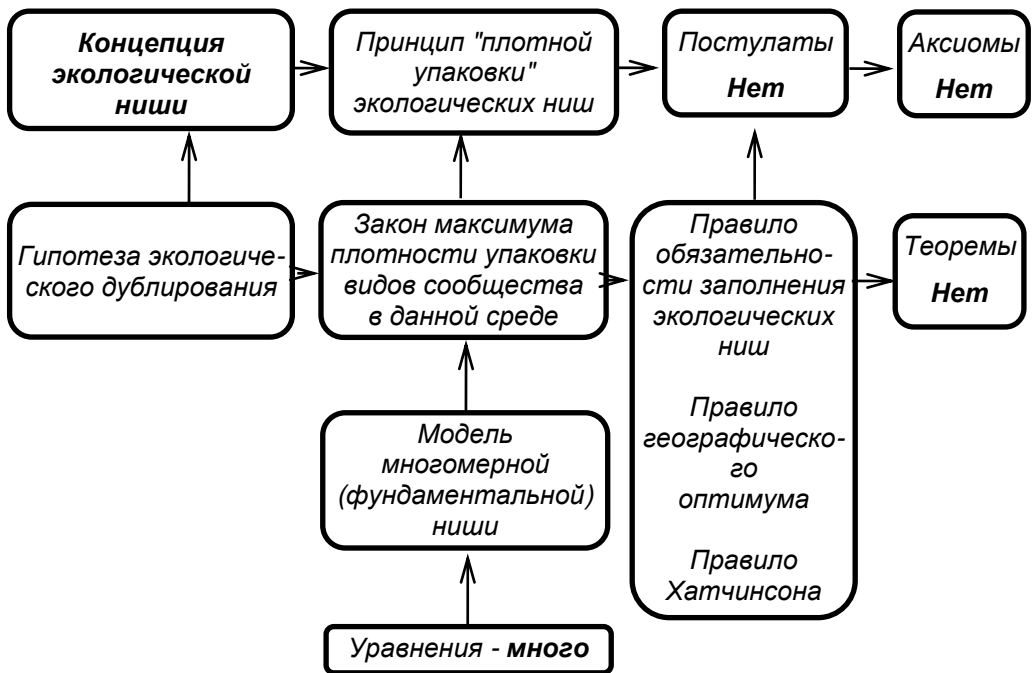


Рис. 5.16. Экологические ниши

Вслед за Дж. Хатчинсоном [Hutchinson, 1957] **многомерную экологическую нишу** можно рассматривать как некоторое гиперпространство, в пределах которого условия среды допускают длительное существование особи или популяции. Осями этого пространства могут быть как параметры среды (**пространственная ниша** Дж. Гринелла [Grinnell, 1917]¹), так и параметры взаимоотношений вида с "соседями" (**трофическая ниша** Ч. Элтона [Elton, 1927]).

Многомерную экологическую нишу Хатчинсон называет еще и **фундаментальной**, поскольку это наиболее "абстрактно заселенное гиперпространство", когда вид не ограничен биотическими взаимодействиями - конкуренцией, хищничеством и пр. Исследователь отличал данную нишу от **реализованной ниши** - от гиперпространства, занимаемого видом при наличии биотических ограничений. Соотношение фундаментальной ($E+AE+BE+EC+ED+EF$) и реализованной

¹ Понятия, близкие по смыслу к экологической нише, встречаются еще в работах Ч. Дарвина и Э. Геккеля. П. Гэфний [Gaffney, 1975, p. 490]. В 1978 г. А.М. Гиляров обнаружил, по-видимому, первое ("одноразовое") использование термина "экологическая ниша" Р. Джонсоном (Roswell H. Johnson) в 1910 г. при описании распространения видов *Lepidoptera*: "Roswell H. Johnson used the concept of "niche" in 1910, to represent "a unit of distribution determined primarily by food supply but also by environmental factors - потребность в ресурсах, которая определяется, в первую очередь, продуктами питания, но и факторами окружающей среды"".

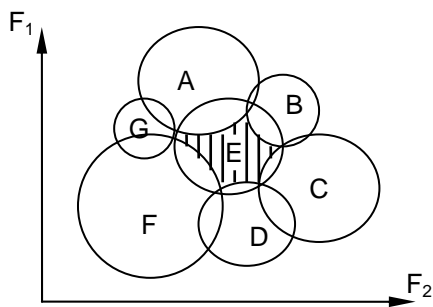


Рис. 5.17. Соотношение фундаментальной и реализованной экологических ниш

(**Е**, заштрихованная) ниш в пространстве двух факторов (**F1**, **F2**) хорошо иллюстрируется рис. 5.17.

В качестве примера представления пространства экологической ниши приведем данные **Р. Роута** [Root, 1967] по частоте захвата жертв различной длины, пойманных на разной высоте от поверхности почвы синезеленым мошколовом (*Polioptila caerulea*), обитающим в дубовых лесах Калифорнии (рис. 5.18).

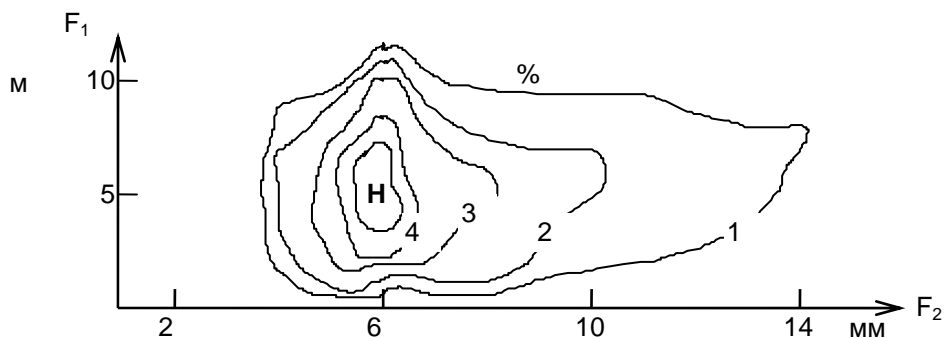


Рис. 5.18. Частота захвата жертв в двумерном пространстве ниши (F_1 - высота над поверхностью почвы; F_2 - длина жертвы); максимальная частота захвата обозначена через **Н**, изономы указывают уменьшение по всем направлениям от максимального

ГИПОТЕЗА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ДУБЛИРОВАНИЯ - предположение об относительной функциональной взаимосвязанности популяций одной трофической группы в биоценозе. При экологическом дублировании предполагается, что исчезнувший из сообщества вид замещается (занимает экологическую нишу) **экологически эквивалентным** (например, хищник сменяет паразита, грызуны - копытных и пр.). Фактически данная гипотеза выражает представление о том, что ниша - это свойство сообщества (в противовес представлениям о нише, порождаемой тем, кто ее занимает). Иными словами, ниши создаются абиотическими и биотическими компонентами экосистемы, они "уже существуют" и заполняются видами. Поэтому следует ожидать, что в экосистемах со сходными условиями среды сообщества должны быть похожи.

Экологическими эквивалентами могут быть даже не близкородственные таксономически виды. **В. Клэфем** [Clapham, 1973] и **Ю. Одум** [Одум, 1975] при-

водят такой пример. Кактусы (семейство *Cactaceae*) широко представлены в пустынях Нового Света и полностью отсутствуют в Старом Свете; однако молочаи (семейство *Euphorbiaceae*) африканских пустынь выглядят точно так же, как кактусы: это суккуленты с колючками, как у кактусов.

Приведем здесь слова П. Джиллера: "Следует ли считать нишу свойством вида или сообщества? Создается впечатление, что определенное экологическое пространство ниш создается физическими и биотическими компонентами экосистемы, т. е. это свойство сообщества в целом. Это пространство в двух сходных насыщенных экосистемах может быть поделено между входящими в них видами по совершенно одинаковой схеме, что приведет к экологической эквивалентности - *на этом уровне ниша представляется свойством сообщества*. Сложные соотношения при замещении видов в двух сходных экосистемах могут быть обусловлены историческими факторами, таксономическими преградами, препятствующими конвергенции, или различиями в состоянии ресурсов. Это должно оказывать влияние на число, свойства имеющихся видов и на вероятность их эквивалентности. Поэтому ниши, наблюдаемые в одном или обоих таких сообществах, могут в большей степени *представлять собой свойство входящих в данные экосистемы видов*" [Джиллер, 1988, с. 30-31] (курсив наш. - Авт.).

ПРИНЦИП "ПЛОТНОЙ УПАКОВКИ" ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ Мак-Артура (*дифференциации экологических ниш*): виды, объединенные в сообщество (экосистему), стремятся использовать все возможности для существования, предоставляемые средой и биотическим окружением, и максимизировать биопродуктивность в конкретном биотопе. Процесс *упаковки ниш* (называемый также *дифференциацией экологических ниш*) - один из основных процессов, ведущий к снижению конкуренции в сообществе в ходе сукцессии, заключающийся в разделе ресурсов, пространства, специализации биотических факторов (например, опылителей). Виды-рудералы (**R**-стратеги; раздел 5.2.1) лишены способности к дифференциации экологических ниш, что и является причиной их "выпадения" на первых стадиях сукцессии.

Дифференцируются центры распределений видов на градиентах экологических ниш, что в принципе не исключает их значительного перекрытия. На рис. 5.19 схематично представлен процесс дифференциации и плотной упаковки видов. Достаточно сильно конкурирующие виды (**a**) с высокой степенью перекрытия по фактору **F** в ходе сукцессии будут стремиться разойтись по этому фактору (**b**) в силу принципа конкурентного исключения Гаузе (см. раздел 5.2.3). В освобо-

двигшееся экологическое пространство внедрится новый вид (с), увеличивая свою размерность (например, за счет более глубокой корневой системы).

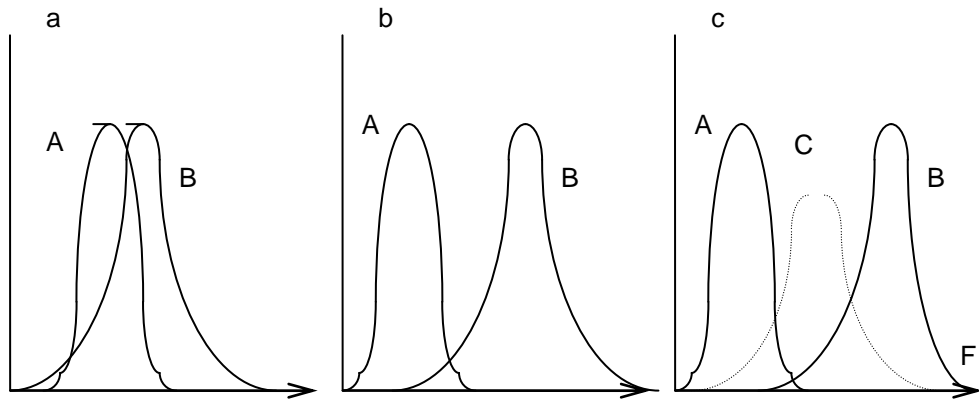


Рис. 5.19. Схема внедрения в сообщество новых видов и их плотной упаковки

В качестве примеров дивергенции экологических ниш можно привести сдвиг среднего значения распределения вида по пространству для древесной ящерицы (*Anolis gingivinus*) в присутствии близкого вида *A. wattsi* (в среднем на 0,5 м вверх) или у североамериканского дятла (*Picoides pubescens*) в присутствии другого вида дятла *Melanerpes erythrocephalus* (с высоты 15 м в кроне деревьев до 3-12 м) [Шенброт, 1986].

Как подчеркивает Р. Уиттекер, "если на градиент ресурса мы добавим другой вид, ширина ниш уже имеющихся здесь видов будет сокращена. Наблюдения за последовательностью ниш позволяют сделать некоторые заключения:

- виды эволюционируют в направлении специализации к разным частям градиента ресурса, что уменьшает конкуренцию между ними;
- в любой период виды стремятся к равномерному распределению адаптивных центров по градиенту;
- последовательности ниш могут удлиняться за счет внедрения новых видов между старыми, что сокращает ширину ниш ранее существовавших видов;
- имеются, вероятно, пределы количества видов, которые могут, таким образом, "упаковываться" в последовательность видов вдоль данного градиента" [Уиттекер, 1980, с. 93].

ЗАКОН МАКСИМУМА ПЛОТНОСТИ УПАКОВКИ ВИДОВ СООБЩЕСТВА В ДАННОЙ СРЕДЕ: сообщество конкурирующих за жизненное пространство видов эволюционирует к состоянию с максимально плотной упаковкой видов, причем в процессе эволюции плотность упаковки всегда возрастает,

достигая в равновесном состоянии максимально возможного для данной среды значения. Этот результат был получен Р. Мак-Артуром как экстремальный принцип для меры плотности упаковки, представляющей собой среднеквадратическую разность между реально существующим и необходимым для сообщества из S видов жизненным пространством.

МОДЕЛЬ МНОГОМЕРНОЙ (ФУНДАМЕНТАЛЬНОЙ) НИШИ Хатчинсона (n -мерного гиперобъема) - представление фундаментальной ниши как некоторого *гиперобъема* в n -мерном пространстве абиотических и биотических факторов. Идея этой модели тривиальна: если на ортогональных (следовательно, независимых) осях-факторах отложить границы толерантности рассматриваемого организма (популяции) по отношению к этим факторам и восстановить из этих точек перпендикуляры, то ограниченное ими пространство и будет определять гиперобъем экологической ниши данного организма (популяции). На рис. 5.20 даны схемы представления двумерной и трехмерной экологических ниш, по Хатчинсону.

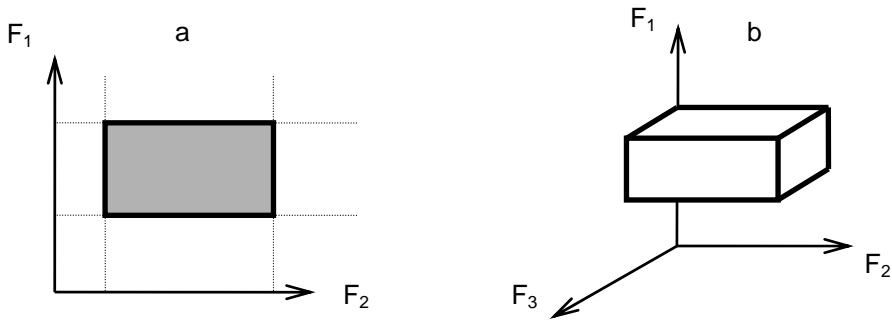


Рис. 5.20. Модель экологической ниши:

а - двумерной; б - трехмерной;

F_i - отдельные факторы пространства экологических ниш

Многомерная модель ниши (как и любая модель) основана на ряде допущений, ограничивающих область ее применения. Рассмотрим некоторые из них.

Гомогенность пространства экологической ниши. Согласно данному допущению, вероятность выживания вида в любой точке гиперобъема ниши одинакова и, естественно, отлична от нуля ($p_i = \text{const} > 0$), а вероятность выживания вида за пределами ниши $p_i = 0$. Очевидно, что данное допущение труднодостижимо для реальных объектов, поскольку противоречит *принципу Либиха - Шелфорда, закону критических величин фактора и модели колоколовидного распределения вида вдоль градиентов среды.*

Форма и независимость осей ниши. В модели Хатчинсона принята "ящикоподобная", или "кубическая" (если можно отнести этот термин к n -мерному пространству), форма экологической ниши, ограниченная ортогональными плоскостями, что отражает независимость воздействующих факторов; это положение противоречит концепции *совокупного действия природных факторов Митчерлиха* (раздел 5.1). Учет этого приводит к представлениям о "сферической" форме экологической ниши.

Размерность ниши - количество осей-факторов, достаточных для ее описания. Опираясь на *принцип Либиха - Шелфорда*, можно свести все многообразие жизненно важных факторов к небольшому числу лимитирующих факторов, использовать комплексные градиенты или методы многомерной статистики (в частности, факторный анализ). Вопрос о связи размерности ниши с числом видов в сообществе, по-видимому, не имеет однозначного ответа, хотя ряд исследователей предполагают рост средней размерности ниши с ростом числа видов (правда, с невысоким коэффициентом ранговой корреляции $\cong +0,3$).

Ширина ниши - возможность популяции в использовании того или иного ресурса (по отношению к одному фактору). Г.И. Шенброт подчеркивает, что термин "ширина ниши" используется фактически для обозначения двух разных понятий: введенного в рассмотрение отношения популяции к используемому ресурсу и степени экологической пластичности популяции (насколько популяция экологически специализирована) [Шенброт, 1986]. Чтобы избавиться от разночтения, во втором случае будем говорить не о ширине, а о *размере ниши*.

Модель колоколовидного распределения вида вдоль градиентов среды (рис. 5.21) дает возможность простейшего (идеализированного) представления основных характеристик экологической ниши.

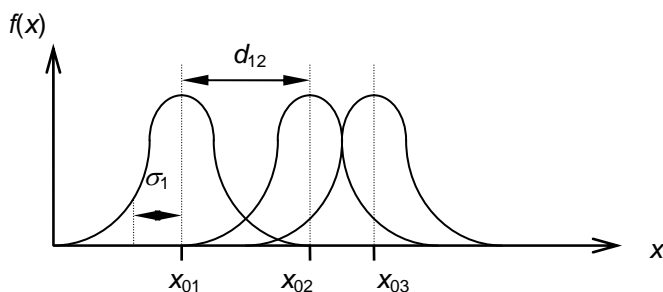


Рис. 5.21. Одномерный спектр ресурса x и перекрытие экологических ниш, заданных кривыми нормального распределения

Пусть $f(x)$ - функция потребления, по форме соответствующая кривой нормального распределения. Тогда она будет характеризоваться *средним значением* x_0 (центр ниши) и конечной *дисперсией* σ^2 (величина σ оценивает ширину ниши - малые значения σ свидетельствуют об узкой специализации вида по ресурсу x). Если центры n видов равномерно расположены вдоль градиента x , то обозначим расстояние между соседними центрами видов через d . Тогда отношение d / σ будем рассматривать как *меру плотной упаковки видов*.

Необходимым условием для совместного существования видов является неравенство $d / \sigma > 1$; принцип плотной упаковки видов указывает на тот факт, что популяции в экосистеме стремятся к достижению ситуации, при которой $d / \sigma > 1$ для видов, стоящих рядом на градиенте данного ресурса. Обычно $d / \sigma < 1$ свидетельствует о наличии сильной конкуренции за данный ресурс, а $d / \sigma > 3$ позволяет считать, что между видами вообще нет взаимодействия. **Р. Мак-Артур** и **Р. Левинс** [MacArthur, Levins, 1967] установили, что для успешной инвазии видов в зоны "ослабления конкуренции" (см. рис. 5.19b) должно выполняться условие $d / \sigma > 1,56$; подчеркнем, что эти оценки справедливы для идеализированного (модельного) сообщества.

Размер ниши (величина "ящика", или "сферы", форма ниши) характеризует степень специализации вида по отдельным осям-факторам гиперпространства экологических ниш. При этом специализация (более эффективное использование данного ресурса), ведущая к сокращению размеров ниши по одному фактору (уменьшение ширины ниши), должна компенсироваться соответствующим расширением ниши по другим факторам (отрицательная корреляция). Это соответствует *гипотезе компенсации экологических факторов* *Алехина - Рубеля*, причем широко распространенным видам свойственна *эврибионтность*, что позволяет ожидать положительной корреляции между шириной экологической ниши по отдельным осям гиперпространства.

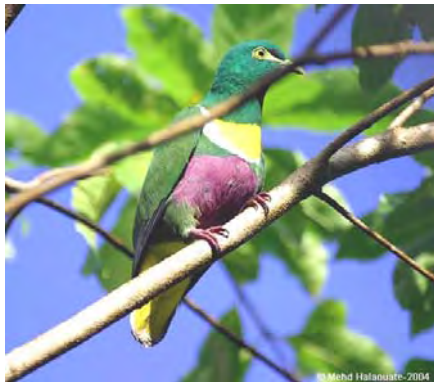
ПРАВИЛО ОБЯЗАТЕЛЬНОСТИ ЗАПОЛНЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ: пустующая экологическая ниша, как правило, естественно заполняется (см. рис. 5.19c). Сразу заметим, что лучше говорить о "псевдопустующих" экологических нишах, так как "природа не терпит пустоты". Классическим примером заполнения свободного нишевого пространства может служить возникновение новых заболеваний (как ВИЧ-инфекция), когда победа над многими инфекционными болезнями освобождает место для новых.

ПРАВИЛО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ОПТИМУМА: в центре видовой ареала (x_0), как правило, имеются оптимальные для вида условия существования, которые ухудшаются к периферии области его обитания.

Таблица 5.7

Постоянная Хатчинсона для плоядных голубей (Новая Гвинея)

Группа голубей	Диаметр плода, мм	Вес голубей (W), г			Постоянная Хатчинсона, $W_{cp(i-1)}/W_{cp(i)}$
		min	max	сред- ний	
1-я (n = 4)	7	49	163	103	
2-я (n = 4)	20	123	414	236	2,3
3-я (n = 4)	30	245	802	513	2,2
4-я (n = 2)	40	592	802	697	1,4
Средняя					1,97



Yellow-bibbed Fruit Dove
(*Ptilinopus solomonensis*)



Pied Imperial Pigeon
(*Ducula bicolor*)



Ptilinopus rarotongensis



Green Imperial Pigeon
(*Ducula aenea*)

Рис. 5.22. Некоторые виды плоядных голубей тропического дождевого леса Новой Гвинеи

ПРАВИЛО ХАТЧИНСОНА - отношение размеров морфологических признаков (или соответствующее ему отношение весов) сосуществующих симпатрических видов при минимальной конкуренции (особенно если это касается размеров пищеводобывательных структур или тела у позвоночных и беспозвоночных), как правило, постоянно и равно 1,3 (для веса - 2). Имеются многочисленные примеры, подтверждающие это правило: исследования на пауках, жуках-скакунах, ящерицах, саламандрах, белках, летучих мышах, пустынных грызунах и пр. Правило предложено **Дж. Хатчинсоном** в 1959 г.

Особенно много примеров дало изучение птиц. В монографиях по экологии распространен пример размещения ниш у восьми видов голубей (*Ptilinopus* и *Ducula* sp.), обитающих в тропическом дождевом лесу Новой Гвинеи [Diamond, 1975] и питающихся плодами разных размеров (табл. 5.7, рис. 5.22).

Повторим:

1. Выберите верное определение экологической ниши:
 - а) совокупность всех живых организмов, населяющих Землю, вне зависимости от их систематической принадлежности;*
 - б) место вида в природе, включающее не только положение вида в пространстве и его функциональную роль в сообществе, но и его положение относительно абиотических факторов среды;*
 - в) вся совокупность видов живых организмов с проявившимися и потенциальными наследственными задатками;*
 - д) совокупность генов одной группы особей, в пределах которой они характеризуются определенной частотой встречаемости.*
2. Экологический оптимум зайца-русака – 50-я параллель. Укажите основную причину того, что сейчас его можно встретить в Карелии и в Вологодской области:
 - а) идет потепление климата;*
 - б) вырубка лесов освобождает пространство;*
 - в) происходит рост численности волков в традиционных местообитаниях зайца.*
3. Экологическая ниша – это:
 - а) реальный природный объект;*
 - б) архитектурный элемент с декором в виде природных форм растительного и животного мира;*
 - в) отвлеченное (абстрактное) теоретическое понятие;*
 - д) экологически чистая река в Новгородской области.*

Темы для дискуссий

- Принцип "плотной упаковки" экологических ниш как механизм внедрения в общество новых видов.
- Правило обязательности заполнения экологических ниш и Человек.
- Экологическая ниша: миф или реальность?

5.4. Экологическое разнообразие (лекция № 11)

Структура сообществ, дифференциация видов в пространстве и во времени, экологическое разнообразие - это основные, взаимосвязанные проявления организации видов в сообществах; "разнообразие - это свойство, связанное с самой сущностью организации экосистем" [Алимов, 1993, с. 653]. Одной из важнейших современных проблем взаимодействия в системе "Природа - Человек" является снижение биологического разнообразия, вызванное интенсивным разрушением природных экосистем. В 2006 г. Генеральная Ассамблея ООН провозгласила 2010 г. Международным годом биоразнообразия (International Year of Biodiversity).



После конференции ООН по проблемам биоразнообразия 18-29 октября 2010 г. в Нагое (префектура Айти, Япония - Nagoya, Aichi) 2011-2020 гг. были объявлены десятилетием биологического разнообразия, направленным на реализацию "Айти-плана сохранения биоразнообразия" [Quick Guides..., 2013], состоящего из 20 пунктов, объединенных в 5 стратегических целей (направлений):

1) ведение борьбы с основными причинами утраты биоразнообразия (обеспечить осведомленность исполнительной власти и населения о ценностной стоимости биоразнообразия, включить эту стоимость в национальные и местные стратегии устойчивого развития, свести к минимуму или предотвратить воздействия, наносящие вред биоразнообразию);

2) сокращение прямых нагрузок на биоразнообразие и стимулирование устойчивого использования биоресурсов (к 2020 г., как минимум, в 2 раза сократить деградацию и темпы утраты естественных мест обитания растений и животных, экологизировать рыбный промысел, довести загрязнение окружающей среды до уровней, которые не влияют на уменьшение биоразнообразия, вести регуляцию проникновения чужеродных видов в естественные экосистемы);

3) улучшение состояния биоразнообразия путем охраны экосистем, отдельных видов и генетического разнообразия (к 2020 г. сохранить за счет эффективного управления, как минимум, 17% районов суши и внутренних вод и 10% прибрежных и морских районов, предотвратить исчезновение уже известных видов, находящихся под угрозой исчезновения, с сохранением их охраняемого статуса);

4) увеличение для населения выгоды от биоразнообразия и экосистемных услуг (восстанавливать и охранять экосистемы, оказывающие важнейшие услуги, включая услуги, связанные с водой, и содействующие охране здоровья);

5) повышение эффективности охраны биоразнообразия за счет научных исследований, образования и мобилизации финансовых ресурсов из всех источников.

Понятие "биологическое разнообразие" включает в себя все виды растений, животных и микроорганизмов (разнообразие всех форм живых организмов), а также экосистемы, составной частью которых они являются. Этот термин охватывает разную степень природного разнообразия, включая как число видов, так и частоту их встречаемости. Существует три основных *типа биоразнообразия*¹:

- **генетическое разнообразие**, отражающее внутривидовое разнообразие и обусловленное изменчивостью особей;

- **видовое разнообразие**, характеризующее разнообразие живых организмов (растений, животных, грибов и микроорганизмов). В настоящее время описано около 1,7 млн видов, хотя их общее число, по некоторым оценкам, может достигать 50 млн;

- **разнообразие экосистем**, охватывающее различия между типами экосистем, разнообразием сред обитания и экологических процессов. Отмечают разнообразие экосистем не только по структурным и функциональным составляющим, но и по масштабу - от микробиогеоценоза до биосферы.

Иногда в отдельную категорию выделяют **разнообразие ландшафтов**, отражающее особенности территориального устройства и влияние местных, региональных и национальных культур общества.

Все типы биологического разнообразия *взаимосвязаны между собой*: генетическое разнообразие обеспечивает разнообразие видов организмов; разнообразие экосистем и ландшафтов создает условия для образования новых видов; повышение видового разнообразия увеличивает общий генетический потенциал живых организмов биосферы. Каждый вид вносит свой вклад в разнообразие - с этой точки зрения не существует бесполезных и вредных видов. Интерес к проблеме оценки и сохранения биологического (прежде всего, экологического - видового и экосистем) разнообразия (рис. 5.23) определяется целым рядом причин.

¹ URL: <http://biofile.ru/geo/7474.html>.



Рис. 5.23. Экологическое разнообразие

Биологическое разнообразие - "главный параметр эволюционного процесса, одновременно его итог и фактор, действующий по принципу обратной связи" [Чернов, 1991, с. 499]. Поэтому согласимся с **С.С. Шварцем**, считавшим, что эволюция экосистем связана не только (и не сколько) с продукционными процессами, а и со способностью экосистем достигать состояния стабильности, что, в свою очередь, определяется разнообразием [Шварц, 1973]. По выражению **Р. Уиттекера**, "эволюция разнообразия создает предпосылки для дальнейшей эволюции разнообразия" [Уиттекер, 1980, с. 120].

Научный (академический) интерес к проблеме биоразнообразия связан с возможностью познания механизмов формирования структуры сообществ и экосистем разного масштаба. Механизмы устойчивости в пределах "биологической иерархии" (раздел 3.5) базируются на разнообразии от молекулярного до экосистемного уровня. Так, сама жизнь могла возникнуть лишь в условиях раз-

нообразия молекулярных структур [Кальвин, 1971], а видовое разнообразие, имея общую тенденцию к увеличению по градиенту от арктических, антарктических и альпийских условий к условиям тропических равнин [Уиттекер, 1980], отражает степень благоприятности и стабильности условий среды, соотношение типов эколого-ценотических стратегий видов (см. раздел 5.2), время существования сообщества, режим нарушений и ряд других характеристик [Наумова, 1995]. Как подчеркивает Уиттекер, сообщества "являются функциональными системами дифференцированных по нишам видов, а структура сообщества, дифференцированная во времени и пространстве, значимость и разнообразие видов - это взаимосвязанные проявления организации видов в сообществах" [Уиттекер, 1980, с. 120]. Основные факторы, влияющие на биоразнообразие и точность его учета, представлены в табл. 5.8.

Таблица 5.8

Основные факторы, влияющие на точность учета биологического разнообразия растительных сообществ

Фактор	Изменение разнообразия и точности его учета
Время проведения описания (сезон)	Неоднозначно (эффект сменодоминантности)
Возраст сообщества	Тенденция роста с возрастом
Модель "карусели" (см. раздел 5.2.2)	Растет при наличии внутриценотической циклической динамики
Флора	Растет с богатством флоры
Тип растительности	Растет от арктических пустынь к тропическим равнинам
Характер местообитания	Растет с благоприятством местообитаний
Спектр эколого-ценотических стратегий (см. раздел 5.2.1)	Уменьшается при наличии виолентов
Ценотические отношения	Увеличивается с ростом конкуренции
Режим нарушений	Повышается при умеренном режиме нарушений
Размер пробной площади (S)	Растет с ростом S
Форма пробной площади	Не зависит (точность несколько выше на круглых и прямоугольных площадках)
Положения описаний в пространстве	Точность выше при случайном расположении
Цели исследования и теоретическая "установка", которой придерживается исследователь	Неоднозначный характер зависимости

Как отмечают **В.Е. Соколов** и **М.И. Шатуновский**, сейчас происходит самое значительное (за последние 65 млн лет) исчезновение видов растений и животных, наблюдаются деградация и гибель многих ценных ресурсных сообществ:

- тропических лесов, в которых на площади в 1 га можно встретить до 200 видов только древесных растений, не считая тысяч видов беспозвоночных, нескольких десятков птиц и других многочисленных животных;
- прибрежных коралловых рифов с огромным многообразием водных беспозвоночных и сотнями видов рыб, поскольку повсеместно загрязняются реки и воды Мирового океана;
- степей, которые в умеренной зоне распахиваются;
- и пр. [Соколов, Шатуновский, 1996].

Теоретическая скорость исчезновения видов должна составлять 4 вида в год [Рейвен, 1994], сегодня скорость исчезновения видов превышает естественный ход эволюции в среднем в 5000 раз [Соколов, Шатуновский, 1996]. Средняя продолжительность существования вида - около 4 млн лет, на Земле существует, по разным оценкам, до 10 млн видов. С такой скоростью исчезновения видов весьма вероятно, что половина видов наземных организмов может исчезнуть в ближайшие 50 лет...

Различают три основные причины, по которым для человечества важно остановить процесс исчезновения наших "меньших братьев" [Соколов, Шатуновский, 1996]:

- нарушение экосистемных и биосферных функций (обеспечение оптимального газового состава атмосферы, биологическая очистка от загрязняющих веществ, сохранение способности экосистем преобразовывать солнечную энергию, сохранение плодородия почв и др.);
- ресурсное значение живых организмов, используемых для производства продуктов питания, лекарств, одежды, строительных материалов и пр. (из установленных 250 тыс. видов цветковых растений 3 тыс. имеют пищевое значение, около 200 освоены и только 20 из них имеют наибольшее экономическое значение; из 23 тыс. видов рыб регулярно используется в пищу около 900, основу мирового потребления составляют только 12 видов, половина мирового промысла рыбы базируется всего на четырех видах - перуанском анчоусе, южноафриканской сардине, японской сардине и минтае);
- морально-эстетические факторы.

Экономический (и, соответственно, политический) интерес к биоразнообразию вполне понятен. *Во-первых*, биоразнообразие само по себе есть материаль-

ный ресурс - обитающие в дикой природе организмы могут представлять ценность для селекции и служить источниками тех или иных веществ, используемых в фармакологии¹, пищевой промышленности, парфюмерии и т. п. *Вотвторых*, понятие биоразнообразия играет в некотором смысле знаковую роль, поскольку оказывается символом "наиболее разнообразного" биота тропических лесов, которые, согласно популярному (хотя и не всегда верному) мнению, имеют ключевое значение для формирования газового режима атмосферы.

Все указанные причины и интересы привели к тому, что в июне 1992 г. в г. Рио-де-Жанейро (Бразилия) на Конференции ООН по окружающей среде и развитию наравне с "Повесткой дня на XXI век" (с программой перехода к устойчивому развитию) была принята и Конвенция по сохранению биологического разнообразия. В 1994 г. в России были начаты работы в рамках Государственной научно-технической программы "Биологическое разнообразие", а в 1995 г. эта конвенция была ратифицирована Государственной Думой РФ.

Рассмотрим теоретические конструкции этой концепции (см. выше рис. 5.23).

КОНЦЕПЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО (ЭКОЛОГИЧЕСКОГО) РАЗНООБРАЗИЯ: сообщества различаются по числу и значимости входящих в них видов. Эту значимость предпочтительнее измерять продукцией видов - количеством сухого органического вещества, произведенного на единицу площади или объема в единицу времени.

ГИПОТЕЗЫ АЛЬФА-, БЕТА- И ГАММА-РАЗНООБРАЗИЯ. В 1960 г. Уиттекер предложил различать следующие типы разнообразия:

- **альфа-разнообразие** - разнообразие внутри сообщества, разнообразие в узком смысле - видовое богатство, измеряемое числом видов на единицу площади или объема, и соотношение количественных показателей участия видов в образовании сообщества, измеряемое **выравненностью видов** (англ. *evenness of equitability*);
- **бета-разнообразие** - разнообразие между сообществами, показатель степени дифференцированности распределения видов или скорости изменения видового состава, видовой структуры вдоль градиентов среды; бета-разнообразие может быть измерено числом синтаксонов одного ранга (субассоциация, ассоциация и пр.) или величиной **полусмена** [англ. *half change*, НС] - отрезка градиента среды, вдоль которого меняется половина видового состава сообщества; таким образом, полная смена видового состава соответствует 2НС;

¹ Один из наиболее известных примеров такого рода - препарат из дикого, произрастающего на о. Мадагаскар, вида барвинка (*Catharanthus roseus*), оказавшийся очень эффективным против детской лейкемии и принесший материальную выгоду, оцениваемую уже сотнями миллионов долларов (!).

- **гамма-разнообразие** - разнообразие ландшафтов, разнообразие в широком смысле - объединение альфа- и бета-разнообразия; простейшим показателем гамма-разнообразия будет конкретная флора, список видов в пределах ландшафта.

Уиттекер, кроме того, различал две формы разнообразия: **инвентаризационное** (разнообразие в экосистеме любого масштаба (сообщество, ландшафт, биом) как в едином целом) и **дифференцирующее** (разнообразие между экосистемами). С дополнениями **Дж. Брауна** и **А. Гибсона** (James Hemphill Brown & Arthur C. Gibson) и **Ю.И. Чернова** формы и типы разнообразия могут быть представлены в табл. 5.9.

Таблица 5.9

Формы и типы разнообразия, по Р. Уиттекеру

Инвентаризационное разнообразие	Дифференцирующее разнообразие
<i>Точечное альфа-разнообразие</i> (англ. <i>point diversity</i> ; разнообразие в пределах пробной площади, субвыборки для небольших проб или микроместообитаний в пределах сообщества)	
	<i>Внутреннее бета-разнообразие</i> (мозаичное разнообразие, изменение между частями мозаичного сообщества)
<i>Альфа-разнообразие</i> (внутреннее разнообразие местообитания для описания или образца, представляющего гомогенное сообщество)	
	<i>Бета-разнообразие</i> (англ. <i>between habitat diversity</i> ; разнообразие местообитаний, изменение вдоль градиента среды между различными сообществами)
<i>Гамма-разнообразие</i> (для ландшафта или серии проб, включающей более чем один тип сообщества)	
	<i>Дельта-разнообразие</i> (географическая дифференциация, изменение вдоль климатических градиентов или между географическими территориями)
<i>Эпсилон-разнообразие</i> (для биома, крупной географической территории, включающей различные ландшафты)	

Приведем пример изменения альфа-разнообразия комплексов жуужелиц (*Carabidae*) в агроценозах под воздействием комплексного градиента "расстояние от источника воздействия" (загрязнение; рис. 5.24), по данным **В.Ф. Феоктистова**

[Феокистов, 1995]. В качестве источника воздействия выступает крупный комплекс предприятий химической промышленности (Северный промузел г. Тольятти), показатель разнообразия - индекс Шеннона ED_1 , градиент задан вектором в направлении "юг - север" (3, 12, 22 и 80 км от источника).

Рассмотрим пример, построенный по данным **В.Б. Голуба** об изменении бета-разнообразия, измеряемого числом выделенных ассоциаций классификации растительности поймы Волги [Голуб, 1986]. На рис. 5.25 хорошо виден параболический характер зависимости бета-разнообразия вдоль градиента "Волгоградское водохранилище - Каспийское море". При этом относительно невысокое бета-разнообразие "на краях" градиента объясняется, с одной стороны, лимитирующим воздействием степного климата (начало градиента), с другой - существенным переувлажнением местообитаний.

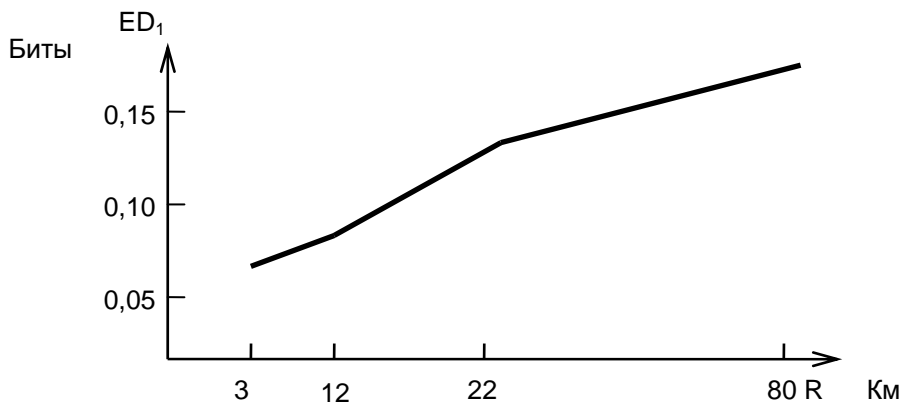


Рис. 5.24. Зависимость разнообразия жужелиц (ED_1) от расстояния до источника загрязнения среды (R)

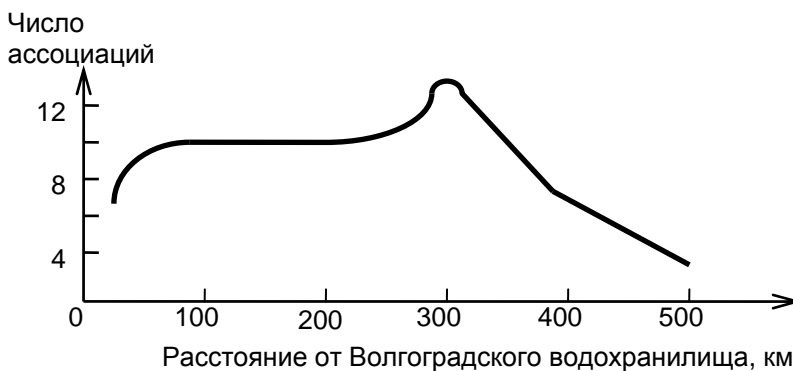


Рис. 5.25. Изменение бета-разнообразия растительности поймы нижнего течения р. Волги

Наконец, на рис. 5.26 представлен характер изменения гамма-разнообразия - число видов в конкретных флорах на градиенте "север - юг" (Средне-Сибирское плато), по материалам **Л.И. Малышева** [Malyshev, 1993; Наумова, 1995, с. 74].

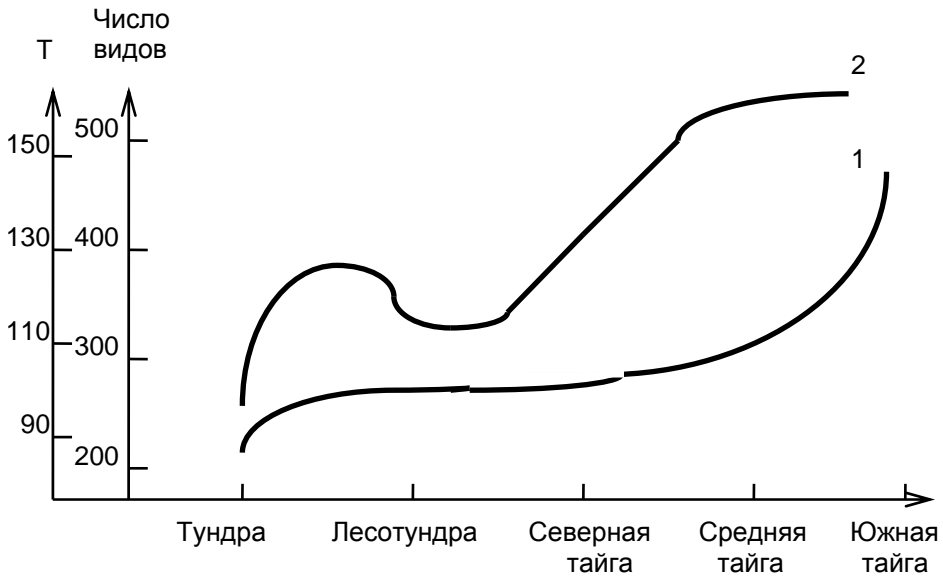


Рис. 5.26. Изменение гамма-разнообразия (кривая 1) растительности на градиенте "тундра - южная тайга":

T - число дней с температурой выше +5 °C (кривая 2)

ГИПОТЕЗА КРАЕВОГО (ЭКОТОННОГО) ЭФФЕКТА: наблюдается тенденция увеличения экологического разнообразия и плотности популяций на границах сообществ ("*эффект опушки*"). Теоретический максимум видового бета-разнообразия должен находиться там, где велики (или достаточно велики) блоки местообитания и велика общая протяженность границ в регионе. В известном смысле, проявление экотонного эффекта можно рассматривать как еще один фактор, подтверждающий правомочность *концепции континуума* (см. раздел 5.5.2).

"Экологическое" определение экотона: "Экотон представляет собой переход между двумя и более различными сообществами (физиономически различимыми. - *Ремарка наша*), например, между лесом и лугом или между мягким и твердым грунтом морских сообществ. Это приграничная зона, или зона "напряжения", которая может иметь значительную линейную протяженность, но всегда бывает уже территории самих соседних сообществ" [Одум, 1975, с. 203]. Роль экотонных участков в сохранении биоразнообразия постоянно растет по мере роста антропогенного воздействия на естественные экосистемы. Так, хорошо

известно, что плотность певчих птиц выше на территориях хуторов, усадеб и других подобных мест, которые состоят из мозаичных местообитаний, что существенно увеличивает протяженность "границ" по сравнению с более гомогенными участками леса или луга.

"Ландшафтное" определение экотона: "Ландшафт-экотон есть "сообщество" природно-территориальных комплексов как относительно однородных на данном иерархическом уровне географических образований, функционально взаимосвязанных и пространственно упорядоченных соответствующими геопотоками" [Коломыц, 1987, с. 12]. В качестве экотона может рассматриваться и урочище (как сопряженная система ландшафтных фаций, подчиненных чередованию форм микрорельефа), и обширная континентальная зона, имеющая ранг ландшафтного сектора материка (преимущественно биоклиматические природно-территориальные образования, непосредственно связанные с зональностью как универсальным проявлением пространственной организации биосферы). В последнем случае в качестве примера можно указать на трансконтинентальный бореальный экотон [Коломыц, 1994, 2005] - систему зональных границ, разделяющих бореальный пояс (преимущественно таежно-лесной) и суббореальный (лесостепной и степной). Этот экотон обусловлен важнейшим климатическим рубежом - переходом соотношения тепла и влаги через 1.

Как "экотон во времени" можно рассматривать и сукцессионные стадии, когда одновременно функционируют старый (сменяющийся) и новый (возникающий) наборы видов; с этих позиций находит объяснение эффект снижения биологического разнообразия в климаксовых сообществах по сравнению с более ранними сукцессионными стадиями.

Ю. Одум в 1975 г. подчеркивал, что увеличение плотности организмов в экотонах - явление не универсальное ("безразличие" к экотонам демонстрируют некоторые виды охотничье-промысловых животных - лани и куропатки, уменьшают плотность деревьев на опушках, "эффект Ремане" [Remane, 1949] и пр.).

ГИПОТЕЗА НИШЕВОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОБИЛИЯ ВИДОВ В СООБЩЕСТВЕ: структуру сообщества определяют два фундаментальных параметра - *список видов* и *функция неоднородности их обилия*. Если истинная общая численность особей в сообществе равна N , то она может быть разложена на компоненты вектора таксономического разнообразия $N \rightarrow \{N_1, N_2, \dots, N_s\}$, где S - количество видов; N_i - численность экземпляров i -го вида, которая статистически значимо отличается от нуля. Значения N_i и размерность вектора S являются сложной функцией пространственных координат, ограничивающих сообщество, периода наблюдений, интенсивности выборочных усилий, способа подсчета численностей, принятого масштаба агрегирования и т. д. [Шитиков и др., 2012].

В историческом аспекте самые значительные усилия в реализации потребности понять структуру сообщества сводились к моделированию достаточно примитивной кривой распределения численности особей по видам, которая может быть представлена в трех основных формах:

- *кривая рангового распределения*, т. е. диаграмма численностей N_i , где по оси абсцисс указан порядковый номер вида в ранжированном ряду $N_i \geq N_{i+1}$ (она же *кривая доминирования-разнообразия Уиттекера*, или *кривая важности видов*; сколько видов имеют данную численность; рис. 5.27);

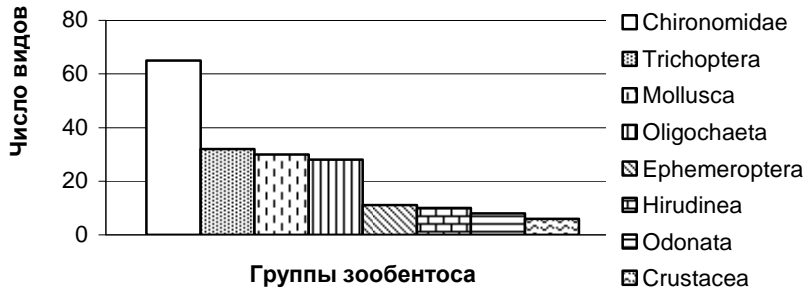


Рис. 5.27. Видовой состав зообентоса оз. Виштынецкого (Калининградская обл.)

Источник: [Масюткина, 2014, с. 69].

- *гистограмма распределения общего количества видов S по диапазонам численностей особей* (как правило, эти диапазоны выбираются в соответствии с правилом удвоения, или октав Престона: 2, 4, 8, 16, 64 и т. д.; рис. 5.28);

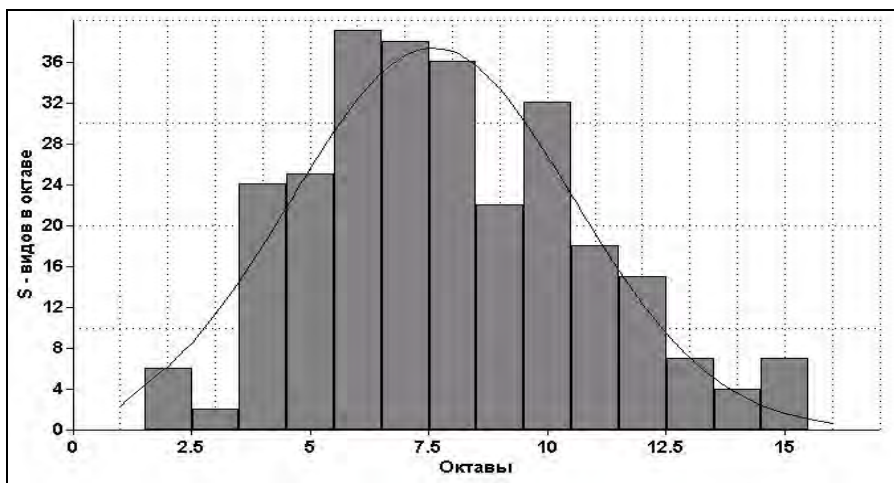


Рис. 5.28. Гистограмма распределения количества видов сообщества макрозообентоса р. Сок по октавам численности и кривая логнормального распределения ($\chi^2 = 32,9$, $p = 0,002$)

- кумулятивная кривая накопленных долей численностей видов, которую во многих предметных областях называют кривой Лоренца (рис. 5.29).

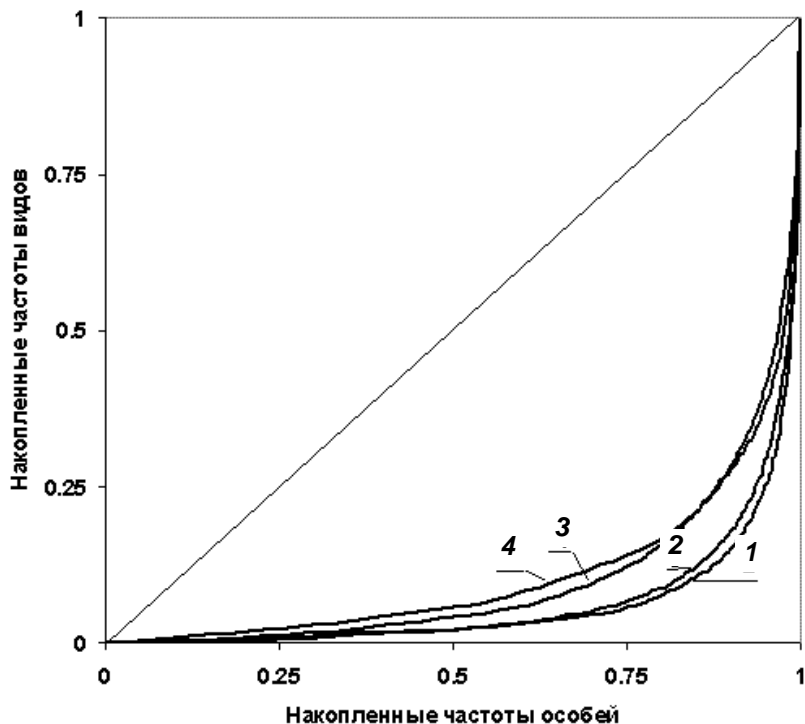


Рис. 5.29. Кривые Лоренца для сообществ макрозообентоса некоторых малых рек Самарской области:

- 1 - верхнее течение р. Сок; 2 - нижнее течение р. Сок;
3 - р. Байтуган; 4 - р. Б. Кинель.

Характерной чертой всех указанных распределений является хорошо подтверждаемая детерминированность в области видов-доминантов и таксонов со средней численностью особей, тогда как в области видов, представленных единичными (редкими) экземплярами, многие модели становятся неопределенными. Часто увеличение повторности наблюдений приводит к обнаружению дополнительных индивидуумов редких видов, перемещая их в классы более высокой встречаемости, но одновременно появляются новые виды, квалифицируемые как редкие. Это результат работы "демона Престона" [Preston, 1948], передвигающаяся "линия завесы" (Preston's veil line) между обнаруженными и необнаруженными видами при увеличении выборочного усилия.

Что же определяет специфику комбинаций видов, представленных в биологических сообществах, число этих видов и их относительное обилие? Эти вопросы представляют многолетний интерес для экологов, которые часто видят в заме-

ченных флуктуациях результат межвидовой конкуренции, влияние хищничества, климатических условий, обеспеченность пищей, возможность случайного рассеивания или перемещения особей и т. д. Все эти представления складываются в гипотезу нишевого распределения обилия (биомассы) видов в сообществе. Один из способов проверить эти гипотезы о роли различных процессов состоит в том, чтобы найти статистические закономерности (т. е. общие черты или различия) при сопоставлении отдельных сообществ, находящихся в разных условиях среды. Они могут отражать:

- определенную регулярность в относительном обилии видов, представленных в сообществе;
- пространственный градиент числа видов;
- повторяемость некоторых специфических таксономических композиций;
- различия в поведении или функциях некоторых видов, которые можно объяснить, например, конкуренцией или мутуализмом.

Указанные зависимости обычно представляются в форме графоаналитических образов (или "паттернов" [patterns]), примерами которых могут служить многочисленные модели биоразнообразия (рассматриваются далее *модель разломанного стержня Мак-Артура, геометрические ряды Мотомуры, логнормальное распределение Престона, логарифмические серии Фишера, модель экспоненциально разломанного стержня Фёдорова* и т. д. [Уиттекер, 1980; Magurran, 2004; Шитиков и др., 2005]), результаты градиентного анализа - различного рода эко-, хроно-, ценоклины и топо(эко-, хроно-, цено)клины [Миркин, Розенберг, 1978], развернутые графы биотических взаимодействий или направлений воздействия абиотических факторов (например, [Дьяков, 2010, с. 34]) и многое другое.

Данные образы ("паттерны", модели) образуют семейство взаимно пересекающихся кривых, в чем легко убедиться, если одновременно построить графики зависимости предсказываемых распределений логарифмов обилия от ранга видов (см. далее рис. 5.30). Когда динамика сообщества зависит главным образом от какого-либо одного фактора, пригодна модель "разломанного стержня" как статистически реалистичное выражение равномерного распределения пространства экологических ниш. Логарифмический ряд - это статистическое выражение неравномерного процесса, при котором возможен преимущественный захват ниш. Идеальная форма данного процесса описывается геометрической прогрессией [Уиттекер, 1980; Magurran, 2004]. Промежуточное положение между этими "крайностями" занимает логарифмически нормальное распределение, возникающее в среде, подверженной случайным флуктуациям и (или) находящейся под влиянием несколько факторов.

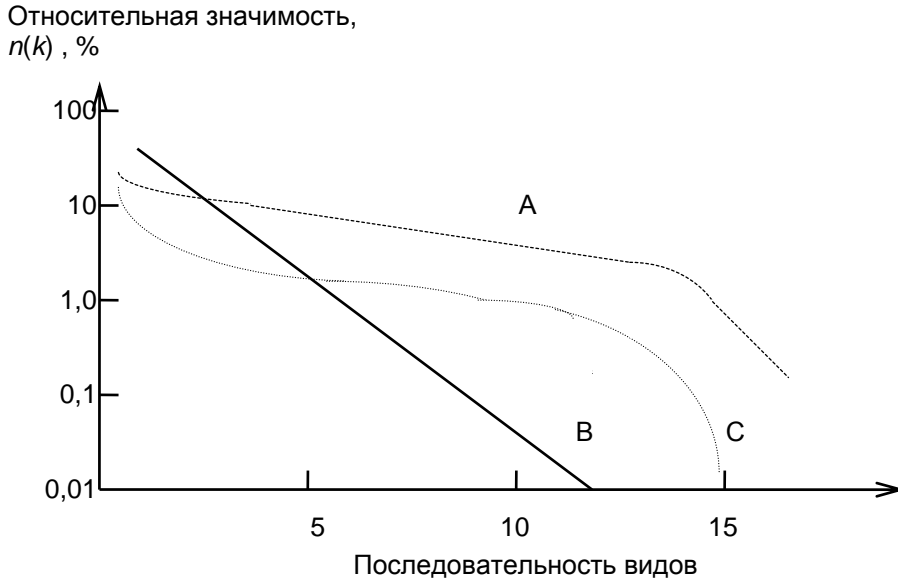


Рис. 5.30. Кривые значимости видов: A - модель Мак-Артура; B - модель Мотомуры ($C = 0,5$); C - модель Престона

ГИПОТЕЗА НЕЙТРАЛЬНОСТИ. В последнее время экологи активно обсуждают гипотезу нейтральности, выдвинутую **С. Хаббелом** [Hubbell, 2001], который опирался на свой опыт изучения тропических лесов. Данная гипотеза сводится к нескольким утверждениям:

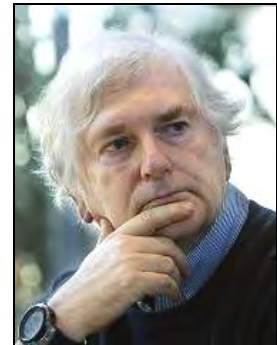
- ассоциации видов той или иной местности формируются в зависимости от набора локальных абиотических условий;

- присутствие других видов является относительно *нейтральным фактором* и не влияет на существование того или иного вида на данной территории (акватории);

- сосуществование видов со сходными требованиями к ресурсам обеспечивается единообразием их демографических параметров - рождаемости, смертности, миграционных способностей;

- существование редких видов поддерживается благодаря массовым соседям со сходными экологическими стратегиями.

Иными словами, виды в локальных комплексах приживаются и развиваются в силу приспособленности к определенным природным условиям (благодаря



Стивен Хаббел
(Stephen P. Hubbell;
г. р. 1942)

своему сходству, а не различиям), а возможные сожители мало влияют на их расселение и упрочение в пределах конкретного ландшафта. При этом Хаббел и его сторонники вовсе не отрицают того, что разные виды в сообществе могут занимать разные ниши. Они только замечают, что есть и другой способ достичь стабильного сосуществования, а именно быть максимально похожими по демографическим характеристикам, иметь сходные удельные (т. е. в расчете на одну особь) скорости популяционного роста и скорости заселения освободившихся участков.

С момента появления гипотезы нейтральности начались попытки ее "примирения" с классической гипотезой нишевого распределения обилия видов в сообществе. Американские экологи **П. Эдлер**, **Дж. Хилрисламберс** и **Дж. Левин** [Adler et al., 2007], развивая представления **П. Чессона** [Chesson, 2000] о нейтральности как крайнем случае более общей теории, учитывающей прежде всего расхождение видов по разным нишам, предложили гипотетическую графическую модель сосуществования видов (рис. 5.31), объединяющую механизмы выравнивания и стабилизации.



Питер Эдлер
(Peter B. Adler;
г. р. 1972)



Дженнике Хилрисламберс
(Janneke Hille
Ris Lambers;
г. р. 1979)



Джонатан Левин
(Jonathan
M. Levine;
г. р. 1973)



Питер Чессон
(Peter Chesson;
г. р. 1952)

Модель предполагает, что в том случае, когда разные виды (один вид показан сплошными линиями, другой - пунктирными) в сообществе занимают разные ниши, *внутривидовая конкуренция должна иметь большее значение для ограничения численности вида, чем межвидовая*. В левой части графика вид редок. Соответственно, по мере того, как возрастает доминирование (относительная частота встречаемости) данного вида в сообществе, удельная скорость его популяционного роста должна падать (рис. 5.31). То, насколько быстро это происходит (т. е. наклон линии относительно осей координат на рис. 5.31 пока-

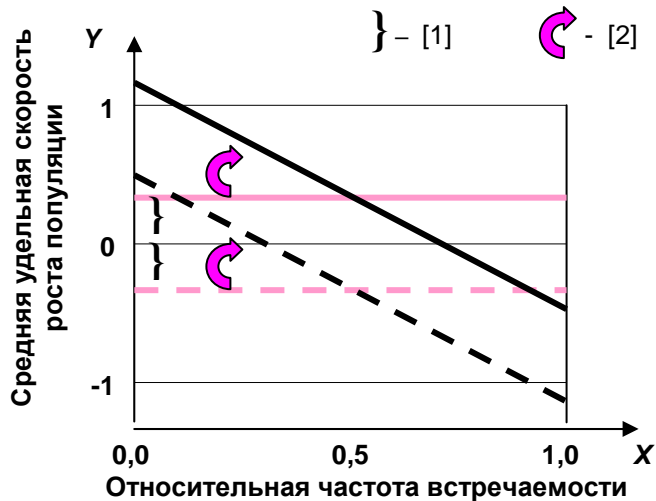


Рис. 5.31. Графическая модель Чессона - Эдлера сосуществования видов

зан полукруглой стрелкой [2]), трактуется как "степень стабилизации". Это означает наличие механизма, не допускающего вытеснения им других видов. Если же механизм разделения ниш не работает (гипотеза нейтральности), то удельная скорость популяционного роста остается постоянной независимо от относительной частоты встречаемости данного вида (линия идет параллельно оси X). В этом случае необходимое условие сосуществования видов - близость скоростей их популяционного роста (на оси Y они должны располагаться по возможности ближе друг к другу; показано фигурной скобкой [1]).

Пока трудно судить, насколько "объединительная" модель Чессона - Эдлера поможет сближению разных точек зрения на механизм формирования сообществ, но будем на это надеяться.

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ Тинемана. Это законы экологического разнообразия, сформулированные немецким гидробиологом **А. Тинеманом** (August Friedrich Thienemann) в 1939 г.:

- чем разнообразнее условия существования в пределах биотопов (больше размерность экологической ниши; раздел 5.3), тем больше число видов в данном биоценозе;
- чем больше отклоняются от нормы (оптимума) условия существования в пределах биотопа, тем беднее видами становится биоценоз и тем больше особей будет иметь каждый из оставшихся видов (этот принцип Ю.И. Чернов называет *правилом компенсации*).

Таким образом, число особей и число видов связаны обратной зависимостью. Одним из показателей, измеряющим эту зависимость, является *индекс Фишера - Корбета - Вильямса* $ED_2 = a$ (см. далее *модели разнообразия*).

В качестве примеров можно назвать, во-первых, процесс цветения водохранилищ равнинного типа (массовое развитие сине-зеленых водорослей в условиях повышенного загрязнения водоемов; одна из моделей этого процесса описана в работах [Крестин, Розенберг, 1996, 2002]), во-вторых, периодическое массовое развитие в тундре всего двух видов грызунов (леммингов [Чернов, 1991; Turchin et al., 2000; Turchin, 2003]). Данный принцип сформулирован и как *правило Крогеруса* (см. далее).

ЗАКОНЫ РАЗНООБРАЗИЯ Жаккара - установленные на примере фитоценологических объектов в 1928 г. швейцарским флористом **П. Жаккаром** (Paul Jaccard) следующие закономерности:

- видовое богатство территории (гамма-разнообразии) прямо пропорционально разнообразию ее экологических условий;
- видовое богатство сообщества (альфа-разнообразии) растет одновременно с расширением площади и уменьшается по мере увеличения однородности последней (за исключением экстремальных показателей температуры, аридности, концентрации солей и др.).

МОДЕЛЬ (КРИВАЯ) "ЧИСЛО ВИДОВ / ПЛОЩАДЬ" отражает увеличение видового богатства с увеличением площади учетной единицы. Ряд теоретических построений [Розенберг, 1989; Розенберг, Рянский, 2004; Иванова, Костина, 2013; Иванова и др., 2014] позволил синтезировать модель зависимости площади описания (S) от числа видов (n_S - среднее число видов в описании на площадке размера S) для задаваемой доли учета видов (p^*) на площадке размера S (S_γ - площадь, определяемая гамма-разнообразием, S_α - альфа-разнообразием):

$$S = S_\gamma + S_\alpha = -50 * \ln(1 - p^*) * \exp(-0,04 * n_S) + 2p^* / (1 - p^*) .$$

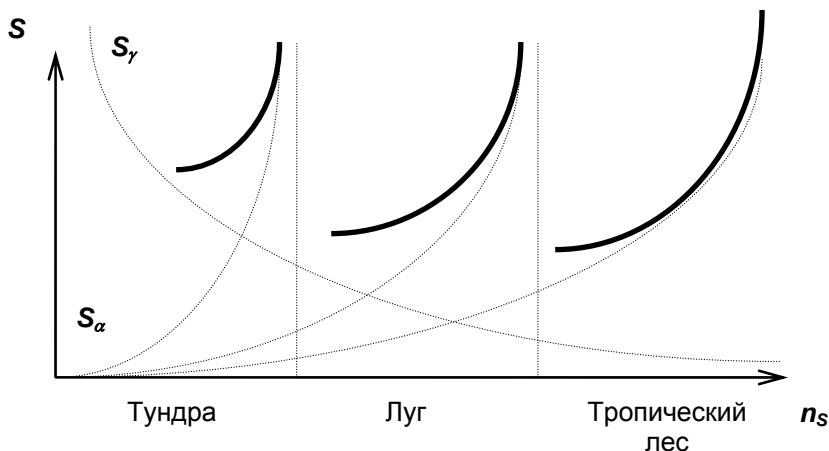


Рис. 5.32. Теоретическая кривая изменения площади описания в зависимости от числа видов

На рис. 5.32 схематично представлен график изменения площади описания S (сплошная линия) в зависимости от числа видов n_S .

Сложность задачи формализации выбора размеров площади описания часто отмечается геоботаниками. Например, **В.И. Василевич** указывает: "Вполне возможно, что нам не удастся найти количественных критериев для размеров площади выявления и придется определять ее путем соглашения, установив общие правила для всех типов растительности" [Василевич, 1969, с. 182]. Именно так поступает немецкий геоботаник **Г. Вальтер** [1982, с. 102], приводя таблицу приблизительных минимальных размеров пробных площадок для различных растительных сообществ (по данным еще одного немецкого геоботаника **Г. Элленберга** [Heinz Ellenberg]).

МОДЕЛИ (ИНДЕКСЫ) РАЗНООБРАЗИЯ - различные формализации, связывающие число видов и число особей в сообществах [Василевич, 1972; Миркин, Розенберг, 1978]. Наиболее распространены следующие индексы.

Индекс Шеннона¹ (Claude Elwood Shannon):

$$ED_1 = - \sum_{i=1}^S p_i \log(p_i),$$

где $p_i = n_i / N$;

S - число видов в сообществе;

$N = \sum n_i$ - общее число особей;

n_i - число особей вида i , упорядоченных в последовательность от менее к более значимым видам в сообществе (предпочтительнее измерять значимость продукцией видов, однако возможна оценка и по проективному покрытию или по встречаемости).

Индекс Фишера - Корбета - Вильямса (Ronald Aylmer Fischer, A. Steven Corbet, Carrington Bonsor Williams):

$$ED_2 = a \text{ из уравнения } S = a \log(1 + N / a),$$

где a - показатель разнообразия; высокое значение a отражает большое число редких видов (с небольшой плотностью).

Показатель Симпсона (Edward Hugh Simpson); у Р. Маргалефа [Маргалеф, 1992] этот показатель носит имя **Гайни - Симпсона** (Corrado Gini):

$$ED_3 = \sum_{i=1}^S [n_i / N]^2.$$

Индекс Макинтоша (Robert Patrick McIntosh):

$$ED_4 = \sum_{i=1}^S n_i^2.$$

¹ Об истории названия этого индекса см. [Розенберг, 2010б].

Индекс Бриллюэна - Маргалефа (Leon Nicolas Brillouin & Ramon Margalef):

$$ED_5 = \frac{1}{N \log_2 \left[\frac{N!}{n_1! n_2! \dots n_S!} \right]} .$$

Индекс Глисона (Henry Allan Gleason):

$$ED_6 = \frac{S}{\ln(N)} .$$

Семейство средних степенных Хилла (Mark O. Hill):

$$ED_7(a) = \left[\sum_{i=1}^S p_i^a \right]^{1/(1-a)} .$$

В последнем случае при разных значениях параметра a можно получить целый спектр индексов разнообразия:

$$ED_7(0) = S,$$

$$ED_7(1) = f(ED_1) - \text{экспоненциальный индекс Шеннона},$$

$$ED_7(2) = 1 / ED_3.$$

МОДЕЛИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗНАЧИМОСТИ ВИДОВ - формализация кривых относительных оценок значимости видов в сообществе:

- гипотеза случайных границ между экологическими нишами **Р. Мак-Артура** (Robert H. MacArthur):

$$n(k) = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^k \frac{1}{S-i+1} ,$$

где S - число видов в описании;

$N = \sum n(i)$ - сумма значимостей всех видов;

$n(k)$ - значимость вида k в ряду от $i = 1$ (наименее значимый вид) до $i = S$ (наиболее значимый вид);

- гипотеза "перехвата" экологических ниш, или геометрический ряд **И. Мотомуры** (Isao Motomura):

$$n(i) = n_1 C_i^{i-1},$$

где $n(i)$ - значимость вида i в ряду от $i = 1$ (наиболее значимый вид) до $i = S$,

$$C_i^{i-1} = n(i) / n(i-1);$$

- гипотеза о формировании видами оценок значимости в соответствии с логнормальным распределением **Ф. Престона** (Frank William Preston):

$$S_r = S_0 \exp[-(aR)^2] ,$$

$$S = \sum S_r = S_0 \sqrt{\pi / a},$$

где S_r - число видов в октаве, удаленной на R октав от модального интервала, содержащего S_0 видов;

$a = \text{const}$ - постоянная, связанная со стандартным отклонением данного распределения, которая часто оценивается величиной $a = 0,2$.

Модели распределения значимости видов фактически позволяют ответить на вопросы, как происходит деление пространства ресурсов (экологических ниш) между видами и каким образом формируются количественные соотношения между значимостями видов. На рис. 5.30 были представлены три теоретические кривые, соответствующие моделям Мак-Артура, Мотомуры и Престона, заимствованные из работы Уиттекера [Уиттекер, 1980, с. 100]. В той же работе Уиттекера приведены кривые значимости видов для природных объектов, хорошо соответствующие теоретическим кривым: **A** - гнездящиеся пары птиц (плотность) в листопадном лесу Западной Вирджинии (США); **B** - чистая продукция видов сосудистых растений в субальпийском пихтовом лесу гор Грейт-Смоки-Маунтинс (штат Теннесси, США); **C** - чистая продукция сосудистых растений в листопадном лесу в ущелье гор Грейт-Смоки-Маунтинс.

ПОСТУЛАТЫ ВИДОВОГО ОБЕДНЕНИЯ - основные закономерности, которые автоматически осуществляются в ходе нарушения экологического разнообразия в сообществе и которые необходимо учитывать в процессе хозяйственной деятельности (борьба с вредителями, акклиматизация и пр.):

- возможно нарушение консорционной целостности (с исчезновением вида консорта-детерминанта, образующего консорцию, исчезают и многие виды-консорты; "*никто не гибнет в одиночку*");
- вновь внедрившийся вид приводит к перераспределению пространства экологических ниш сообщества, сужает возможности менее конкурентоспособных видов и тем самым "подталкивает" их к исчезновению или сокращению численности ("*незванный гость хуже...*");
- при исчезновении трофической цепи (сети) видов возникает новая трофическая цепь (сеть) из видов-аналогов, позволяющая перерабатывать поступающую извне энергию, но зачастую более "бедная" по экологическому разнообразию ("*свято место пусто не бывает*");
- с антропоцентристской точки зрения, замена видов или трофических цепей (сетей) может быть в хозяйственном плане как желательна, так и нежелательна, причем второе происходит чаще (следует учитывать большую "реактивность" рудеральных видов при "освобождении" пространства экологических

ниш; "старый друг лучше новых двух" - в этом проявляется *третий закон-афоризм экологии Б. Коммонера* (Barry Commoner) - *природа "знает" лучше* [nature knows best]).

ПРАВИЛО МОНОРА ОБ УСЛОВИЯХ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ РОДА ОДНИМ ВИДОМ: в однородных условиях и на ограниченной территории какой-либо род, как правило, представлен только одним видом. Правило сформулировано французским зоологом **А. Монором** в 1919 г.

ПРАВИЛО КРОГЕРУСА О ДОМИНИРОВАНИИ ВИДОВ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ: в биотопах с экстремальными условиями, как правило, доминируют узкоспециализированные виды с относительно большим количеством особей. Это правило, сформулированное **Р. Крогерусом** (Rolf Krogerus) в 1932 г., "перекликается" с *биоценотическими принципами Тинемана*.



Альбер Монор
(Albert Monard;
1886 - 1952)

ПРАВИЛО ДЕ КАНДОЛЯ - УОЛЛЕСА (ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ): по мере продвижения с севера на юг, как правило, наблюдается увеличение видового разнообразия сообществ. Увеличение общего биологического разнообразия при движении от полюсов к тропикам связано как с возрастанием в этом же направлении роли биотических факторов в организации сообществ (улучшение условий местообитания увеличивает значимость взаимодействия видов), так и со снижением роли абиотических (для заполярных экосистем главную роль играет экстремальность факторов среды). Правило независимо друг от друга сформулировали **А. де Кандоль** в 1855 г. и **А. Уоллес** (Alfred Russel Wallace) в 1859 г. Много убедительных примеров, подтверждающих справедливость этого правила, можно найти в монографии французского географа **Э. Реклю** (Élisée Reclus) "Земля. Описание жизни земного шара" (1872 г., т. X. Жизнь на Земле).

Еще одну особенность проявления данного правила подчеркивает Ю.И. Чернов, отмечая, что по градиенту "север - юг" в формировании биологического разнообразия нарастает роль эволюционно более продвинутых таксонов и падает удельный вес относительно примитивных групп; "вероятно, в самой сущности жизни и ее эволюции заложено то, что примитивные группы в принципе не способны давать столь высокие уровни видового разнообразия как более прогрессивные там, где для них благоприятны условия" [Чернов, 1991, с. 503].

Следует учесть, что зоогеографические районирования сильно зависят от крупных таксономических групп, положенных в их основу [Неронов и др., 1993; Ивантер, 2012]: например, значительно различаются зоогеографические деления земного шара, полученные по стрекозам [Бельшев, Харитонов, 1981] и по фауне птиц и млекопитающих Уоллеса [Wallace, 1876].

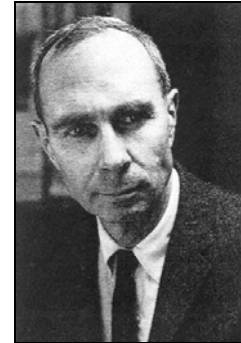


Адольф Ремане
(Adolf Remane;
1898 - 1976)

ПРАВИЛО МИНИМУМА ВИДОВ Ремане характеризует парадокс солоноватых вод, согласно которому минимум разнообразия морских и пресноводных видов животных наблюдается, как правило, в экотонной зоне (при солености 5-8‰); это правило, известное как "*эффект Ремане*", предложено в 1948 г. немецким зоологом и морфологом [Remane, 1949].

ПРАВИЛО ДАРЛИНГТОНА (О СВЯЗИ РАЗМЕРОВ ОСТРОВА С ЧИСЛОМ ВИДОВ): уменьшение площади острова в десять раз,

как правило, сокращает число живущих на нем животных (в частности, амфибий и рептилий) вдвое. В качестве подтверждения этого правила **Ф. Дарлингтон** [Darlington, 1957] приводит следующую схему приблизительного соотношения площади островов Вест-Индии и числа видов амфибий и рептилий на них (табл. 5.10).



Филипп Дарлингтон
(Philip Jackson
Darlington, Jr.;
1904 - 1983)

Таблица 5.10

Соотношение площади острова и числа живущих на нем биологических видов

Приблизительная площадь, кв. миль	Теоретическое число видов	Действительное число видов
40000	80	76-84
4000	40	39-40
400	20	-
40	10	9
4	5	5

Интересные рассуждения о целях развития экосистем можно найти в статье **Е.Н. Букваревой** и **Г.М. Алещенко**. Авторы исходят из того, что рост разнообразия (сложности) не является критерием эффективности развития биосистем в целом, их цель - "экстремизация какого-то другого параметра. В качестве одного из наиболее общих критериев эффективности биосистем можно рассматривать комплекс, объединяющий минимизацию производства энтропии и максимизацию интенсивности потоков вещества, энергии или информации через систему" [Букварева, Алещенко, 1997, с. 23; 2013]. На основе этого допущения авторы предлагают различать динамику оптимального уровня биоразнообразия в случайно меняющейся среде (называют это "*принципом оптимального разнообра-*

зия") для систем с четкой функциональной структурой (например, сообщество) и систем из более или менее однотипных взаимозаменяемых элементов (популяция). В условиях дестабилизации среды разнообразие первых уменьшается, а вторых - растет; при стабильности факторов среды идут обратные процессы.

Завершая рассмотрение проблем экологического разнообразия, остановимся на красивом образе, который предложили в 1981 г. экологи Стэнфордского университета (США) **Пауль и Энне Эрлих** (Paul Ralph & Anne Howland Ehrlich): разнообразие подобно заклепкам самолета - каждая заклепка играет малую, но значимую роль для нормального функционирования целого. Потеря же любой из заклепок ослабляет систему, а при потере некоторого их числа гибель системы становится неизбежной. В 1991 г. несколько иную точку зрения высказал австралийский эколог **Б. Уолкер** (B. Walker): большинство видов в экосистеме "избыточны" и напоминают, скорее, пассажиров самолета, чем его заклепки.

Данные модели стали предметом обсуждения на Международной конференции по оценке глобального биоразнообразия (27 февраля - 3 марта 1994 г., Калифорния, США). На этой конференции приводились примеры как в пользу "модели заклепок" (в эксперименте была получена положительная корреляционная связь прироста фитомассы и числа видов в сообществе однолетних трав), так и "модели пассажиров" (леса умеренной зоны Северного полушария характеризуются примерно одинаковой продуктивностью при значительном различии в них числа видов деревьев и кустарников: в лесах Восточной Азии - 876 видов, Северной Америки - 158, Европы - 106).

МЕЖДУНАРОДНЫЙ ДЕНЬ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ (на других официальных языках ООН: англ. International Day for Biological Diversity, исп. Día Internacional de la Diversidad Biológica, фр. Journée internationale de la diversité biologique) отмечается ежегодно **22 мая** начиная с 2001 г. (рис. 5.33). Памятная дата провозглашена Генеральной Ассамблеей ООН в 1995 г. в специальной резолюции № A/RES/49/119 и уточнена в 2000 г. в резолюции № A/RES/55/201. К этому дню регулярно публикуются послания Генерального секретаря ООН по случаю Международного дня биологического разнообразия. Например, в послании Кофи Аннана [Kofi Annan] 2005 г., в частности, сказано, что "биоразнообразие это фактор, на котором основывается устойчивое развитие и который обеспечивает защиту общества от последствий непредвиденных потрясений"; в послании Пан Ги Муна [Ban Ki-moon] 2015 г. написано: "Любая рамочная программа устойчивого развития должна предусматривать создание условий для сохранения и неистощительного использования биоразнообразия, более справедливого распределения благ и снижения влияния факторов, порождающих утрату биоразнообразия".

Тематика *Международного дня биологического разнообразия* определяется ежегодно:

- 2002 г. - "Предназначенный для биоразнообразия лесов";
- 2003 г. - "Биоразнообразии и борьба с нищетой - вызовы для устойчивого развития";
- 2004 г. - "Биоразнообразии: продовольствие, вода и обеспечение здоровья для всех";
- 2005 г. - "Биоразнообразии: страхование жизни в нашем меняющемся мире";
- 2006 г. - "Защитить биоразнообразии в засушливых районах";
- 2007 г. - "Изменение климата и биологическое разнообразии";
- 2008 г. - "Биоразнообразии и сельское хозяйство";
- 2009 г. - "Захватнические чуждые виды";
- 2010 г. - "Биоразнообразии для нужд развития и облегчения бремени нищеты";
- 2011 г. - "Биоразнообразии лесов";
- 2012 г. - "Биоразнообразии морей";
- 2013 г. - "Вода и биоразнообразии";
- 2014 г. - "Биоразнообразии островов";
- 2015 г. - "Биоразнообразии для целей устойчивого развития".

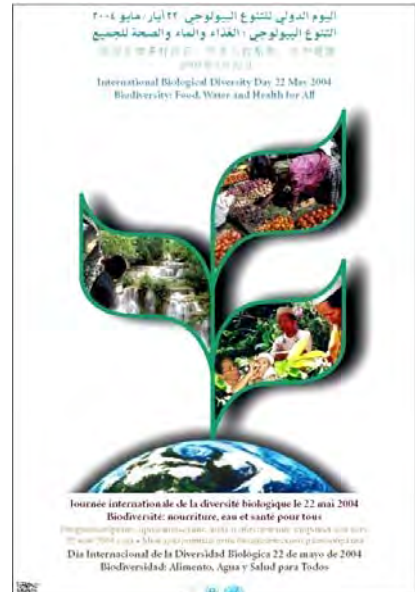


Рис. 5.33. Официальный плакат ООН к Международному дню биологического разнообразия 2004 г.

Повторим:

1. Укажите и объясните свой выбор, в каком лесу разнообразие птиц выше:
 - a) с развитым подростом и подростком;
 - b) без подростка и подростка.
2. Во флоре Кавказа насчитывается около 6 тыс. видов цветковых растений, а на такой же площади равнинной Европы - около 2 тыс.; объясните эти различия.
3. Разнообразие видов птиц в листопадном лесу, по Мак-Артуру, зависит:
 - a) от видового разнообразия растений;
 - b) разнообразия ярусов растительности;
 - c) размеров лесного массива.

Темы для дискуссий

- Какие оценки биологического разнообразия России мы знаем?
(см.: Тишков А.А. *Сохранение биологического разнообразия в России // Россия в окружающем мире: 2005 : аналит. ежегодник / отв. ред. Н.Н. Марфенин; под общ. ред. Н.Н. Марфенина, С.А. Степанова. М. : Модус-К - Этерна, 2006. С. 82-124).*
- "Объединительная" модель Чессона-Эдлера - компромисс механизмов формирования сообществ?
- Видовое обеднение и "вечные вопросы": кто виноват и что делать?

5.5. Синэкология

5.5.1. Фрактальность видовой и пространственной структур биологических сообществ (лекции № 12-13)

Термин "экосистема" был введен в 1935 г. английским экологом и геоботаником **А. Тенсли** (Arthur George Tansley; подробнее см. раздел 3.3).

Экосистема (греч. *oikos* - дом, место и *systema* - целое, составленное из частей) - функциональная система, включающая в себя сообщество живых организмов и их среду обитания.

Весьма наглядно сказанное иллюстрирует французский эколог **Р. Дажо** (Roger Dajoz) [Дажо, 1975, с. 260]:

Экосистема = Биотоп + Биоценоз.

Структура биологических сообществ во всем их многообразии (рис. 5.34) традиционно находится в центре внимания теоретической экологии. На первый взгляд, эти вопросы имеют мало точек пересечения, и классические подходы к описанию этих структур разработаны совершенно независимо друг от друга.

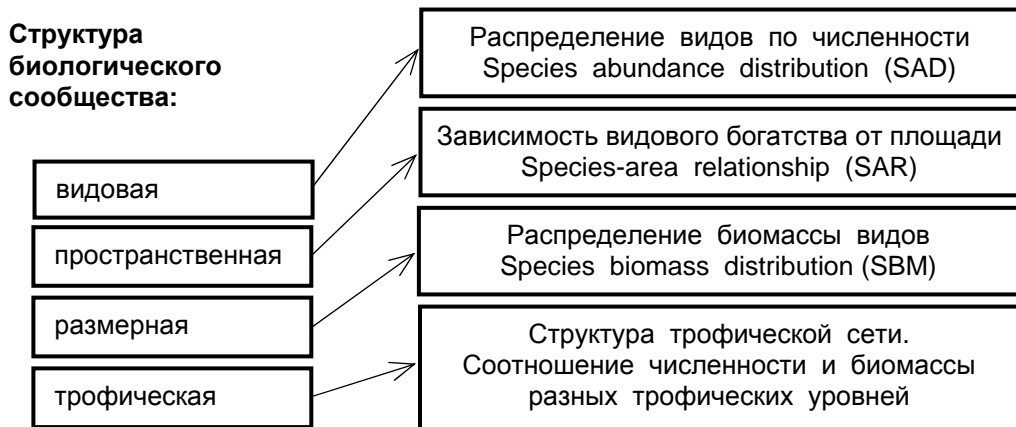


Рис. 5.34. Возможные подходы к описанию структуры биологического сообщества

Рассмотрим теоретические конструкции данной концепции (рис. 5.35).

КОНЦЕПЦИЯ ЭКОСИСТЕМЫ: любая биосистема, включающая в себя все совместно функционирующие организмы (биотическое сообщество, биоценоз) на данном участке территории и взаимодействующая с физической средой

так, что поток энергии создает достаточно четко определенные биотические структуры с круговоротом веществ между живой и неживой частями, представляет собой *экологическую систему* или *экосистему*. **Экосистема - основная функциональная единица в экологии.**

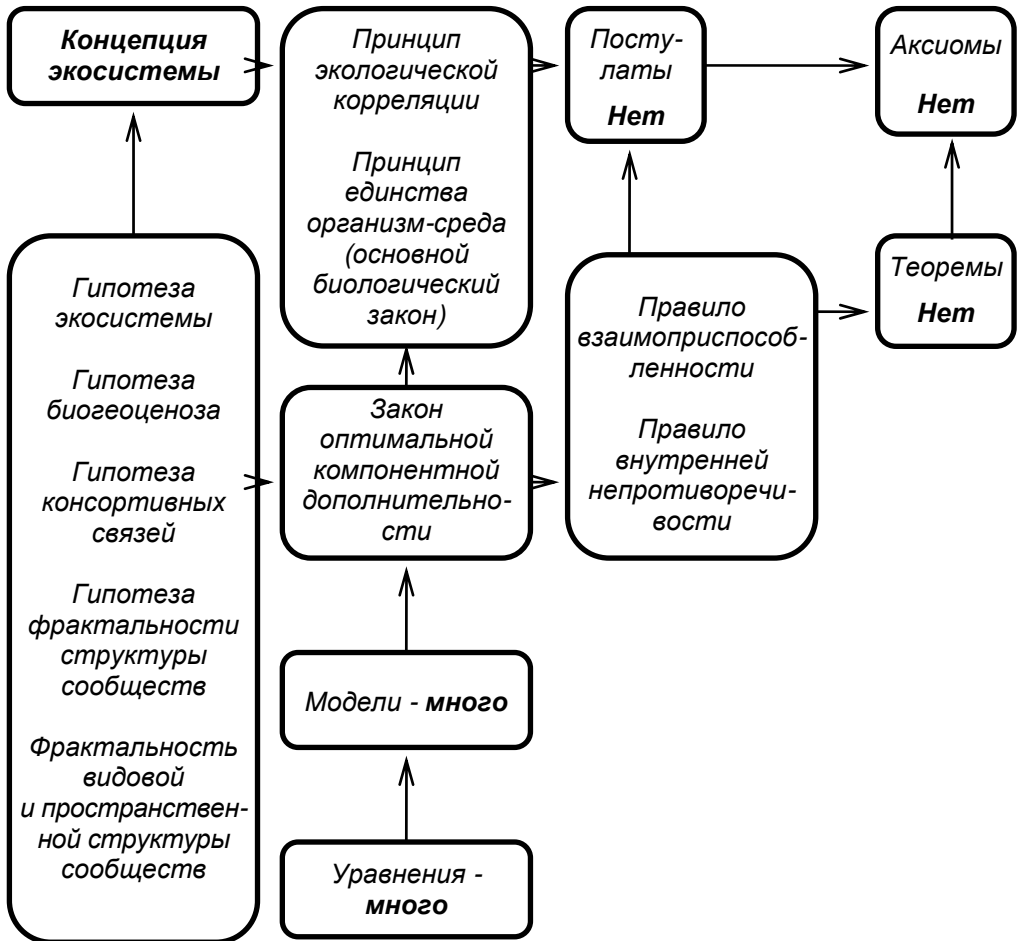


Рис. 5.35. Экология сообществ (синэкология)

Один из основоположников экологии профессор Московского университета **К.Ф. Рулье** в работе "Жизнь животных по отношению ко внешним условиям" писал: "Приляг к лужице, изучи подробно существа - растения и животных, ее населяющих, в постепенном развитии и взаимно непрестанно перекрещивающихся отношениях организации и образа жизни, и ты для науки сделаешь несравненно более, нежели многие путешественники. <...> Полагаем, задачей, достойной первого из первых ученых обществ, назначить следующую тему для ученого труда первейших ученых: "Исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных в их постепенном вза-

имном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий". Пока ни одно общество не решилось предложить такой задачи, и не решилось по весьма достойной причине - оно знает, что не нашло бы даже сколько-нибудь удовлетворительного ответа" [Рулье, 1852]. Какие же группы организмов мы увидим в этих "трех вершках"?

С точки зрения трофических отношений, экосистема состоит из двух групп организмов: **автотрофных** (самостоятельно "питающихся", осуществляющих в основном фиксацию световой энергии и использующих простые неорганические вещества для построения сложных веществ) и **гетеротрофных** (питающихся другими, для которых характерны утилизация, перестройка и разложение сложных веществ). Это разделение было предложено в 1885 г. немецким биологом **В. Пфедфером**. Однако еще раз подчеркнем (см. раздел 2.1), что одним из первых, кто разделил эти группы организмов, был великий химик **А. Лавуазье** (Antoine Laurent de Lavoisier). **Л. Пастер** (Louis Pasteur) еще в апреле 1862 г. в докладе министру просвещения Франции об успехах химических и биологических наук "Роль брожения в природе" писал: "Слова Лавуазье указывают с поразительной точностью на три составных элемента, к которым сводится проблема непрерывности жизни на поверхности Земли (продуценты, консументы и редуценты в современной экологической терминологии. - *Ремарка наша*).<...> Мы знаем, что вещества, извлекаемые из растений, будучи оставленными на воздухе, начинают бродить и постепенно исчезают. Мы знаем, что трупы животных подвергаются гниению, и от них остаются одни скелеты.<...> Для того чтобы он замкнулся (круг превращений жизни. - *Ремарка наша*), необходимо превращение органического вещества мертвого растения или животного в неорганические вещества. <...> Как происходят все эти превращения? Вот проблема, которая подразделяется на множество других интересных и перспективных задач.<...> Я прихожу к выводу, что разрушение органической материи обусловлено, в первую очередь, размножением микроскопически малых организмов, наделенных способностью вызывать диссоциацию сложных органических веществ или медленное их сжигание при фиксации кислорода - способностью, которая делает эти организмы самыми активными участниками жизненно необходимого процесса возвращения в атмосферу всего, что отжило".

Ю. Одум для удобства описания выделяет в составе экосистемы следующие компоненты:

- **неорганические вещества** (С, N, P, CO₂, H₂O и т. д.);
- **органические вещества** (белки, углеводы, липиды, гуминовые кислоты и т. д.);
- **климатический режим** (температура и другие физические факторы);
- **продуценты** (автотрофные организмы, главным образом зеленые растения, которые способны создавать пищу из простых неорганических веществ);

- **макроконсументы**, или **фаготрофы** (гетеротрофные организмы, главным образом животные, которые поедают другие организмы или частицы органического вещества);

- **микроконсументы**, **сапрофиты**, **редуценты**, или **осмотрофы** (гетеротрофные организмы, преимущественно бактерии и грибы, которые разрушают сложные органические соединения мертвой протоплазмы, поглощают некоторые продукты разложения и высвобождают неорганические вещества, пригодные для использования продуцентами, а также органические вещества, способные служить источниками энергии, ингибиторами или стимуляторами для других биотических компонент экосистемы).

В данной классификации первые три группы компонентов представляют абиотическую часть экосистемы, остальные - биотическую.

Р. Вигерт и **Д. Оуэнс** [Wiegert, Owens, 1970] делят **гетеротрофов** на две группы (учитывается разрыв во времени между потреблением живого и мертвого вещества):

- **биофаги** (организмы, поедающие другие живые организмы);
- **сапрофаги** (организмы, питающиеся мертвым органическим веществом).

Три живые группы компонентов экосистемы, разделение которых проводится по типу питания (*продуценты*, *макро- и микроконсументы*), рассматриваются **Р. Уиттекером** [Whittaker, 1969] как "функциональные царства природы".

Экосистема может быть подразделена на целый ряд более мелких структурных единиц (*ценоэлементы*), наиболее полный обзор которых был дан **А.А. Корчагиным** в 1976 г. (правда, применительно к растительным сообществам; в частности, обсуждалось около 30 понятий). Кратко прокомментируем некоторые из них.

Синузия - пространственно и экологически обусловленная часть фитоценоза, отражающая внутрифитоценотическую ассоциированность, **синузия - это "субфитоценоз"** [Миркин и др., 1989]. Об объеме этого понятия продолжают множественные дискуссии. Наиболее удачным следует признать определение **В.Н. Сукачева** и **А.П. Шенникова**: "Синузии - структурные части фитоценоза, ограниченные в пространстве или во времени (занимающие определенную экологическую нишу), отличающиеся одна от другой в морфологическом, флористическом, экологическом и фитоценотическом отношении". Термин "синузия" был введен в 1917 г. швейцарским геоботаником **Э. Рюбелем** (Eduard August Rübel), но стал активно пропагандироваться австрийским геоботаником **Х. Гамсом** (Helmut Gams) с 1918 г., который выделял три порядка синузий:

- группировки одного вида (соответствуют объему ценопопуляции или даже консорции; так, в синузию сосны Гамс включал и омелу, и гусениц *Cnethocampa*);

- группировки многих видов, которые являются экологически гомогенными и принадлежат одной жизненной форме (понимание синузии, поддерживаемое большинством исследователей);

- группировки эколого-биоморфологически разных видов (*гиперсинузия*).

Различают *сезонные синузии*, существующие в сезонном цикле лишь часть вегетационного периода (эфемероиды в лесу или в пустыне).

Полисинузальность характерна для сложных многоярусных сообществ, сформированных организмами разных жизненных форм (например, леса); в этих случаях синузия опосредствуется как *ярус*. Подчеркивают еще одно свойство синузий - "их относительную автономность, выражающуюся в том, что синузии одного и того же типа могут сосуществовать с синузиями иных типов в разных комбинациях" [Ипатов, Кирикова, 1997, с. 167].

Наконец, **Б.Н. Норин** предлагал различать четыре типа *ассоциированности синузий*:

- конгломеративные (сопряженные экотопически);
- агломеративные (к экотопической сопряженности добавляется слабое фитocenотическое взаимовлияние);
- комбинативные (ценотические связи устанавливаются между частью синузий);
- ассоциативные (все синузии ценотически связаны благодаря наличию мощной эдификаторной связи) [Норин, 1966].

Схема Норина переусложнена, и сами названия синузий **Т.А. Работнов** в исследовании 1983 г. считал неудачными; однако схема демонстрирует еще одно важное свойство - *синузальную непрерывность*, так как границы между данными типами синузий установить не просто.



**Виктор Семенович
Ипатов** (г. р. 1930)

Ценоячейка - элементарное ценотическое образование, объединяющее растения с индивидуальными топически-трофическими конкурентными отношениями (непосредственными взаимодействиями через среду); термин предложен **В.С. Ипатовым** в 1966 г. "Легче всего представить это образование (ценоячейку. - *Ремарка наша*) на примере древостоя. Если деревья стоят близко друг от друга, они неизбежно вступают во взаимоотношения, при этом между соседними особями устанавливается непосредственный контакт. Если деревья, образующие древостой, морфологически сходны (их надземные и подземные ассимилирующие органы расположены в одних слоях) и обладают сходными экологическими потребностями, между ними устанавливаются конкурентные отношения.<...> Морфологическая выраженность ценоячейки определяется рядом причин, в первую очередь возрастом древостоя" [Ипатов, Кирикова, 1997]. Можно констатировать, что ценоячейка особи задается размерами *фитогенного поля* **А.А. Уранова** [Уранов, 1965].

Ценом. В.С. Ипатов выделяет ценоячейки в пределах только одного яруса, а В.И. Василевич - в пределах всех ярусов по фитогенным полям наиболее цено-

тически мощных видов растений (по деревьям в лесу) [Василевич, 1983]. Фактически "ценоячейка" Василевича оказывается синонимом другой единицы, которую Ипатов называет *ценомом* (эдификатор - ценоячейка). Достаточно четко выраженные ценомы формируются на лугах в результате воздействия одиночно стоящих деревьев и групп кустарников.

Гильдия - группа видов, которые делят один и тот же ресурс и потому связаны отношениями наиболее острой конкуренции. Термин предложен американским зоологом и энтомологом **Р. Роутом** (Richard Root) в 1967 г. Примерами могут служить: кенгуру и овца - крупные травоядные животные, при совместном обитании питающиеся почти одной и той же пищей, шмели видов *Bombus appositus* и *B. kirbyellus* ("длиннохоботные"), предпочитающие растения с длинными венчиками, особенно *Delphinium barbeyi*, или видов *Bombus bifarius*, *B. sylvicola* и *B. frigidus* ("короткохоботные"), питающихся на всевозможных сложноцветных и на иван-чае (*Chamaenerion angustifolium*), у которых довольно короткие венчики.

Понятие "гильдия" чаще используется экологами-зоологами, так как в растительных сообществах виды делят одни и те же ресурсы - свет, элементы питания, воду и пр. Тем не менее, по-видимому, как о гильдиях можно говорить и о синузиях, в которых популяции делят одно и то же пространство и потому наиболее интенсивно конкурируют за одни и те же ресурсы (например, ярус деревьев в лесу умеренной широты; синузия весенних эфемероидов в широколиственном лесу; синузия однолетников в пустыне, развивающаяся после осадков и т. д.).

Консорция - см. далее "*гипотеза консортивных связей*".

ГИПОТЕЗА ЭКОСИСТЕМЫ Тэнсли. По определению **А. Тэнсли** [Tansley, 1935], под экосистемой понимается функциональная система, включающая в себя сообщество живых организмов и среду их обитания. Британский энтомолог **Ф. Эванс** (Francis Evans) предложил расширить понятие "экосистема", используя этот термин для определения любой части жизни, взаимодействующей со средой (от особи до биосферы или, по меткому выражению эстонского фитоценолога **В. Мазинга**, "*от кочки до оболочки*"). С этой точки зрения, *определение "гипотеза Тэнсли"* более конкретно.

ГИПОТЕЗА БИОГЕОЦЕНОЗА Сукачева - обсуждается в разделе 3.1.

ГИПОТЕЗА КОНСОРТИВНЫХ СВЯЗЕЙ Беклемишева - Раменского: представление о существовании основной ячейки трансформации энергии в экосистеме, являющейся ее структурной частью и называемой *консорцией*. Важной отличительной чертой консорции является общность "эволюционной судьбы", взаимное приспособление видов-консортов друг к другу в процессе эволюции (*коадаптация*). Представления о консорции были независимо сформулированы зоологом **В.Н. Беклемишевым** в 1951 г. и ботаником **Л.Г. Раменским** в 1952 г.

Большой теоретический и методический вклад в изучение консорций был сделан **В. Мазингом**. В частности, он различал индивидуальные, клональные, популяционные, региональные, видовые консорции. В качестве ядра *индивидуальной консорции* обычно выступает автотрофное растение-эдификатор, компо-

нентами (видами-консортами) являются непосредственно связанные с ним (трофически и топически) организмы (рис. 5.36).

Ядром *популяционной консорции* является вся популяция или вид в целом (рис. 5.37), *синузальной консорции* - виды одной экобиоморфы (например, темнохвойные деревья). Кроме того, Мазинг различал консорции по числу трофических *уровней-концентров*, на которых происходит трансформация энергии (концентры автотрофов, фитофагов, зоофагов первого порядка, зоофагов второго порядка и т. д.). По мере повышения уровня центра меняется соотношение его факультативных и облигатных элементов, что переводит консорцию из дискретных ячеек трансформации энергии в класс непрерывных явлений.

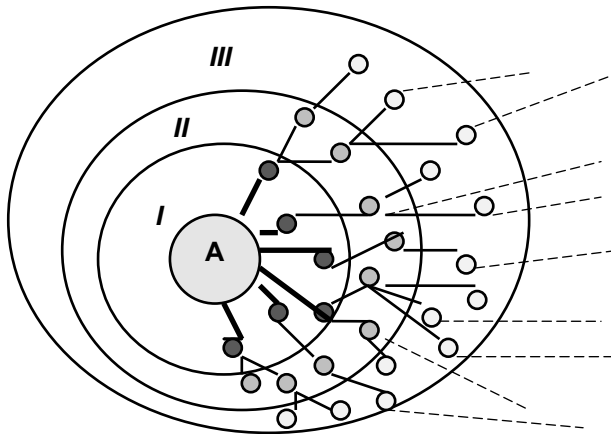


Рис. 5.36. Схема консорции (по [Мазинг, 1966]):

A - ядро (детерминант) консорции, I, II, III - концентры; темные кружки в концентре I - фитофаги, фитопаразиты, симбионты, эпифиты; светлые кружки в других концентрах - в основном зоофаги и зоопаразиты

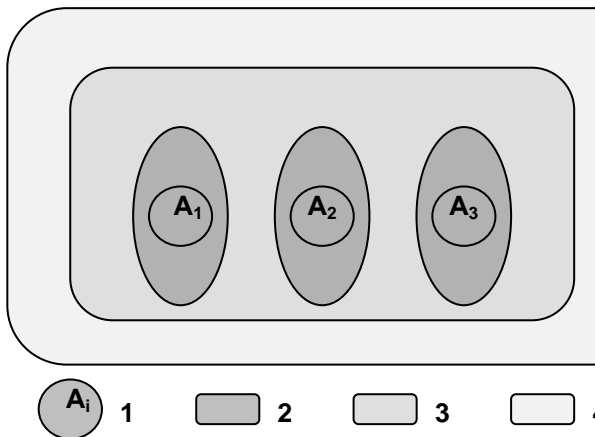


Рис. 5.37. Схема консорции (по [Мальцев, 1987]):

1 - особь детерминант; 2 - консорты (аналог концентрам I, II, III на рис. 5.36);
3 - супраконсорты (или популяционная консорция, по Мазингу);
4 - "посетители" (неконсортивные элементы)

Большинство дискуссий 60-70-х гг. XX в о структуре консорциев сводилось к решению трех основных вопросов [Мальцев, 1987, с. 47]:

- может ли быть детерминантом любой (автотрофный или гетеротрофный) организм, либо консорция связана с автотрофным неэпифитным растением;
- связана ли консорция с отдельной особью детерминанта или со всей его популяцией;
- какого характера связи следует относить к консортивным (в частности, следует ли придерживаться представлений о поликонцентральной структуре консорции, отражающей положение того или иного вида в пищевой цепи).

На перечисленные вопросы **В.И. Мальцев** в работе 1987 г. дал такие ответы:

- важен не способ производства органического вещества, а размеры организма и его способность "контролировать" среду (в этом контексте роль автотрофов выше, хотя и не исключается консорция с детерминантом-гетеротрофом);
- консорцию следует связывать с ценопопуляцией детерминанта (популяционная консорция, по Мазингу);
- консортивные связи различаются по своей приуроченности к ценопопуляции детерминанта (например, манника водного (*Glyceria maxima*)), собственно консорты (личинки хирономид (массовые виды *Glyptotendipes glaucus* и *Pentapetilum sordens*)), супраконсорты (хищные пиявки рода *Erpobdella*, брюхоногие моллюски *Lymnaea stagnalis* и *Planorbarius corneus*) и "посетители" (представители нектона - рыбы).

Между детерминантом консорции и консортами существуют разнообразные связи, которые, основываясь на результатах классификации **Т.А. Работнова**, можно свести к следующему (табл. 5.11).

Консорты эксплуатируют отдельные особи детерминанта, их обилие в большей степени определяется физиологическим состоянием детерминанта. Супраконсорты эксплуатируют уже ценопопуляцию детерминанта и, в известной степени, меньше подвержены его детерминирующему влиянию. Таким образом, консортивная сукцессия должна идти от преобладания топических связей над трофическими (превалирование супраконсортов над консортами) по направлению к росту трофических отношений (возрастание относительной доли собственно консортов). Этот вывод подтверждается данными **Л.Н. Зимбалева** 1966 г., показавшей, что по мере становления гидробиологического режима Кременчугского и Киевского водохранилищ исследователи наблюдали уменьшение обилия прибрежно-фитофильных видов (в подавляющем большинстве - супраконсортов) и рост относительного обилия фитофильных видов (в основном - консортов).

А.А. Корчагин в 1976 г. и **Т.А. Работнов** в 1983 г. различали пять форм динамики консорций:

- *сезонную* (связанную с сезонными изменениями компонентов консорции);
- *флуктуационную* (разногодичные изменения численности и жизненного состояния консортов);

- *сукцессионную* (связанную с сукцессиями растительных сообществ),
- *онтогенетическую* (связанную с онтогенетическим развитием ядра консорции);
- *эволюционную*.

Таблица 5.11

Классификация консортивных связей растений с их консортами

Характер связей	Интерпретация
<i>Воздействие детерминанта консорции на консорты</i>	
Фабрические	Представляет консортам или опору (для лиан), или материал для устройства гнезд
Трофические	Снабжает консорты энергией или веществами, источником которых могут быть живые органы детерминанта, его диаспора и пыльца, прижизненные выделения, отмершие органы и пр.
Форические	Опыление цветов и распространение диаспор детерминанта консорции
Дефензивные	Обеспечивает защиту консортов от их врагов
Аттрактивные и репеллентные	Выделяет вещества, привлекающие или отпугивающие консортов
Улучшение условий произрастания	Участвует в образовании общих условий обитания (микроклимат, микропочвенные особенности и пр.)
<i>Воздействие консортов на детерминант консорции</i>	
Фабрические	Использование детерминанта как места и материала для устройства гнезд
Трофические	Использование детерминанта в качестве источника энергии и элементов минерального питания. Улучшение обеспечения детерминанта элементами минерального питания (фосфором - микоризообразующие грибы, азотом - азотфиксирующие симбионты); обеспечение элементами минерального питания и частично энергией насекомоядных растений-детерминантов
Контактные	Травмирование надземных и подземных органов (обгрызание листьев, обламывание ветвей, повреждение корневой системы и пр.); иногда это сопровождается вегетативным размножением детерминантов
Ассоциативные	Обеспечение детерминанта элементами минерального питания в результате разложения и минерализации его отмерших органов сапрофитными консортами
Форические	Перенос консортами пыльцы и диаспор
Патогенные	Выделение консортами-эндобионтами токсичных метаболитов в ткани детерминанта
Эдифицирующие	Изменение среды обитания детерминанта в результате деятельности консортов-животных
Дефензивные	Защита детерминанта (яблоня - муравьи - тля)
Ареалографические	Влияние консортов-опылителей на границы распространения детерминанта

"Таким образом, - считал В.И. Мальцев, - роль консорций в системе экологических отношений такова, что они являются естественными концентраторами жизни в наиболее активных участках пространства (используемого с максимальной для данных условий эффективностью), определяющими направленность продукционных процессов и процессов потребления органического вещества" [Мальцев, 1987, с. 49-50].

ГИПОТЕЗА ФРАКТАЛЬНОСТИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ - см. далее раздел 5.5.1.

ПРИНЦИП ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КОРРЕЛЯЦИИ: в экосистеме все входящие в нее виды живого и абиотические компоненты функционально соответствуют друг другу и взаимосвязаны (первый закон-афоризм экологии **Б. Коммонера** (Barry Commoner) - *все связано со всем остальным*; см. раздел 5.2.3). Выпадение одной части системы (например, уничтожение некоторого вида) неминуемо ведет к исключению всех более тесно связанных с ним видов и к функциональному изменению экосистемы в целом. Например, уничтожение ядра консорции (см. рис. 5.36) приведет к значительному исключению организмов центра I, в меньшей степени скажется на организмах центра II и может вообще не повлиять на организмы центра III, которые переключатся на другие консорции.

ПРИНЦИП ЕДИНСТВА "ОРГАНИЗМ-СРЕДА" (ОСНОВНОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЗАКОН) Рулье - Сеченова - закон, согласно которому между живыми организмами и окружающей их средой существуют тесные взаимоотношения, взаимозависимости и взаимовлияния, обуславливающие их единство. Постоянный обмен энергией, веществом и информацией между организмом и средой материализует и делает пластичным такое единство. *Экосистема - открытая система* (второй закон-афоризм экологии Б. Коммонера - *все должно куда-то деваться* (every-thing must go somewhere)). В системе "организм - среда" главенствующую роль играет именно организм (живое вещество), что было впервые показано **В.И. Вернадским** (*аксиома биогенной миграции атомов*; раздел 5.6).

В 1850 г. профессор Московского университета и признанный основатель московской школы эволюционистов **К.Ф. Рулье** писал: "Вся история животного (как и всего действительно существующего) показывает несомненно на то, что животное, предоставленное самому себе, удаленное от внешнего мира, не может ни родиться, ни жить, ни умереть. Для совершения полного круга развития нужно обоюдное участие двоякого рода элементов, принадлежащих животному и элементов для него внешних. Закон двойственности жизненных элементов или закон общения животного с миром. Этот закон имеет самое общее, мировое значение (разрядка автора. - *Ремарка наша*)" [Рулье, 1954, с. 78].

В 1861 г. физиолог **И.М. Сеченов** независимо от Рулье приходит к аналогичным выводам: "Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен; поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него. Так как без последней существование организма невозможно, то споры о том, что в жизни важнее, среда ли, или само тело, не имеют ни малейшего смысла" [Сеченов, 1952, с. 533].

Из многочисленных современных интерпретаций рассматриваемого закона остановимся на его видении ихтиологом **Г.В. Никольским**: "Каждый вид приспособлен к своей специфической среде, к определенной пище, хищникам, температуре, солености воды и другим элементам внешнего мира, без которых он не может существовать. Вид и его среда представляют собой диалектическое противоречивое единство - единство противоположностей. *Закон противоречивого единства организма и среды*, вытекающий из общей закономерности единства внешнего и внутреннего, *есть один из основных биологических законов*. Только опираясь на эту закономерность, могут успешно развиваться все отрасли биологии" [Никольский, 1972, с. 23].

ЗАКОН ОПТИМАЛЬНОЙ КОМПОНЕНТНОЙ ДОПОЛНИТЕЛЬНОСТИ - никакая экосистема не может самостоятельно существовать при искусственно созданном значительном избытке или недостатке какого-либо экологического компонента (как биотического, так и абиотического). Сразу подчеркнем, что этот закон не распространяется на случаи "стопроцентного насыщения" (естественно, водная экосистема может развиваться только в водной среде). В известном смысле, этот закон может рассматриваться как развитие *принципа лимитирующих факторов Либиха - Шелфорда* (раздел 5.1). При этом в качестве "нормы" экологического компонента **Н.Ф. Реймерс** рекомендует считать ту, которая обеспечивает экологическое равновесие именно данной экосистеме в сложившемся балансе всей иерархии природных систем [Реймерс, 1990].

МОДЕЛИ ЭКОСИСТЕМ - количество моделей экосистем огромно и продолжает экспоненциально расти; вопросами моделирования экосистем занимается *математическая экология*.

ПРАВИЛО ВЗАИМОПРИСПОСОБЛЕННОСТИ Мёбиуса - Морозова. Все виды в биоценозе приспособлены друг к другу настолько, что их сообщество составляет внутренне противоречивое, но единое и взаимно увязанное системное целое (в природе нет "полезных" и "вредных" видов, все виды, как правило, взаимоприспособлены). Правило было сформулировано немецким гидробиологом **К. Мёбиусом** в 1877 г. (тогда же он предложил и понятие "биоценоз"). В 1912 г. **Г.Ф. Морозов** в книге "Учение о лесе" писал: "...в природе не существует полезных и вредных птиц, полезных и вредных насекомых, там все служит друг другу и взаимно приспособлено" [Морозов, 1912, с. 392].

ПРАВИЛО ВНУТРЕННЕЙ НЕПРОТИВОРЕЧИВОСТИ - в естественных экосистемах деятельность входящих в них видов, как правило, направлена на поддержание этих экосистем как среды собственного обитания: "Наилучшее соответствие между организмами и изменяющимися условиями неизбежно предполагает некий компромисс между приспособлением к переменам и способностью к их переживанию. В условиях многократного воздействия циклических изменений на последовательные поколения организмов естественный отбор привел к возникновению ряда особенностей образа жизни, которые и сами по себе являются циклическими (проявление правила внутренней непротиворечивости. - *Ремарка наша*). К числу таких особенностей относятся диапауза насекомых, ежегодное сбрасывание листвы листопадными деревьями, суточные движения листьев, приливно-отливный ритм перемещений у литоральных крабов, годовой цикл функционирования репродуктивных систем и сезонный цикл изменения густоты меха у млекопитающих" [Бигон и др., 1989, т. 1, с. 57].

Наиболее яркими примерами соответствия организмов и среды могут служить пищевые взаимоотношения (зависимость коалы от листвы эвкалипта или панды от побегов бамбука), мутуалистическая связь между азотфиксирующими бактериями и корнями бобовых растений, а также взаимодействия в системе "паразит - хозяин".

Свойство частей быть подобными всей структуре в целом называется *самоподобием*. Интервал самоподобия различных природных объектов может содержать масштабы от долей микрометра (при рассмотрении структуры пористых горных пород) до десятков километров (при рассмотрении рельефа местности и формы облаков). Примеры самоподобия можно найти в различных, на первый взгляд, объектах или процессах. Так, броуновское движение является хорошей иллюстрацией вероятностного самоподобия; в математике примерами самоподобия являются канторовы множества и функция Вейерштрасса; в музыке самоподобие связано с темперированным двенадцатитоновым строем Баха; русские деревянные матрешки, так же как китайские коробочки, - иллюстрации дискретного ограниченного самоподобия; акустические системы (в частности, основная мембрана внутреннего уха) также функционируют на основе принципа самоподобия. Перечень самоподобных природных объектов и явлений можно продолжить, включив в него крону деревьев, гифы актиномицетов, разряд молнии, бронхиальное дерево, кровеносную и речную системы и т. д.; наконец, самоподобие часто присуще таким иерархическим структурам, как филогенетические деревья (см. рис. 5.38). Самоподобие предполагает, что копирование и масштабирование некоторого "эталонного" образа позволяет природе легко создавать сложную многомасштабную структуру.

Примеры фракталов различных систем

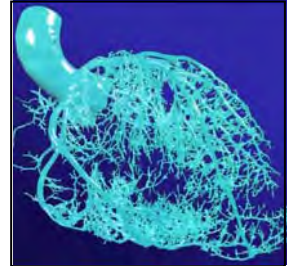
Фракталы живой природы



Радиолярия
(рис. Э. Геккеля, 1902)

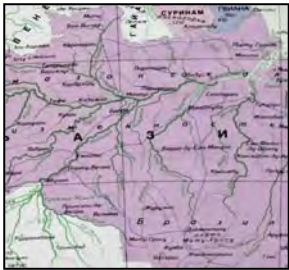


Кораллы



Сеть кровеносных
сосудов сердца

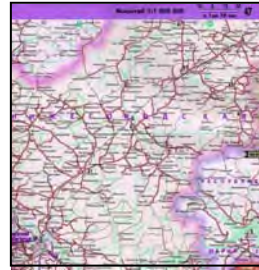
Фракталы неживой природы



Речная сеть



Молния



Дорожная сеть

Фрактал технических систем



Ван Гог В. (Vincent Willem van Gogh,
1853 - 1890) "Звездная ночь.
Сен Реми", 1889,
Музей современного искусства, Нью-Йорк



Ван Гог В.
"Цветущий плодовый сад",
1888, Музей Ван Гога, Амстердам

Фракталы в искусстве

Рис. 5.38. Примеры фрактальных структур (начало)



**Кацусика Хокусай
(Hokusai Katsushika,
1760 - 1849)
"Большая Волна
в Канагаве"**

Ок. 1831 - 1833; первая гравюра
серии
"36 видов горы Фудзияма"
Метрополитен-музей,
Нью-Йорк;
Британский музей, Лондон



**"Водовороты в проливе
под мостом Конаруто"**

**Утагава [Андо] Хиросигэ (Utagawa [Ando] Hiroshige, 1797 - 1858),
(ок. 1820 - 1836)**

Государственный музей изобразительных искусств
им. А.С. Пушкина, Москва; Британский музей, Лондон



**"Водовороты пролива Наруто
в провинции Ава"**

Рис. 5.38. Примеры фрактальных структур (продолжение)



Один из самых больших приливно-отливных водоворотов в мире, находящийся в проливе Наруто между японскими островами Авадзи и Сикоку.

Скорость воды может достигать до 20 км/ч, тогда диаметр воронки достигает 20 м (URL: http://nature.1001chudo.ru/japan_979.html, http://nature.1001chudo.ru/japan_979_gallery.html?show=wel-shikokugri.jp)



Храм Шри-Шива-Субраманья (Sri Siva Subramaniya temple) - самый большой индуистский храм Южного полушария (г. Нади, Фиджи)

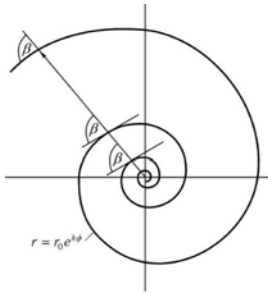


Сальвадор Дали (Salvador Domènec Felip Jacint Dalí i Domènech, Marqués de Dalí de Púbol; 1904 - 1989) "Лицо войны", 1940, Музей Бойманса-ван-Бёнингена, Роттердам, Нидерланды

Посещая Музей наук (Museu de la Ciència) в Барселоне, Б. Мандельброт заметил его директору, что картина "Лицо войны" С. Дали дала ему "интуитивное понимание превосходства фрактальной геометрии, делая понятным всеобъемлющее сходство в формах природы" [Wagensberg, 2010, p. 37].

Рис. 5.38. Примеры фрактальных структур (продолжение)

Геометрические фракталы



Логарифмическая спираль (гладкая самоподобная кривая; фрагмент раковины моллюска "жемчужный кораблик" [*Nautilus pompilius*])

Рис. 5.38. Примеры фрактальных структур (окончание)

Фрактальный анализ структуры экосистем



Бенуа Мандельброт
(**Benoît B. Mandelbrot**;
1924 - 2010)

Экспансия идей и методов фрактальной геометрии **Б. Мандельброта** в различные области знаний может служить визитной карточкой развития многих научных дисциплин конца XX столетия. Не стала исключением и экология. Возникновение представлений о самоподобии и фрактальности биологических сообществ является естественным продолжением тенденции к проникновению *теории фракталов* в экологию. Этот процесс можно условно разделить на три этапа. *Первый* из них был связан с необходимостью описания пространственной сложности тех или иных биотопов (в частности, горных массивов, речных систем, почвы, коралловых рифов и т. д. [Mandelbrot, 1982; Шредер, 2001])¹. На *втором* этапе пришел черед описания фрактального распределения отдельных видов [Kunin, 1998; He, Gaston, 2000]. И здесь уместно привести слова **Р. Маргалефа**, который, по-видимому, одним из первых обратил внимание на "экологичность" фрактальной геометрии: "Зависимость между *S* (видовое богатство. - *Ремарка наша*) и *N* (число особей. - *Ремарка наша*) можно выразить следующим образом:

$$S = N^0 = 1$$

хемостат

$$S = N^k$$

обычная экосистема

$$S = N^1 = N$$

музейная экспозиция

¹ Степенные законы, описывающие зависимость видового богатства (*S*) от "выборочного усилия", выраженного через площадь обследованной территории (*A*) или объем выборки (*N*), нашли свое логическое завершение в рамках *равновесной теории островной биогеографии* [MacArthur, Wilson, 1967].

Степень k - прекрасный индекс разнообразия. Он находится в пределах между 0 и 1. Он может выражать связь с энергией (энергия, проходящая через систему, наибольшая в хемостате и нулевая в музее). Он не характеризует детали, но может выражать фрактальную самоорганизацию внутри системы..." [Маргалев, 1992, с. 143].

Наконец, на *третьем* этапе встал вопрос о самоподобии внутренней структуры самих сообществ [Маргалев, 1992; Harte et al., 1999; Гелашвили и др., 2013]. Дальнейшим развитием фрактального подхода к описанию сообщества является переход к использованию мультифрактального формализма как для описания распределения видов в пространстве (SAR – см. рис. 5.34; [Borda-de-Agua et al., 2002]), так и для характеристики видовой структуры (SAD - см. рис. 5.34; [Гелашвили и др., 2013 и др.]). Применение этого математического аппарата позволяет перейти от качественного описания пространственной и видовой структур (в терминах видового богатства) к количественному (в терминах видового разнообразия; см. раздел 5.4) и открывает широкие перспективы мультимасштабной характеристики биологического сообщества как сложной неравновесной системы.

Апробация разработанных теоретических конструкций на широком эмпирическом материале естественных сообществ [Гелашвили и др., 2013] показала широкое распространение в природных сообществах самоподобия в смысле моно- и мультифрактальной гипотез. Были рассмотрены различные наземные и водные сообщества как растений, так и животных из различных климатических зон. При этом в шести случаях из семи удалось обнаружить *монофрактальную* структуру и в шести случаях - *мультифрактальную*. В одном случае монофрактальная структура присутствует, но мультифрактальная гипотеза фальсифицируется (отсюда сделан вывод об отсутствии эквивалентности между моно- и мультифрактальной гипотезами). Отмечается также, что в сообществе дождевого тропического леса на о. Барро-Колорадо (Панама) [Borda-de-Agua et al., 2002; Гелашвили и др., 2013, с. 196-203] фрактальная структура отсутствует как таковая. Этот контрпример наглядно показывает, что фрактальной структурой обладают отнюдь не все сообщества и что в каждом конкретном случае применения мультифрактального анализа для описания видовой либо пространственной структуры того или иного сообщества такое применение должно быть самым тщательным образом мотивировано.

Экологическая интерпретация мультифрактального спектра как обобщенного геометрического образа видовой либо пространственной структуры сообщества позволяет увидеть его связь с традиционными индексами видового разно-

образия. Продемонстрируем это на примере фрактальной структуры сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища.

С образованием Чебоксарского водохранилища завершилось создание крупнейшего в мире Волжского каскада водохранилищ. Морфометрические и гидробиологические особенности делают Чебоксарское водохранилище уникальным искусственным водоемом, не имеющим аналогов ни в Волжском каскаде, ни в других каскадах водохранилищ Европы. Детальное изучение видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища за более чем двадцатилетний период его существования было проведено **Г.В. Шургановой** [Шурганова, 2005; Шурганова, Черепенников, 2006]. По этим материалам с использованием мультифрактального анализа было установлено [Гелашвили и др., 2013], что разнородным водным массам¹ Чебоксарского водохранилища соответствуют отдельные зоопланктоценозы, меняющиеся в ходе экзогенной сукцессии.

Вид полученных спектров видовой структуры значительно различается для сообществ зоопланктона на разных участках водохранилища в один период времени (рис. 5.39).

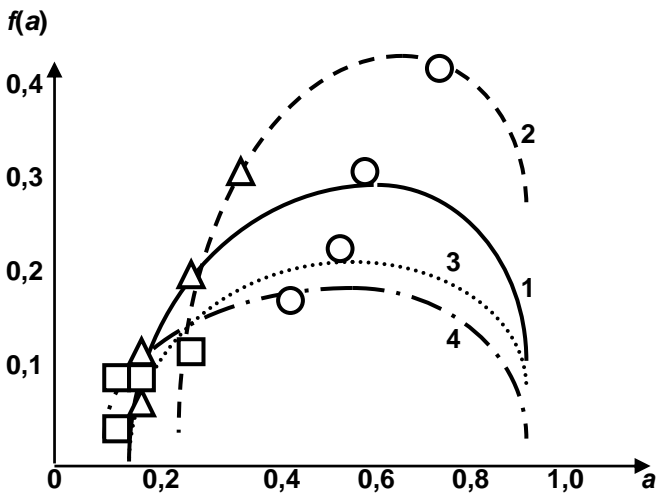


Рис. 5.39. Мультифрактальные спектры видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища (июль 2002 г.):
 1 - Нижний Новгород, левобережье; 2 - Нижний Новгород, правобережье;
 3 - Чебоксары, левобережье; 4 - Чебоксары, правобережье

Выявленные различия объясняются значительной разнородностью и водных масс, формирующих исследуемый водоток, и расположенных в этих водах со-

¹ Различия водных масс в месте впадения р. Оки в р. Волгу очень хорошо визуально наблюдаются со смотровой площадки Нижегородского кремля.

обществ зоопланктона. Правобережный водный поток (кривая 2), несущий окские воды, содержит реофильный окский зоопланктон. Левобережный водный поток (кривая 1), поступающий из приплотинного плеса Горьковского водохранилища, содержит лимнофильный комплекс трансформированного планктона. В озерной части водохранилища (район г. Чебоксары) наблюдается значительное перемешивание водных масс, что приводит к относительной однородности зоопланктоценозов. Вследствие этого мультифрактальные спектры для сообществ лево- и правобережья озерной части водохранилища сближаются друг с другом (сходство кривых 3 и 4). Заметим, что *индексом Шеннона* (Δ) можно отличить только сообщества правобережья; по *показателю Гайни-Симпсона* (\square) достоверно различить сообщества не удастся; что касается *индекса разнообразия Маргалёфа* (\circ), то данный показатель в этой ситуации оказывается единственным, по которому можно сделать вывод о различии водных масс и связанных с ними сообществ зоопланктона, но ничего нельзя сказать, за счет чего указанное различие достигается (ни о доминантных, ни о редких видах индекс Маргалёфа информации не несет).

Таким образом, приложение мультифрактального анализа к видовой и пространственной структурам биологических сообществ позволяет получить принципиально новое обобщенное описание видového разнообразия и добиться более глубокого понимания структуры сообществ.

Повторим:

1. Укажите, кто ввел в науку понятие "экосистема":
 - a) В.В. Докучаев;
 - b) А. Тэнсли;
 - c) В.Н. Сукачев;
 - d) К. Мёбиус;
 - e) Р. Дажо.
2. В чем сходство и отличие схем консорций у В. Мазинга и В.И. Мальцева?
3. Укажите, какова роль редуцентов в экосистемах:
 - a) уничтожают организмы;
 - b) обеспечивают продуцентов водой, поддерживая ее круговорот в природе;
 - c) поставляют в экосистему органические вещества и энергию;
 - d) разрушают отмершие остатки живых существ, превращая их в неорганические и простейшие органические соединения, тем самым делая их доступными для продуцентов и замыкая биотический круговорот;
 - e) трансформируют вещество из одного состояния в другое.

Темы для дискуссий

- Сообщество - биоценоз - биогеоценоз - экосистема: что лучше?
- Основной биологический закон Рулье - Сеченова: интерпретации.
- Правило взаимоприспособленности Мёбиуса - Морозова: "полезные" и "вредные" виды.

5.5.2. Структура сообществ. Общие закономерности, континуум (лекции № 14-15)

Соотношение *дискретности* и *непрерывности* в экосистемах - один из интереснейших и важнейших вопросов современной экологии. Косвенным свидетельством этого являются незатухающие дискуссии по этой проблеме¹.

Первое противопоставление взглядов на природу экосистем (точнее, растительности как автотрофной составляющей экосистем) сложилось в геоботанике. Представления о дискретности фитоценозов (организмистские аналогии) связаны с работами американского эколога **Ф. Клементса** (Frederic Edward Clements) начала XX в. Заметим, что Клементс продолжил философско-позитивистские аналогии британского философа **Г. Спенсера** (Herbert Spencer), считавшего, что человеческое общество есть организм (классы общества - органы этого "организма").

Однако в недрах парадигмы организмизма еще в конце XIX столетия возникли новые представления о непрерывности растительного покрова (**А.Н. Бекетов**, **Г.И. Танфильев**, **Г. Самуэльсон** [Gunnar Samuelsson]), которые были оформлены в 1910 г. трудами **Л.Г. Раменского** и американского эколога **Г. Глизна** (Henry Allan Gleason), а позднее, в 1914 г., континуум был описан итальянцем **Г. Негри** (Giovanni Negri) и в 1926 г. французом **Ф. Леноблем** (Felix LenoBLE). Однако идеи континуума пробили себе дорогу лишь в 50-60-х гг. XX в., когда были выполнены оригинальные исследования **Р. Уиттекера** [Whittaker, 1956] и школы американского фитоценолога и эколога **Дж. Кёртиса** [Curtis, 1959], изучивших растительность штата Висконсин (США).

Третий этап внедрения континуальных представлений связан с бурным развитием количественных методов в 60-70-х гг. XX столетия и с дискуссией, проведенной журналом "The Botanical Review" в 1967-1968 гг. Из девяти участников дискуссии шесть высказались в пользу концепции континуума: **В.И. Василевич** (СССР), **К. Гаймингем** (Charles Henry Gimingham; Великобритания), американцы **Дж. Кэнтлон** (John Edward Cantlon), **Х. Лит** (Helmut Lieth), **К. Монк** (Carl Douglas Monk) и **Р. Томазелли** (Ruggero Tomaselli; Италия); против выступили **М. Гуно** (Marcel Guinochet; Франция), **Ф. Иглер** (Frank Edwin Egler; США) и **Р. Робинс** (Ross Gordon Robbins; Новая Гвинея). Правда, против-

¹ Наиболее полный и интересный обзор истории становления и современного состояния концепции континуума приведен в монографии **Б.М. Миркина** и **Л.Г. Наумовой** "Наука о растительности" [Миркин, Наумова, 1998].

ники представлений о непрерывности растительного покрова признавали сам факт наличия переходов, но считали возможным выбраковывать такие переходные сообщества в ходе их описания в поле.

Можно констатировать, что после третьего этапа концепция континуума стала основополагающей в фитоценологии. Однако ее "внедрение" в экологию продолжается: фактически, четвертым этапом дискуссии стало обсуждение дилеммы "холизм - редукционизм" в "Журнале общей биологии" в 1988-1989 гг., в которой приняли участие **А.М. Гиляров**, **Б.М. Миркин** и **А.К. Тимонин**, и в "Ботаническом журнале" [Норин, 1987а, б, в; Миркин, 1989].

В.С. Ипатов и **Л.А. Кирикова** попытались еще раз проанализировать причины, порождающие дискретность и континуум. Хотя авторы и предложили свое определение этих основных свойств растительности, в целом их позиция является традиционной - они придерживаются точки зрения о единстве непрерывности и дискретности растительного покрова, причем считают эти свойства не дополнительными друг к другу, а выраженными одновременно и всюду¹. Интерес представляет подробное рассмотрение причин, приводящих к континууму и дискретности. Повторный анализ этих причин (пять для континуума и шесть для дискретности [Ипатов, Кирикова, 1997, с. 222-232]) позволяет выделить среди них взаимоисключающие пары (табл. 5.12).

Таблица 5.12

Причины непрерывности и дискретности растительности

Причины непрерывности	Причины дискретности
1. Постепенность изменения среды и тесная зависимость от нее распределения видов в пространстве (непрерывность экотопа)	1. Наличие переломных пунктов в изменении прямодействующих факторов (дифференцированность экотопа)
2. Неспецифичность воздействия видов на среду	2. Специфичность трансформации среды растениями
3. Равномерность воздействия на среду природных факторов ("растекание" видов в пространстве)	3. Катастрофическое воздействие на среду и растительный покров природных факторов
4. Непрерывность воздействия на среду и растительность деятельности животных и человека	4. Дискретность воздействия на среду и растительность деятельности животных и человека
5. Отсутствие экологических групп видов	5. Наличие экологических групп видов

Если принять названные пять пар причин за основу, то на конкретном участке пространства можно прогнозировать возникновение $2^5 = 32$ различных си-

¹ Хорошим примером, демонстрирующим данное положение, является сравнение куска сыра (непрерывность) с плиткой шоколада (превалирование дискретности над непрерывностью).

туаций, проанализировать которые достаточно сложно в силу того, что каждая из причин может оказывать различное по силе влияние, зачастую "уравновешивая" или "заменяя" другие причины. Однако, учитывая, что причины 1, 3, 4 и 5, в известной мере, отражают разные стороны одной комплексной причины, связанной с характером воздействия среды на растения, эту схему можно редуцировать всего до двух причин: *непрерывности - дискретности экотопа* и *специфичности - неспецифичности воздействия растений на среду*; тогда число возможных ситуаций сокращается до четырех.

Две "крайние" ситуации легко задают необходимые условия существования непрерывности (непрерывность экотопа и неспецифичность воздействия видов на среду) и дискретности (дифференцированность экотопа и специфичность трансформации среды растениями). Правда, в последнем случае возможна ситуация несовпадения границ основных причин, что приведет к возникновению более пестрой картины в распределении растительности, которая может идентифицироваться как непрерывность. Ситуация постепенности изменения среды и специфичности воздействия на нее растений будет в значительной степени зависеть от числа эдификаторов: для одного эдификатора (бореальная растительность) в этом случае можно говорить о дискретности; в случае полидоминантности (например, луговая растительность) на фоне непрерывности воздействия среды происходит наложение полей воздействия эдификаторов, что приводит к возникновению непрерывности. Наконец, при неспецифичности воздействия видов на среду и при наличии переломных пунктов в воздействии экологических факторов будет наблюдаться дискретность (влияние снежного покрова на растительность тундры, по данным **В.Д. Александровой**, см. [Ипатов, Кирикова, 1997, с. 229]).

С указанных позиций можно говорить о превалировании непрерывности над дискретностью в растительности. Однако **само наличие дилеммы "дискретность - непрерывность"** заставляет использовать различные методы изучения растительности и экосистем в целом - и классификацию, и ординацию, причем классифицируют не только дискретные, но и непрерывные сообщества (например, растительные сообщества лугов), так же, как и ординируют существенно дискретные сообщества (например, см. далее "крест Сукачева" для типов еловых лесов).

Еще одна группа критериев приведена в табл. 5.13. Здесь особо подчеркнем "разное видение" динамики сообществ в сравниваемых парадигмах - в дальнейшем этот вопрос будет обсуждаться специально (см. разделы 5.5.4 и 5.5.5). Важным является и последний элемент сравниваемых парадигм, касающийся возможности построения естественной классификации сообществ.

Таблица 5.13

Сравнение основных элементов парадигм организмизма и континуализма

Элемент парадигмы	Парадигма	
	организмизм	континуализм
Понимание фитоценоза	Реальные, исторически обусловленные целостные совокупности популяций, связанные в основном взаимоотношениями растений и формирующиеся под контролем эдификаторов	Условно однородные части континуума, совокупности дифференцированных по нишам популяций, объединенных условиями среды; вклад взаимоотношений различен в разных типах растительности
Категории для оценки разноточности популяций в сообществе	Фитоценоотипы - типы популяций по характеру отношений друг к другу	Типы эколого-ценотических стратегий - типы популяций по реакции на биотические и абиотические условия
Представления о синморфологии	Ценоэлементы различаются четко	Ценоэлементы могут иметь континуумобразную структуру
Представления о синдинамике	Сообщества изменяются как целостные единства, детерминированно с достижением ограниченного числа климаксовых состояний	Популяции меняются чаще независимо, процессы носят стохастический характер, сопровождаются дифференциацией экологических ниш и завершаются климакс-мозаикой (континуумом)
Представления об эволюции	Коадаптация популяций	Сеткообразный характер эволюции
Классификация экосистем	Возможно построение естественной иерархической классификационной системы на основе сходства эдификаторов как видов, определяющих внутреннюю сущность сообществ	Естественная иерархическая классификация невозможна, любая классификация - приближение к естественной

С современных позиций, континуум представляет собой сложное иерархическое явление [Миркин и др., 1989; Миркин, Наумова, 1994, 2012]. При этом для растительности различают разные формы континуума: *топографический* (постепенное изменение в пространстве), *временной* (постепенное изменение в ходе экологической сукцессии), *синтаксономический* (наличие переходов между классификационными единицами фитоценозов), *биоценотический* (отсутствие четких границ у каналов трансформации вещества и энергии в экосистеме).



Илкка Хэнски
(Ilkka Hanski; г. р. 1953)

Для обоснования идеи иерархии континуумов полезны исследования финского энтомолога и эколога **И. Хэнски** [Hanski, 1982], где виды расклассифицированы по двум параметрам: по широте амплитуды их распространения и по их обилию (табл. 5.14). При этом континуумы высших уровней иерархии (зональные смены, высотная поясность) формируются центральными видами с различным составом видов-спутников и видов-горожан (последние дают вспышки обилия в отсутствие центральных видов). Континуумы низших уровней более мобильны и в пространстве, и во времени; на фоне ограниченного числа центральных видов непрерывность формируют виды-селяне, а мозаичность (например, в сообществах высокотравной прерии) - виды-спутники. Причины возникновения непрерывности подробно рассмотрены выше. Здесь лишь еще раз подчеркнем зависимость степени непрерывности растительного покрова от наличия доминантов и видового разнообразия (табл. 5.15).

Таблица 5.14

Классификация видов по И. Хэнски

Обилие	Диапазон условий среды	
	широкий	узкий
Высокое	Виды ядра (англ. <i>core</i>)	Горожане (англ. <i>urban</i>)
Низкое	Селяне (англ. <i>rural</i>)	Спутники (англ. <i>satellite</i>)

Таблица 5.15

Зависимость степени непрерывности растительного покрова от числа доминантов и видового разнообразия

Видовое разнообразие	Доминанты	
	сильные	слабые
Высокое	Непрерывность (тропический лес)	Непрерывность (травяные сообщества)
Низкое	Дискретность (бореальный лес)	Дискретность (пустынные сообщества) Непрерывность (лишайниковый покров тундры)

Все современные методы классификации и ординации растительности в основном эвристичны и не позволяют какого-либо аналитического обобщения - это пространство эмпирико-статистического моделирования [Розенберг, 1984, 2013]. Единственное, что объединяет их, это представление о некоторых "скоплениях" и

"переходах" между объектами-описаниями в соответствующем пространстве (видов и экологических факторов). Поэтому можно говорить о диалектическом синтезе представлений о континууме и дискретности [Александрова, 1969]. Именно здесь происходит единение *экстенсивных* и *интенсивных* методов исследования: первые позволяют выделить группы более или менее однородных объектов, вторые - дать для них описание механизмов функционирования, которые и выступают в ранге теоретических законов для указанных групп объектов.

Рассмотрим теоретические конструкции данной концепции (рис. 5.40).

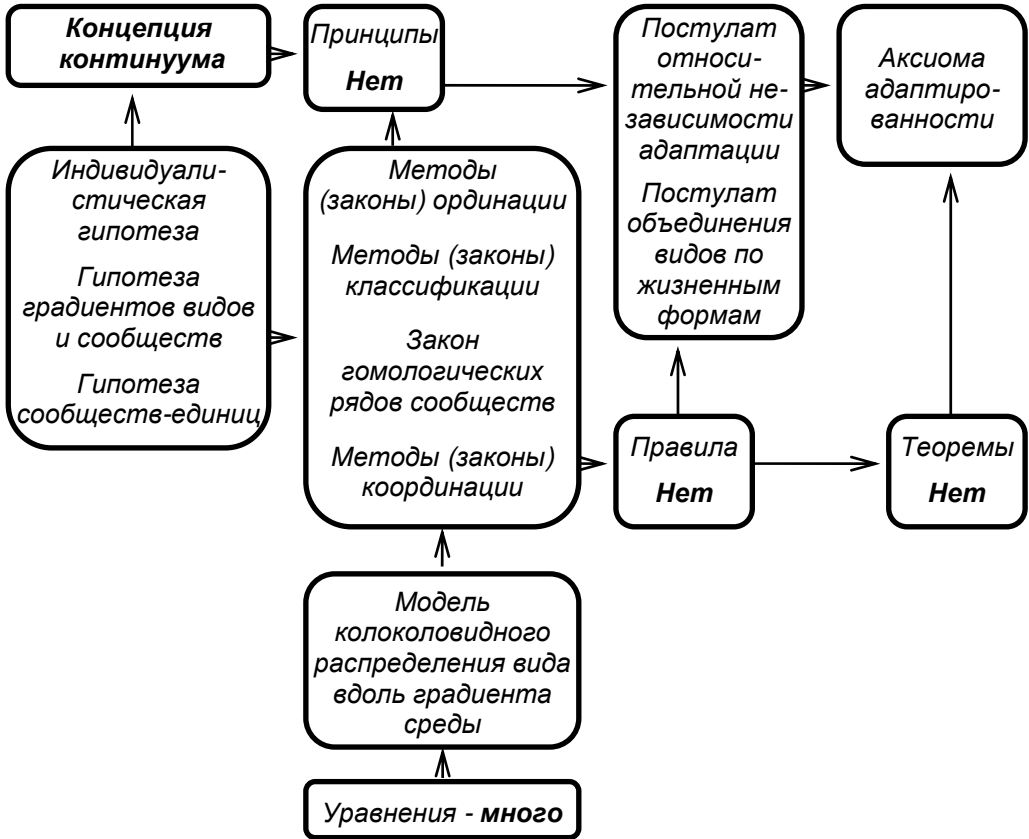


Рис. 5.40. Структура сообществ (общие закономерности, континуум)

КОНЦЕПЦИЯ КОНТИНУУМА - концепция, отражающая одно из коренных свойств экосистем и позволяющая рассматривать их как непрерывную мозаику популяционных распределений, связанных условиями среды.

ИНДИВИДУАЛИСТИЧЕСКАЯ ГИПОТЕЗА Раменского - Глисона - гипотеза, заключающаяся в признании неповторимости экологии каждого вида: "Каждое растение по-своему, своеобразно распределено по условиям среды, входя в

ряд определенных группировок с другими видами. Нет двух кривых обилия, которые бы совпадали или были вполне параллельны друг другу: все кривые сложно пересекаются, на различных уровнях ориентируя свою вершину (уровень наибольшего обилия) и имея форму симметричную или неравнобокую, растянутую или сжатую с боков (стенотопные виды) и т. д. Видовая специфичность распределения несомненно является отражением факта *физиологического своеобразия* каждого вида организмов (курсив автора. - *Ремарка наша*). Нет сомнения, что реакция каждого организма на внешние условия своеобразна; было бы непонятной странностью, если бы, вопреки этому, растения в природе маршировали в ногу" [Раменский, 1925, с. 15].

ГИПОТЕЗА ГРАДИЕНТОВ ВИДОВ (эко-, топо-, хроноклины) **И СООБЩЕСТВ** (ценоэко-, ценотопо-, ценохроноклины) - предположения о закономерности распределения характеристик видов и сообществ вдоль отдельных факторов среды или комплексных градиентов. В известном смысле, эта гипотеза является развитием *индивидуалистической гипотезы Раменского - Глисона*.

ГИПОТЕЗА СООБЩЕСТВ-ЕДИНИЦ - представление, согласно которому виды образуют группировки, характеризующие определенные четко ограниченные друг от друга типы сообществ - *синтаксоны* (одна из иерархий синтаксонов, построенная на флористическом подходе к классификации растительности, включает в себя субвариант, вариант, субассоциацию, ассоциацию, подсоюз, союз, класс и дивизион).

МЕТОДЫ (ЗАКОНЫ) ОРДИНАЦИИ - методы анализа и описания закономерностей распределения видов или сообществ вдоль некоторых осей (гипотеза градиентов видов и сообществ), определяющих характер варьирования компонентов экосистем.

Ординация (лат. ordination - расположенный в порядке) - упорядочение видов (R-анализ) или сообществ (Q-анализ) вдоль некоторых осей, определяющих характер их варьирования.

По методам различают ординации:

- **прямую** (ординация ведется по реальным факторам среды - экологическим, пространственным, временным);
- **"полупрямую"** (ось фактора задается максимальными и минимальными значениями при невозможности прямым способом измерить все значения фактора - например, пастбищная нагрузка);
- **непрямую** (упорядочение объектов происходит вдоль направления изменения сходства между описаниями или связи между видами);
- **одномерную** (ординация ведется вдоль одного фактора или одной оси);
- **многомерную, экологическую** (призванную оценивать связь видов или сообществ с факторами среды, вскрывать влияние этих факторов и учитывать распределение видов вдоль них);

- **синтаксономическую** (призванную оценивать структуру сообществ в пространстве выделенных осей).

Существует очень большое число методов ординации (см. [Миркин, Розенберг, 1978; Миркин и др., 1989]). Далее рассмотрим лишь три метода, имеющих наиболее частое применение в экологических исследованиях.

Прямой градиентный анализ - один из наиболее эффективных методов ординации, который выполняется при возможности прямого измерения фактора среды, используемого как ось ординации. Своими корнями метод уходит в работы Л.Г. Раменского 1925 г. и исландского геоботаника **Х. Хансена** [Hansen, 1930]. В дальнейшем метод получил развитие в работах американских исследователей - Р. Уиттекера [Whittaker, 1952, 1956] и Дж. Кёртиса¹ [Curtis, 1959].

Строгую статистическую форму прямому градиентному анализу придали исследования уфимских геоботаников под руководством Б.М. Миркина [1974; Миркин, Розенберг, 1978; Миркин, Наумова, 1983, 1998, 2012; Миркин и др., 1989]. **Количественный прямой градиентный R-анализ** складывается из следующих этапов:

- разбиение интересующего исследователя прямо измеренного фактора **X** на классы (градации - x_i);
- построение графика эмпирического распределения встречаемости некоторого вида (его обилие, биомасса и пр.) в зависимости от градаций фактора среды (p_i);
- проверка достоверности одновершинного характера этого распределения с использованием статистического критерия Стьюдента (см. далее *модель колоковидного распределения* и раздел 5.1);
- если в одной или нескольких градациях на встречаемость вида оказывает достоверное влияние какой-либо другой фактор, приводящий к возникновению двух- или многовершинности эмпирического распределения, то проводится *процедура выравнивания* распределения методом скользящей средней до достоверно одновершинного распределения (эта процедура может осуществляться несколько раз);
- проводится *оценка силы влияния фактора* с использованием однофакторного дисперсионного анализа (η_2) или критерия "хи-квадрат" (χ^2);
- если влияние на выравненное распределение встречаемости вида оценено (например, по критерию Фишера) как достоверное, то проводится определение *средневзвешенной напряженности фактора* и ее дисперсии:

$$X = \sum x_i p_i, \sigma^2 = \sum (x_i - X)^2 p_i.$$

¹ Справедливости ради отметим, что метод Кёртиса следует отнести к "полупрямым".

При этом положение средневзвешенной напряженности фактора для данного вида на оси градиента будет свидетельствовать о его принадлежности к минимальным или максимальным значениям исследуемого фактора, а величина дисперсии - о степени эвритопности (большая дисперсия) или стенотопности вида (малая дисперсия). Пример прямого градиентного анализа приведен на рис. 5.41.

Висконсинская (полярная, сравнительная) ординация. Метод полярной ординации был предложен Дж. Бреем (J. Roger Bray) и Дж. Кёртисом (John Thomas Curtis) в 1957 г. Суть метода сводится к следующему. Первоначально рассчитывается матрица сходства между всеми сообществами, участвующими в анализе. В качестве индекса сходства может быть выбран любой показатель (см. ниже); пусть это будет коэффициент сходства Сьеренсена (K_S). На втором шаге выбираются два самых различающихся сообщества (по минимальному значению K_S); если минимальное значение K_S отмечено у нескольких пар сообществ, выбирается та пара, у которой минимальна сумма всех значений K_S с остальными сообществами. Для выбранных сообществ находят расстояние $L = 1 - K_S$, и эти сообщества определяют противоположные (полярные) концевые точки первой оси ординации. Все остальные описания (С) ранжируются между этими концевыми точками (А и В), и их координаты на первой оси (С_{АВ}) определяются по теореме Пифагора (рис. 5.42).

Заметим, что в качестве концевых точек А и В могут быть выбраны сообщества с заведомо резко различающимися условиями среды (например, с сухих и увлажненных местообитаний); в этом случае висконсинская ординация будет характеризоваться как "полупрямая" ординация и носить название **композиционной ординации**.

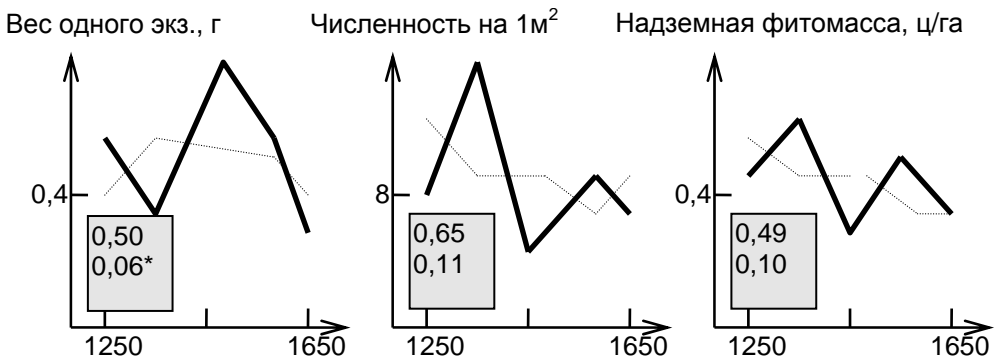
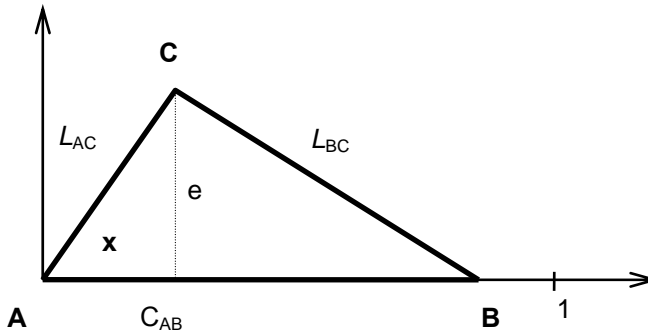


Рис. 5.41. Изменение некоторых количественных показателей распределения *Stipa gobica* в зависимости от высоты над уровнем моря [Розенберг, 1976, с. 94]: сплошная линия - до выравнивания, пунктирная - после; в квадратах - сила влияния фактора до (сверху) и после выравнивания



$$x = (L_{AB}^2 + L_{AC}^2 - L_{BC}^2) / (2 * L_{AB}^2),$$

$$e = (L_{AC}^2 - x^2)^{1/2}.$$

Рис. 5.42. Висконсинская (полярная, сравнительная) ординация

Пара концевых точек для второй оси должна отвечать следующим требованиям: сообщества должны находиться в средней части первой оси (т. е. быть примерно одинаково удаленными от концевых сообществ первой оси - координаты (x) относительно первой оси должны быть близки); сходство между данными сообществами должно быть минимальным (расстояние L - максимальным). Если этим условиям отвечает несколько пар сообществ, то в качестве концевых точек второй оси выбираются те, для которых наибольшее значение имеет вертикальная дистанция (e); фактически указанные условия соответствуют требованиям независимости первой и второй оси.

Простота вычислительных алгоритмов висконсинской ординации делает ее несомненно полезной, особенно при первичном упорядочении экологической информации и построении рабочих гипотез о характере факторов воздействия, которые впоследствии могут быть проверены более точными методами.

Факторный анализ - раздел статистического многомерного анализа, объединяющий методы оценки размерности множества наблюдаемых переменных путем исследования структуры корреляционных (или ковариационных) матриц связи или сходства этих переменных. Основное предположение, служащее фундаментом всех методов факторного анализа, заключается в том, что корреляционные связи между всеми наблюдаемыми переменными определяются существенно меньшим числом гипотетических ненаблюдаемых переменных, или факторов. Математическая корректность методов факторного анализа позволяет не только выделять такие факторы (оси максимального варьирования переменных), но и определять их число и вклад каждого фактора в общее варьирование.

Одним из наиболее часто используемых (в том числе и в экологии) методов факторного анализа является *метод главных компонент* (англ. *principal com-*

ponent analysis; PCA). Основная идея этого метода состоит в предположении, что все разнообразие коэффициентов корреляции между N параметрами A_i объясняется наличием небольшого числа $n \leq N$ простых, линейно независимых факторов X_j , через которые эти переменные выражаются следующим образом:

$$A_i = \sum_j a_{ij} X_j ,$$

где a_{ij} - факторные нагрузки признака A_i на ось X_j , определяемые методами матричной алгебры с использованием собственных значений и собственных векторов исходной корреляционной матрицы. Математические аспекты PCA реализованы в целом ряде стандартных и специализированных пакетов прикладных программ для ПЭВМ (назовем СТАТГРАФ, ORDIFLEX, DECORANA, CANOCO, среда R и др. [Шитиков и др., 2005; Шитиков, Розенберг, 2013]).

Достоинствами PCA являются:

- количественное определение доли общего варьирования переменных, которую берет на себя та или иная выделенная ось максимального варьирования. При этом значения таких долей-нагрузок могут быть использованы в качестве количественных значений либо для отдельных факторов, для которых они не могут быть установлены непосредственно (например, увлажнение при однократном наблюдении), либо для обобщенных комплексных градиентов;

- хорошее математическое обеспечение;
- удобная форма представления результатов ординации в независимых (перпендикулярных) осях варьирования.

Недостатками PCA являются:

- линейность исходной модели (особенно заметным этот недостаток становится при размерности корреляционных матриц для более чем 50 признаков);
- сложность идентификации получаемых осей максимального варьирования (преодоление этого недостатка возможно при использовании для интерпретации осей максимального варьирования результатов *прямого градиентного анализа*).

На рис. 5.43 показан результат непрямой ординации методом главных компонент (**Q**-анализ) малых рек Самарской области по гидробиологическим показателям (сообществам хирономид [Шитиков, Зинченко, 1997, с. 52]). Первая ось интерпретируется как фактор разнообразия хирономид, вторая - биомасса.

МЕТОДЫ (ЗАКОНЫ) КЛАССИФИКАЦИИ - методы анализа экосистем как дискретных образований (*гипотеза сообществ-единиц*), осуществляемые по их функциональным или структурным признакам (в частности, широкое приме-

нение имеет классификация по *биотам*, основанная на типах растительности и основных стабильных физических чертах ландшафта).

Классификация является неотъемлемой частью практически любой науки, выполняя систематизирующую, объяснительную и прогностическую функции теории. Не случайно **С.В. Мейен** рассматривал классификацию (таксономию, мерономию) как раздел теоретической биологии [Мейен, 1978].

Систематизирующая функция классификации заключается в упорядочении имеющегося знания об объекте, *объяснительная* - в определении и оценке связей и сходства между объектами, *прогностическая* - в способности на основе выявленных закономерностей предсказывать существование новых объектов и связей.

Для понимания различий между классификацией и ординацией по соотношению дискретности и континуальности исследуемого объекта приведем следующий пример (в дополнение к примеру о сыре и шоколаде, приведенному в этом разделе ранее): можно классифицировать людей по росту, разделив их на группы по классам высоты (например, через каждые 10 см), а можно их ординировать, построив в шеренгу по ранжиру от самого низкого к самому высокому.

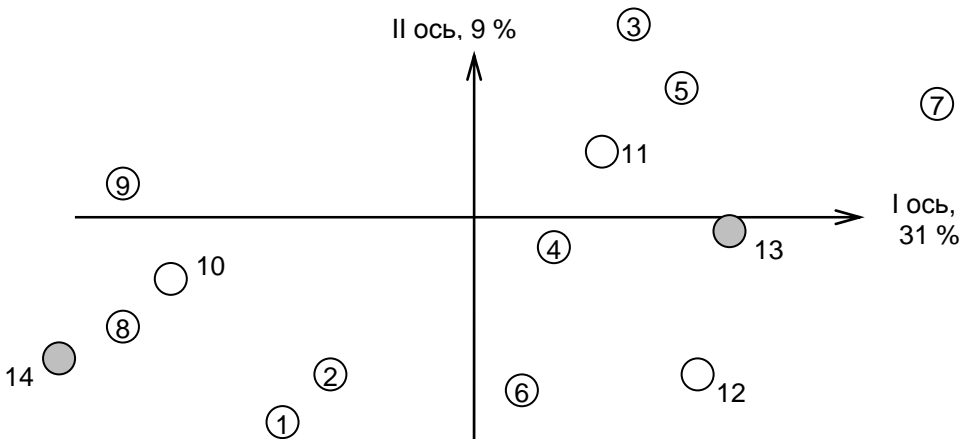


Рис. 5.43. Положение малых рек Самарской области в пространстве двух главных осей максимального варьирования, полученных методом главных компонент по матрице корреляции видов сообществ хирономид: 1 - р. Уса; 2 - р. Б. Черемшан; 3 - р. Камышла; 4 - р. Сосновка; 5 - р. Черновка; 6 - р. Хорошенькая; 7 - р. Б. Кинель; 8 - р. Маза; 9 - р. Тайдаков; 10 - р. Муранка; 11 - р. Сок; 12 - р. Байтуган; 13 - р. Чапаевка (верховья); 14 - р. Чапаевка (низовья). Верховья р. Чапаевки тяготеют к сравнительно чистым и биопродуктивным рекам области, низовья (после г. Чапаевска) отличаются сильным угнетением биомассы и видового разнообразия, превзойдя в этом отношении другие грязные реки Самарской области [Зинченко, 1994]

Результаты ординации сообществ не очень удобны для прямого практического использования - они дают обширную информацию об экологии видов и сообществ, что служит, в свою очередь, фундаментом построения классификационных схем. Методы построения классификаций многочисленны и опираются в основном на пространство используемых для классификации признаков [Sokal, Sneath, 1963; Sneath, Sokal, 1973]. Наиболее полно развиты методологические и методические подходы к классификации растительности. Р. Уиттекер [Whittaker, 1962], рассмотрев множество классификационных подходов в фитоценологии (классификация растительности во многом определяет классификацию экологических сообществ в целом), разделил их на две основные группы:

- использование в качестве основного критерия классификации **доминантов сообщества** (этот подход еще называется **физиономическим** или **морфолого-флористическим**); указанный подход активно применяется экологами северных стран - России, США, Швеции (основными объектами исследований были бореальные леса с заметным превалированием дискретности над непрерывностью); развитие подхода у нас в стране связано с именами **В.Н. Сукачева**, **Н.В. Дылиса**, **Б.А. Быкова** и других ученых;

- использование в качестве критерия **всех видов** с отбором из общего числа тех, которые индицируют различные экологические условия (такой подход называется **эколого-флористическим**); этот наиболее популярный в мире подход к классификации (в числе ее сторонников не менее 80% фитоценологов мира [Миркин, 1985, с. 111]) был разработан в 20-х гг. XX в. **Ж. Браун-Бланке** (Josias Braun-Blanquet); в развитие и использование этого метода большой вклад внесли **Р. Тюксен** (Reinhold Tüxen), **Э. Ван-дер-Маарел** (Eddy van der Maarel), у нас в стране - **Б.М. Миркин**.

В.С. Ипатов и Л.А. Кирикова в исследовании 1997 г. к этим двум группам добавили:

- **топологический подход** (распределение сообществ в осях факторов среды; фактически эту функцию выполняют методы **координации**, рассматриваемые ниже); примером может служить как разделение лугов на материковые (суходольные и низинные) и пойменные, расположенные в разных частях поймы, так и классификация лесов и лесостепи украинско-белорусского Полесья, построенная **П.С. Погребняком**;

- методы **эколого-динамической классификации** (отражение в классификации смены растительности во времени; примером могут служить типы леса **Б.П. Колесникова**).

Б.М. Миркин еще больше расширил данный список, выделяя, кроме названных выше, следующие подходы к классификации:

- **генетические** (филогенетические), пытающиеся отразить в синтаксономической иерархии историю растительности (А.Н. Краснов, И.К. Пачоский, С.И. Коржинский, В.Б. Сочава и др.);

- **прагматические** (основной элемент этого подхода - признание невозможности построения естественной классификации, допущение множественности синтаксономических решений, преодолеваемой на основе коллективной договоренности); развитие подхода связано с работами Б.М. Миркина;

- **количественные (автоматические) методы классификации.**

Количественные методы автоматической классификации могут быть сгруппированы по целому ряду критериев:

- по объектам классификации (как и при ординации) различают **R-анализ** (классификация видов) и **Q-анализ** (классификация сообществ);

- по принципам построения алгоритмов - **эвристические** (интуитивные) и **вариационные** (введение функционала качества классификации и его экстремизация);

- по числу признаков классификации - **моно-** и **политетические**;

- по логике классификации - **объединяющие (индуктивные)** - от отдельных объектов к общей совокупности) и **делящие (дедуктивные)** - от общей совокупности к отдельным объектам);

- по порядку выделения классов - **иерархические** (группа i -го ранга целиком входит в группу $(i+1)$ -го ранга) и **неиерархические** (все группы выделяются одновременно);

- по объему классифицируемой совокупности - тип **A** (размерность задачи измеряется десятками объектов) и тип **B** (размерность измеряется сотнями и тысячами объектов); для задач типа **A**

можно использовать процедуры полного перебора и вариационные алгоритмы, для типа **B** такие возможности исключаются.

Прежде чем переходить к иллюстрациям тех или иных классификационных построений, рассмотрим некоторые из самых распространенных в экологии **коэффициентов связи** видов и **индексов сходства** описаний.

Существует несколько классификаций **коэффициентов связи**, предложенных Д. Гудолом, В.И. Василевичем, Э. Пилу (Evelyn Chris Pielou) и другими учеными. Различают **коэффициенты корреляции**, **меры расстояния**

(определяются по количественным признакам) и **коэффициенты сопряженности** (по качественным признакам: присутствие - отсутствие видов),



Дэвид Гудолл
(David Goodall;
г. р. 1914)

симметричные (связь видов **A** и **B** равна связи видов **B** и **A**) и **несимметричные, центрированные** (меняются от -1 через 0 до +1) и **нецентрированные**. Коэффициенты сопряженности, кроме того, подразделяются на **полные** (элиминируют влияние различий встречаемости признаков) и **абсолютные** (достигают своего максимального значения только при равной встречаемости признаков), **перекрывающиеся** (элиминируют влияние клетки **d** четырехпольной таблицы, представленной на рис. 5.44 и собственно **коэффициенты межвидовой сопряженности** (испытывают влияние **d**-эффекта).

Объект	A	-A	
B	a	b	a + b
-B	c	d	c + d
	a + c	b + d	N = a+b+c+d

Рис. 5.44. Четырехпольная таблица:

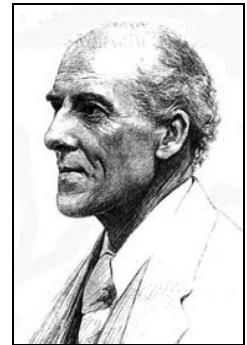
N - общее число наблюдений за встречаемостью видов **A** и **B**, **a** - число случаев совместной встречаемости видов **A** и **B**; **b** и **c** - число случаев встречаемости только видов **B** или **A**; **d** - число случаев совместного отсутствия видов **A** и **B** в **N** описаниях (**-A** и **-B** - отсутствие видов)

Коэффициент линейной корреляции (коэффициент Пирсона) - центрированный, симметричный, абсолютный индекс межвидовой сопряженности (для качественных данных иногда называется **коэффициентом Бравэ**):

$$r = \frac{(ad - bc)}{\sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}}$$

$$S_r^2 = \frac{(1 - r^2)}{(N - 2)}$$

где S_r - ошибка коэффициента. Область применения этого коэффициента в экологии весьма ограничена, так как разные виды обычно имеют разную встречаемость, связанную с их биологическими и экологическими свойствами. Поэтому даже для очень близких по экологии видов, если один из них распространен массово, а другой - редко, связь оказывается крайне низкой.



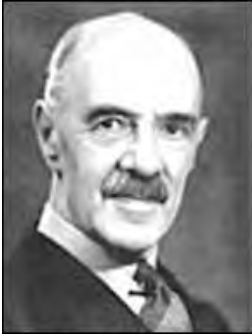
Карл Пирсон
(Karl Pearson;
1857 - 1936)

Трансформированный коэффициент Дайса - центрированный, несимметричный, полный индекс перекрытия:

$$TKД = \frac{(a - \min[b, c])}{(a + \min[b, c])}$$

$$S_{TKД}^2 = 4 \left\{ \frac{(a - \min[b, c])}{(a + \min[b, c])} \right\}^{2/3}$$

Данный коэффициент свободен от **d**-эффекта (не зависит от разной встречаемости сравниваемых видов). *ТКД* целесообразно применять при высоком бета-разнообразии, когда амплитуды сравниваемых видов попадают в выборку целиком.



Чарльз Спирмен
(Charles Edward
Spearman;
1863 - 1945)

Коэффициент ранговой корреляции Спирмена - симметричный и центрированный показатель связи:

$$\rho = 1 - \frac{6 \sum d_i^2}{N(N^2 - 1)}, \quad S_{\rho}^2 = \frac{1 - \rho^2}{N - 2},$$

где d_i - разность рангов признаков сравниваемых видов на i -й площадке. Этот коэффициент используется для предварительной ориентации в материале и при оценке признаков, полученных с использованием шкал (например, шкала проективного покрытия).

Мера расстояния Евклида (ED) - наиболее популярная в экологии мера расстояния. Различия независимых признаков (или объектов) в многомерном пространстве объектов-описаний (или признаков-видов):

$$ED = D_E(A, B) = \sqrt{\sum_{i=1}^N (A_i - B_i)^2}, \quad ED = D_{0,1}(A, B) = \sqrt{(b + c)},$$

где первый коэффициент - для количественных признаков; второй - для качественных.

В настоящее время известно около 50 коэффициентов связи и, как замечал еще в 1973 г. австралийский эколог Гудол, "выбор лучшего индекса - дело вкуса" [Goodall, 1973, p. 114]. Правда, этот "вкус" должен диктоваться точными знаниями о возможностях того или иного показателя и целями, стоящими перед исследователем. Как справедливо подчеркивал Василевич, "сопряженности между видами интересуют геоботаников (и экологов. - *Ремарка наша*) не сами по себе" [Василевич, 1972, с. 18]. Интерес представляют причины, вызывающие ассоциированность видов и дальнейшее использование этих показателей в классификации и ординации.



Роберт Сокэл
(Robert Reuven
Sokal; 1926 - 2012)

Число используемых в экологии **показателей сходства** объектов-описаний также огромно (не менее 50). Британский психолог и статистик **Р. Сокэл** [Sokal, 1966] подразделил коэффициенты сходства на три основных типа:

- **коэффициенты ассоциации** (выражают различные отношения числа совпадающих признаков к общему их числу и изменяются обычно от 0 до +1);

- *коэффициенты корреляции* (указывают на степень зависимости между объектами и могут определяться как по количественным, так и по качественным признакам; изменяются в пределах от -1 до +1);

- *меры расстояния* (определяют относительное расположение объектов в рассматриваемом пространстве видов-признаков).

К приведенному списку следует добавить:

- *вероятностные меры* (оценивающие вероятность того, что сравниваемые объекты будут идентичными);

- *информационные меры* (оценивают количество информации, содержащейся в совместном распределении признаков сравниваемых объектов);

- *преобразование показателей* (различные алгебраические или иные действия над мерами сходства и различия).

Коэффициент сходства Жаккара:

$$K_J = \frac{N_{A+B}}{N_A + N_B - N_{A+B}},$$

где N_{A+B} - число общих видов в сравниваемых описаниях A и B , N_A и N_B - число видов в каждом из описаний. Этот показатель был предложен в 1901 г. швейцарским флористом **П. Жаккаром** (Paul Jaccard).

Коэффициент сходства Сьеренсена:

$$K_S = \frac{2N_{A+B}}{N_A + N_B}.$$

Для количественных данных указанный коэффициент иногда носит название *коэффициента Чекановского*:

$$K_S = \frac{\sum_{i=1}^N \min(A_i, B_i)}{\sum_{i=1}^N A_i + \sum_{i=1}^N B_i},$$



Ян Чекановский
(Jan Czekanowski;
1882 - 1965)

где A_i и B_i - количественные значения вида i в описаниях A и B ; N - общее число видов.

Коэффициент Сьеренсена - один из наиболее часто используемых в экологии показателей сходства. Данный индикатор и *коэффициент Жаккара* для качественных данных в англоязычной научной литературе часто называют *коэффициентами общности* (англ. *coefficients of community*; **CC**), дополнение их до единицы (т. е. $1 - K$) - *коэффициентами различия общности* (англ. *coefficients of commi-*

ity difference; **CD**); эти же коэффициенты для количественных данных, соответственно, - **процентным сходством** (англ. *percentage similarity*; **PS**) и **процентным различием** (англ. *percentage difference*; **PD**).

Мера расстояния Евклида для качественных данных (учитывая только присутствие - отсутствие видов) $D_{0,1}(A, B)$, рассмотренная выше, позволяет установить связь между разными показателями сходства:

- коэффициент Жаккара: $K_J = 1 - D^2 / (a + b + c)$,
- коэффициент Сьеренсена: $K_S = 1 - D^2 / (2a + b + c)$,
- парный коэффициент сходства Сокэла - Мичинера: $K_{S-M} = 1 - D^2 / (a + b + c + d) = 1 - D^2 / N$,
- модифицированный коэффициент сходства Жаккара - Мальшиева: $K_{J-M} = 1 - 2D^2 / (a + b + c)$,
- коэффициент Гамана: $K_H = 1 - 2D^2 / (a + b + c + d) = 1 - 2D^2 / N$,
- коэффициент Сокэла - Снита: $K_{S-S} = 1 - 2D^2 / (a + 2b + 2c)$.

Так же в общей форме ($K = a / m$) для разных m может быть записан еще ряд показателей:

- коэффициент Жаккара (K_J): $m = (a + b + c)$,
- коэффициент Рассела - Рао (K_{R-R}): $m = N = (a + b + c + d)$,
- коэффициент Кульчинского (K_K): $m = (b + c)$,
- коэффициент сходства Охаи (K_O): $m^2 = (a + b)(a + c)$.

Представление коэффициентов сходства в некоторой общей форме позволяет легко записать ряд связывающих их неравенств:

$$K_K > K_O > K_S > K_J > K_{R-R}, \\ K_{S-M} > K_H > K_{J-M}, K_{S-M} > K_J > K_{S-S}.$$

Учитывая, что коэффициент Кульчинского несколько завышает, а Рассела - Рао занижает сходство между сообществами, предпочтение следует отдать коэффициенту Сьеренсена, занимающему в этой цепочке неравенств среднее положение. Кроме того, последний коэффициент корректен с математической точки зрения и удовлетворяет как основным аксиомам для мер сходства, так и общим положениям теории множеств; а также для данного показателя разработаны таблицы и номограммы [Falinski, 1958] и ошибка выборочности [Frey, 1966].

Описанию конкретных **методов классификации** и их результатов посвящены монографические работы, но в настоящем учебном пособии мы не имеем

возможности их воспроизвести из-за ограниченности его объема. Поэтому в качестве примера довольствуемся лишь одним небольшим результатом автоматической классификации.



Отакар Боровка
(**Otakar Borůvka**;
1899 - 1995)



Павел Викторович
Терентьев
(1903 - 1970)



Ян Лукашевич
(**Jan Lukaszewicz**;
1878 - 1956)

Метод построения дендрита (вроцлавская таксономия) - один из простейших эвристических, объединяющих, политетических и неиерархических методов, разработанный в 1951 г. польскими экологами и математиками **Я. Лукашевичем** (Jan Lukaszewicz), **К. Флорек** (Kazimierz Florek) и другими учеными. Данный метод является модификацией разработок чешского математика **О. Боровки** (Otakar Borůvka) и зоолога **П.В. Терентьева**, независимо друг от друга предложивших свои методики, соответственно, еще в 1926 и 1928 гг.

Построение дендрита начинается с выбора наиболее сходных (тесно связанных) объектов. В дальнейшем к одному из них присоединяется следующий, имеющий с ним максимальное сходство (или связь); эта процедура продолжается до тех пор, пока в одну разветвленную цепь не будут увязаны все объекты. Задавая далее граничное значение коэффициента сходства (или связи), следует разбить полученный "граф связей" на подграфы, которые и принимаются в качестве синтаксонов (или корреляционных плеяд). **Р. Макинтош** (Robert McIntosh) называет методы, основанные на теории графов, **методами сцепления** (англ. *plexus techniques*). Простота вычислительных алгоритмов позволяет быстро получить самые общие представления о скоплении классифицируемых объектов.

В качестве примера рассмотрим дендрит в варианте **R**-анализа (рис. 5.45) и выделение корреляционных плеяд для описания мозаичности растительности пойменных лугов р. Лены [Кононов, Розенберг, 1978, с. 173].

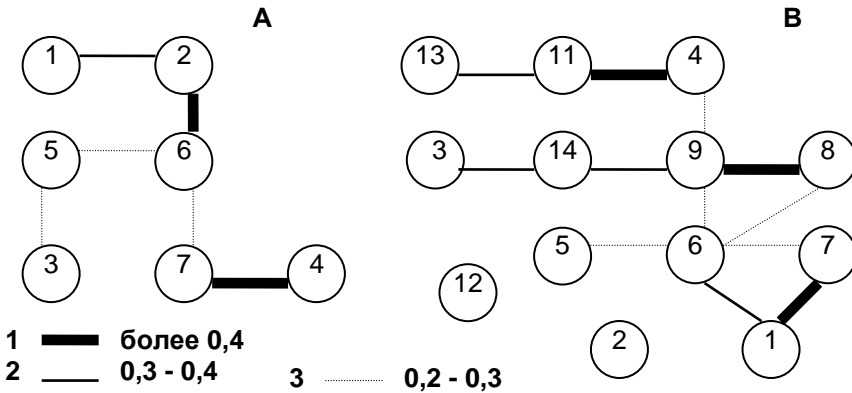


Рис. 5.45. Корреляционные плеяды основных видов двух типов лугов поймы р. Лены:

A (остепненный луг): 1 - *Cerastium maximum*,
 2 - *Stellaria dahurica*, 3 - *Bromus irtutensis*, 4 - *Pulsatilla flavescens*, 5 - *Koeleria gracilis*, 6 - *Poa stepposa*, 7 - *Kobresia filifolia*; B (влажный луг): 1 - *Carex lithophila*,
 2 - *C. wiluica*, 3 - *C. orthostachys*, 4 - *Heleocharis intersita*, 5 - *Poa subfastigiata*,
 6 - *P. palustris*, 7 - *Achillea cartilaginea*, 8 - *Sanguisorba officinalis*, 9 - *Equisetum arvense*, 10 - *Caltha palustris*, 11 - *Iris setosa*, 12 - *Calamagrostis neglecta*,
 13 - *Alopecurus arundinaceus*; 1, 2, 3 - уровень связи видов

ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ СООБЩЕСТВ - синтаксоны как близких, так и отдаленных типов растительных сообществ, характеризуются параллельными рядами изменчивости флористического состава [Foucault, 1994; Соломещ, 1994, 1995]. Понятие "гомология" (сходство, единство или близость объектов) достаточно широко используется в естествознании - в неорганической химии (химические элементы главной подгруппы каждого вертикального столбца Периодической системы **Д.И. Менделеева**), в органической химии (вещества, сходные по химическим свойствам, - системы предельных и непредельных углеводородов), в сравнительной анатомии (органы, имеющие общее происхождение), при изучении изменчивости признаков культурных растений (закон гомологических рядов наследственной изменчивости **Н.И. Вавилова**), в молекулярной биологии и генетике - в гомологии на уровне триплетов (состоят из четырех нуклеотидов), генов (семейства генов, несущих информацию о структуре родственных белков, имеют очень высокое сходство последовательностей триплетов), хромосом (одинаковый набор и порядок генов) и генома в целом (по геномному критерию родом считается группа близкородственных видов, имеющих специфический первичный геном или полиплоидный геном, состоящий из двух или более копий этого специфического первичного генома).

А.И. Соломещ считает: "Обобщая сказанное, можно назвать следующие общие свойства объектов, формирующих гомологические ряды. Члены одного гомологического ряда:

- состоят из более простых однотипных элементов;
- имеют общий план строения;
- различаются между собой по составу, количеству или взаимному расположению этих элементов.

Свойства, присущие объектам, составляющим различные типы гомологических рядов, прослеживаются также и в растительности, и в отражающих ее разнообразие синтаксонах (единица систематики растительных сообществ. - *Ремарка наша*). В синтаксономии под общим планом строения мы будем понимать участие во флористическом составе близких синтаксонов одних и тех же групп диагностических видов, индицирующих определенный набор факторов среды. Группы диагностических видов в данном случае выступают в качестве однотипных, повторяющихся в разных синтаксонах и более простых по отношению ко всему флористическому составу синтаксонов элементов. Если в двух или более синтаксонах имеется не одна, а несколько повторяющихся групп видов, то изменчивость таких синтаксонов может быть представлена в виде рядов с параллельно меняющимся флористическим составом, которые мы будем называть *гомологическими рядами изменчивости растительных сообществ*" [Соломещ, 1995, с. 427].

В качестве примера укажем на гомологические ряды изменчивости у трех ассоциаций сфагновых болот (две первые - из Западной Европы, последняя - из северо-западных районов России [Соломещ, 1995, с. 429-430]) класса *Sheuchzerio-Caricetea*, порядка *Sheuchzerietalia Nordh.* 1936, союзов *Rhynchosporion albae* [Koch, 1926] и *Caricion lasiocarpae* [Van. Bergh. in Lebr. et al., 1949]. Каждая из трех ассоциаций имеет сходный набор субассоциаций, выделяемых по доминированию сфагновых мхов и образующих параллельные ряды изменчивости. Подчеркнем также только одно свойство гомологических рядов - их прогностическую роль, т. е. способность предсказывать существование новых, еще не описанных типов растительных сообществ.

Заметим также, что в синтаксономии с конца 1980-х гг. [Мейен, 1989, Миркин и др., 1989, с. 158] используется понятие "рефрен" (от фр. *refrain* - припев) - повторяющиеся синтаксоны-аналоги в параллельных экологических рядах (например, ряды по отношению к фактору засоления при разных режимах увлажнения). В этом контексте рефрены являются полным аналогом гомологических рядов в понимании **А.И. Соломеща**.

МЕТОДЫ (ЗАКОНЫ) КООРДИНАЦИИ. Координация - это ординация вдоль некоторых факторов или абстрактных осей не отдельных видов или сообществ, а групп видов (*корреляционных плеяд*; **R**-анализ) или синтаксонов (**Q**-анализ). Методы координации практически ничем не отличаются от ординационных, если не считать того, что для координации стараются привлечь самые простые и наглядные алгоритмы.

Классической координационной схемой является так называемый "крест Сукачева" - эдафо-фитоценоотические ряды типов еловых лесов [Сукачев, 1928], показанный на рис. 5.46.

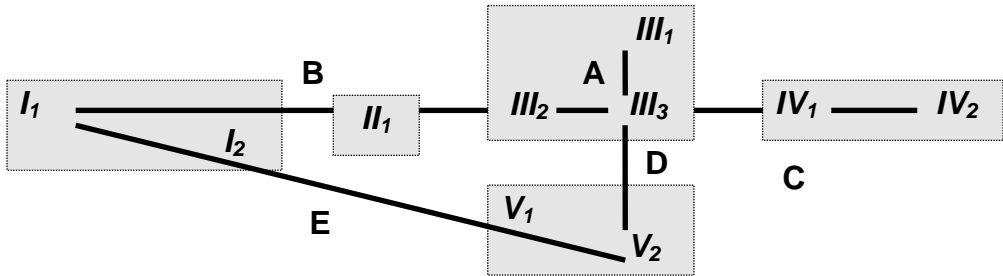


Рис. 5.46. Координация типов еловых лесов ("крест Сукачева"):

- I* - *Piceeta sphagnosa* (*I*₁ - ельник сфагновый, *I*₂ - ельник осоково-сфагновый);
- II* - *Piceeta polytrichosa* (*II*₁ - ельник-долгомошник);
- III* - *Piceeta hylocomiosa* (*III*₁ - ельник-брусничник; *III*₂ - ельник-черничник; *III*₃ - ельник-кисличник);
- IV* - *Piceeta composita* (*IV*₁ - ельник липовый; *IV*₂ - ельник дубовый);
- V* - *Piceeta herbosa* (*V*₁ - ельник сфагнуво-травяной; *V*₂ - ельник приручьевой)

Ряды, изображенные пересекающимися линиями, показывают изменения условий существования растительности. Так, ряд **A** характеризуется увеличением сухости и уменьшением богатства почвы, ряд **B** - увеличением увлажнения и ухудшением почвенной аэрации, ряд **C** - увеличением почвенного богатства и аэрации, **D** - увеличением увлажнения проточной водой, **E** - переходный ряд от застойного увлажнения к проточному. В каждой группе ассоциаций, выделенных на доминантной основе, определяются наиболее типичные представители (например, в группе ельников-зеленомошников - *Piceeta hylocomiosa* таковым является ельник-кисличник).

МОДЕЛЬ КОЛОКОЛОВИДНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДА ВДОЛЬ ГРАДИЕНТА СРЕДЫ - одна из формализаций *нормальной* [Работнов, 1983] или *равновесной* [Злобин, 1989] реакции популяций на изменения окружающей среды вдоль одного фактора, проявление *принципа лимитирующих факторов* (раздел 5.1). Данная модель используется как основа ряда методов ординации (*гауссова ординация*). Она также широко используется при описании взаимодействия популяций (раздел 5.2.3) и при формализации представлений об экологической нише (раздел 5.3; например, рис. 5.19 и 5.21).

ПОСТУЛАТ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ НЕЗАВИСИМОСТИ АДАПТАЦИИ - допущение, согласно которому степень выносливости по отношению к какому-либо фактору не означает соответствующей реакции вида по отношению к другим факторам. Это совершенно очевидный постулат, не требующий комментария - "индивидуальность популяций - это наиболее очевидное их свойство" [Злобин, 1989, с. 60]. Более того, естественные популяции (включая сформированные под воздействием человека виды рудеральных и сегетальных сообществ)

состоят из неодинаковых особей, также по-разному адаптированных не только к различным, но и к одному фактору. Эта неоднородность определяется как *генотипическими причинами* (экологические варианты вида, половая дифференциация особей), так и *фенотипическими* (возрастной состав и дифференциация по жизненному состоянию - виталитету). Отдельные ценопопуляции одного вида растений могут демонстрировать даже разные типы стратегий. Такого рода неоднородность ценопопуляций повышает их устойчивость в сообществе, так как они более полно используют ресурсы среды и легче переносят неблагоприятные условия.

ПОСТУЛАТ ОБЪЕДИНЕНИЯ ВИДОВ ПО ЖИЗНЕННЫМ ФОРМАМ:

все виды сообщества (как систематически близкие, так и далекие) могут быть объединены в **группы по сходству типов приспособления (адаптации) к сходным условиям среды (жизненные формы)**¹. Классификаций жизненных форм существует большое количество: каждая из них отражает ту или иную особенность и среду обитания организмов, их приспособленность к ней. Само понятие "жизненная форма" было предложено в 1884 г. датским ботаником Э. Вармингом (Johannes Eugenius Bülow Warming).

Далее рассмотрим некоторые примеры классификации организмов по жизненным формам.

Нейстон (совокупность живых организмов, обитающих у поверхности воды на границе водной и воздушной сред) подразделяется:

- *на эпинейстон* (организмы, располагающиеся как бы сверху этой пленки сгущения жизни, - водоросли, бактерии, цианеи, некоторые голые амёбы, известные клопы-водомерки и пр.);
- *гипонейстон* (организмы, прикрепленные снизу к поверхности этой пленки, - водоросли, бактерии, многие рачки и мальки рыб, имеющие на спине что-то вроде присоски для присоединения к этой пленке, моллюски-янтиниды передвигаются на особых пенистых плотиках из слизи и пр. [Стебаев и др., 1993]).

Почвенные организмы, исходя из размеров, подразделяются на три группы жизненных форм [Fenton, 1947; цит. по: Одум, 1975]:

- *микробиота* (почвенные водоросли, бактерии, грибы, простейшие);
- *мезобиота* (нематоды, энхитреиды, личинки насекомых, микроартроподы, клещи, ногохвостки и пр.);
- *макробиота* (корни растений, крупные насекомые, черви, роющие позвоночные (кроты, суслики и др.) и пр.).

¹ Наиболее подробно соотношение понятий "жизненная форма", "форма роста" и "функциональный тип" раскрыто в монографии Б.М. Миркина и Л.Г. Наумовой [Миркин, Наумова, 1998]. При этом подчеркивается, что система жизненных форм первична, а системы форм роста (попытка освободить морфологию от экологии) и функциональных типов (решение обратной задачи) являются ее прагматическими вариантами.

Классификация жизненных форм растений, по Раункиеру [Raunkiaer, 1905]: жизненные формы выделены по признаку положения у растений "переннирующих тканей" - почек и побегов (а также семян и плодов) - относительно почвы в неблагоприятный сезон жизни (зима, засуха и пр. [Одум, 1975; Уиттекер, 1980]; рис. 5.47):

- *эпифиты* ("воздушные растения", не имеющие корней в почве);
- *фанерофиты* (древесные растения, почки возобновления которых находятся высоко над поверхностью почвы - выше 25 см - на вертикально расположенных побегах и полностью открыты воздействию атмосферы; по размерам различают *макро-*, *нано-* и *микрxfanерофиты*);
- *хамефиты* (различные растения с почками возобновления, расположенными на высоте до 25 см; зимой они могут быть защищены снежным покровом);
- *гемикриптофиты* (многолетние травы с переннирующими тканями на уровне почвы или непосредственно под ее поверхностью);
- *криптофиты (геофиты)* многолетние травы с переннирующими тканями, скрытыми в почве (луковицы, клубни, корневища и пр.), что защищает их от воздействий приземного слоя воздуха;
- *терофиты* (однолетники или эфемероидные травы, переживающие неблагоприятные сезоны только в виде семян).



Рис. 5.47. Жизненные формы:

- 1 - фанерофиты (тополь);
2 - хамефиты (черника); 3 - гемикриптофиты (лютик, одуванчик, щучка);
4 - геофиты (ветреница, тюльпан); 5 - семя терофитов

Как указывал Х.Х. Трасс, данная "типология сыграла в экологии и фитоценологии очень большую роль в познании структуры растительности и адаптивных реакций растений. Она была применена почти во всех растительных зонах Земли для выяснения закономерностей структуры растительности. <...> Это позволило легко и быстро определить принадлежность каждого вида к жизненной форме и составить так называемые биологические спектры флоры определенных территорий, типов растительности или даже растительности всего земного шара" [Трасс, 1976, с. 149].



**Иван Григорьевич
Серебряков**
(1914 - 1969)

Классификация жизненных форм (экобиоформ), по Серебрякову, основана на общем облике (габитусе) определенных групп растений, что выражает способности растений к пространственному расселению и закреплению на территории, и включает в себя [Серебряков, 1962]:

- *деревья*;
- *кустарники*;
- *травянистые поликарпики* (стержнекорневые, кистекарневые, коротко-корневищные, дерновые, в том числе рыхлокустовые, длиннокорневищные, столонообразующие, корнеотпрысковые, ползучие);
- *травянистые монокарпики* (однолетники).

Классификация жизненных форм, по Уиттекеру (Robert Harding Whittaker), - популярная система, основанная на физиономических особенностях (**формах роста**) растений:

- *деревья* (крупные древесные растения - иглолиственные, широколиственные вечнозеленые и листопадные, вечнозеленые склерофильные, колючие, розеточные, бамбуковые);
- *лианы* (древесные лазающие или вьющиеся растения);
- *кустарники* (небольшие древесные растения, обычно ниже 3 м - те же группы, что и у деревьев, плюс стеблевые суккуленты, полукустарники и кустарнички);
- *эпифиты* (растения, растущие целиком над поверхностью земли, на других растениях);
- *травы* (папоротники, злаковидные, разнотравье);
- *таллофиты* (растения без четкого расчленения на стебли, листья и корни - лишайники, мхи, печеночники).

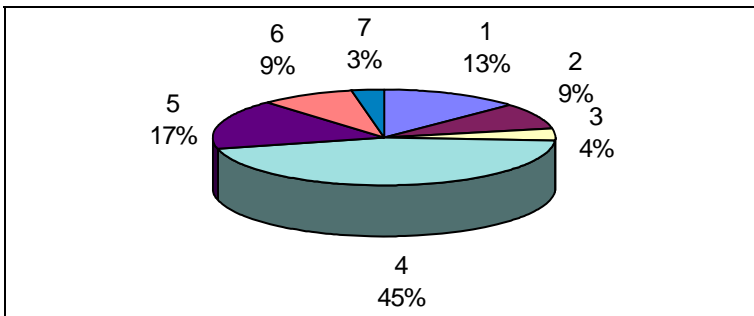


Рис. 5.48. Спектр жизненных форм пихтово-ельников липовых:
1 - макрофанерофиты; 2 - микрофанерофиты; 3 - нанофанерофиты;
4 - гемикриптофиты; 5 - геофиты; 6 - хамефиты; 7 - терофиты

В качестве примера приведем спектр жизненных форм, по Раункиеру (рис. 5.48) для пихтово-ельников липовых южной тайги Низменного Заволжья [Широков, 1998].

АКСИОМА АДАПТИРОВАННОСТИ Дарвина - экологическая аксиома, в соответствии с которой каждый вид адаптирован к определенной, только для него специфичной совокупности условий существования (фактически к экологической нише). Данная аксиома вполне обеспечивает выполнение *правила экологической индивидуальности видов* [Раменский, 1925]. Эти особенности распределения видов задают специфику сообществ, что требует применения для их исследования и теоретического описания, и специфических методов.

Повторим:

1. Дайте характеристику методам ординации видов и сообществ.
2. В чем состоит экологический смысл ординационной процедуры выравнивания эмпирического распределения встречаемости (обилия, биомассы и пр.) некоторого вида в зависимости от градаций фактора среды?
3. Выберите три основных направления адаптации животных:
 - a) уход от неблагоприятных условий (миграции, кочевки, зарывание животных в песок, почву, снег и пр.);
 - b) привычка жить в коллективе (стаи, стада, колонии и пр.);
 - c) переход в состояние покоя (иногда анабиоза);
 - d) способность слиться с окружающей средой и стать незамеченным (маскировка, мимикрия и пр.);
 - e) развитие приспособлений для жизни в неблагоприятных условиях (шерстный покров, подкожный жир, экономное использование воды и пр.).

Темы для дискуссий

- Сообщества-организмы: дискретность - непрерывность, корпускулярно-волновой дуализм.
- Адаптивный потенциал растений и экстремальные условия.
- Аксиома адаптированности как теоретическая основа адаптивной селекции и адаптивного подхода в сельском хозяйстве
(см.: Жученко А.А. Проблемы адаптации в современном сельском хозяйстве // Сельскохозяйственная биология. Серия "Биология растений". 1993. № 5. С. 3-35.
Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). М. : РУДН, 2001. Т. 1. 783 с.
Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. М. : Агрорус, 2008, 2009. Т. 1. 814 с.; Т. 2, 1098 с.; Т. 3. 958 с.

5.5.3. Частные, пространственные закономерности структуры сообществ (лекция № 16)

Учение о географической зональности, связанное с именами **Ж. де Турнефора** [Joseph Pitton de Tournefort], **А. Гумбольдта** [Friedrich Wilhelm Heinrich Alexander Freiherr von Humboldt], **А. де Кандоля** [Alphonse Louis Pierre Pyramus de Candolle], **В.В. Докучаева**, **В.В. Алехина**, **Л.С. Берга**, **А.А. Григорьева**, **А.Г. Исаченко**, **Ф.М. Милькова**, **М.И. Будыко**, **Ю.И. Чернова**, **К.М. Петрова** и других естествоиспытателей, на ранних этапах выступало "двигателем" экологических исследований, а позднее само вошло в экологию как способ описания пространственных закономерностей изменения структуры экосистем. При этом следует согласиться с Ю.И. Черновым, который подчеркивает, что "в природе, безусловно, не существует реальных "почвенных зон", "климатических зон", "геоботанических зон", а тем более "зоогеографических" или "зон фауны". <...> Географическая зональность проявляется в ландшафтной оболочке Земли как единая закономерность, охватывающая все ее части. Однако сила влияния зональных факторов на разные элементы структуры биосферы неодинакова, поэтому отдельные компоненты могут быть критериями разных уровней зональной таксономии" [Чернов, 1975, с. 14].

Основными факторами географической зональности являются солнечная радиация и показатели количества влаги. Именно на этих параметрах основаны многочисленные индексы, оценивающие различия и сопоставляющие величины тепла и влаги на разных территориях. В настоящее время наибольшей популярностью пользуется "радиационный индекс сухости" Будыко, предложенный в 1948 г. и имеющий, по мнению многих географов, наиболее общий биогеографический смысл:

$$K_B = R / (L * r) ,$$

где **R** - годовой радиационный баланс;

L - скрытая теплота испарения;

r - годовая сумма осадков.

Если **K_B = 1**, то это свидетельствует о соразмерности между количеством тепла и влаги, что характеризует наиболее благоприятные для биологических компонентов ландшафта условия. Значения **K_B < 1** указывают на избыток влаги, **K_B > 1** - на повышенную сухость.

Близким по смыслу *индексу Будыко* является коэффициент, предложенный В.В. Докучаевым в 1900 г. и **Г.Н. Высоцким** в 1909 г., модифицированный в 1949 г. **Н.Н. Ивановым** [Иванов, 1958]:

$$K_{DVI} = r / E ,$$

где E - возможная годовая испаряемость с открытой водной поверхности; иными словами, $E = E(R)$. Тогда $K_{DVI} = 1$ в зонах с примерно равным соотношением тепла и влаги; в остальных случаях он обратно пропорционален *индексу Будыко*.

Существует еще целый ряд гидротермических индексов, используемых при количественном анализе отдельных составляющих биосферы. Укажем на один показатель, который использовал **Д.А. Криволицкий** в исследованиях 1967 и 1968 гг. для анализа зонального распределения панцирных клещей, - "показатель благоприятствования условий":

$$K_K = R \frac{F + L}{L} * \frac{r}{E_m} ,$$

где F - годовое количество опада;

L - вес подстилки;

E_m - среднегодовая испаряемость.

Все указанные показатели, несмотря на их логическую убедительность и широкое использование, составляют объект "индексологии". В их основе лежат *индуктивные* представления, не вытекающие ни из какой *дедуктивной оптимизационной модели*, что делает показатели весьма ненадежными и допускающими широкую трактовку.

В завершение вступления еще раз процитируем Чернова: "Необходимое условие изучения структуры живого покрова в зональном плане - последовательный анализ зональных и азональных факторов как в смысле общих глобальных закономерностей, так и в отношении конкретного воплощения на земной поверхности. При ведущей роли зональных факторов, определяющих наиболее общие закономерности ландшафтной оболочки, в их проявлении на поверхности Земли огромную роль играют азональные влияния, которые на некоторых территориях могут даже играть доминирующую роль в формировании сообществ" [Чернов, 1975, с. 33].

Рассмотрим теоретические конструкции данной концепции (рис. 5.49).

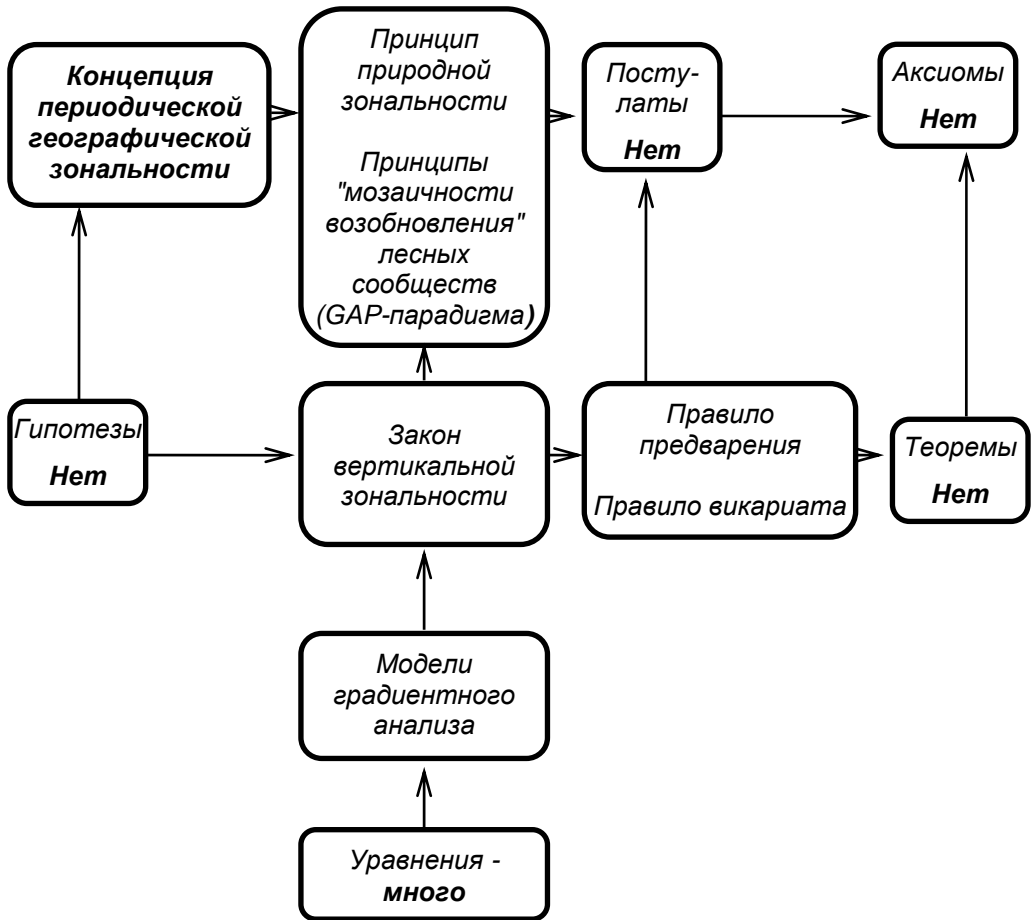


Рис. 5.49. Структура сообществ
(частные, пространственные закономерности)

КОНЦЕПЦИЯ ПЕРИОДИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ Григорьева – Будыко: со сменой физико-географических поясов аналогичные ландшафтные зоны и их некоторые общие свойства периодически повторяются. В частности, наблюдается повторение *индекса Будыко* (K_B): в разных климатических поясах имеются зоны-аналоги с близкими величинами K_B и сходными по структуре сообществами. Хорошей иллюстрацией этой концепции является соотношение численности панцирных клещей и индекса K_K [Криволицкий, 1967], представленное на рис. 5.50.

ПРИНЦИП ПРИРОДНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ Гумбольдта - Докучаева – это закон, согласно которому распределение растений и животных на земной поверхности закономерно зависит от температуры и климата.

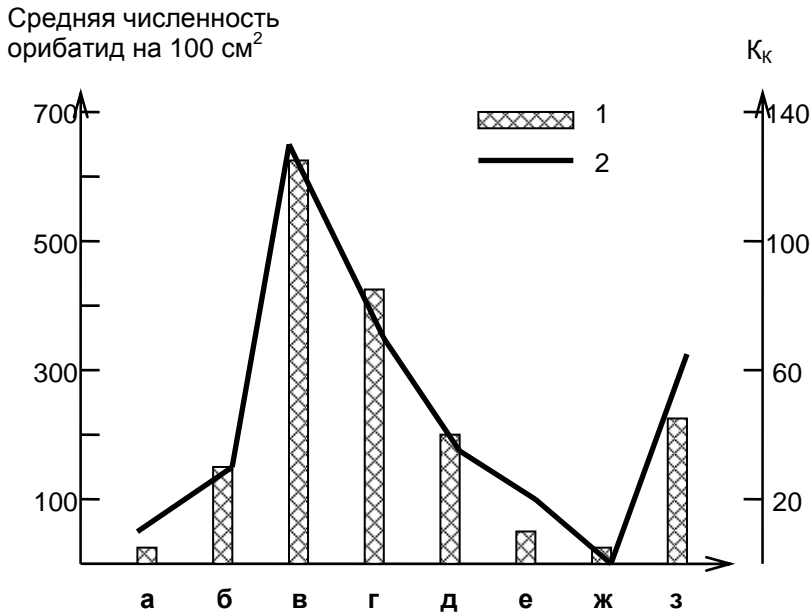


Рис. 5.50. Соотношение численности панцирных клещей (1) и "показателя благоприятствования условий" (2) в разных географических зонах: а - арктическая пустыня; б - тундра; в - тайга; г - широколиственный лес; д - луговая степь; е - сухая степь; ж - пустыня; з - субтропический лес

ПРИНЦИПЫ "МОЗАИЧНОСТИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ" ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ (ГАР-ПАРАДИГМА) - современные представления о структуре и динамике естественных лесных сообществ тропических и умеренных широт. Основы этих принципов были заложены **А. Уаттом** [Watt, 1925, 1947]. В соответствии с обзором **В.Н. Короткова** выделяются следующие основные положения этой парадигмы:

- вне зависимости от географического положения и флористического состава естественные леса имеют сходные принципы мозаично-ярусной организации;
- естественные леса представляют собой сукцессионную мозаику разновозрастных элементов мозаично-ярусной структуры;
- элементы мозаично-ярусной структуры выделяются по скоплениям синхронно развивающихся популяционных локусов древесных видов; скопления, в свою очередь, формируются в естественных лесах после нарушений, приводящих к образованию прорывов в сплошном пологом леса;
- размеры прорывов ("окон"; англ. *gaps*) в пологом леса определяют видовой состав успешно возобновляющихся древесных видов и их количественные сочетания;
- онтогенез древесных видов в лесных ценозах, включающих в себя стадии молодости, зрелости, старения и смерти, определяет популяционную жизнь ви-

дов подчиненных синузий автотрофов и, в некоторой степени, популяционную жизнь гетеротрофов;

- устойчивое существование лесного массива возможно лишь при условии закономерного сочетания элементов мозаично-ярусной структуры, находящихся на разных стадиях развития [Коротков, 1991].

Большое число работ в рамках *GAP-парадигмы* осуществляется на ценотическом и внутривидовом уровнях (см. модели раздела 5.2.2).

ЗАКОН ВЕРТИКАЛЬНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ - изменение характера, в первую очередь, фитоценозов, связанное с изменением климата и почв в зависимости от высоты над уровнем моря (имеет смысл указать и на ряд "отступлений" от этого закона, связанных с инверсией вертикальных поясов; например, спускание "языков" высокогорной растительности по узким горным долинам в силу скапливания там холодного воздуха).

На примере Альп одну из первых схем *вертикальной зональности растительности* предложил в 1783 г. наиболее заметный предшественник А. Гумбольдта в области географии растительности - французский аббат и естествоиспытатель **Жан-Луи Сулави** (Soulavie Jean-Louis-Giraud).

Иллюстративный пример опять позаимствуем из монографии 1872 г. французского географа **Э. Реклю** (Élisée Jean Jaques Reclus) "Земля. Описание жизни земного шара. Том X. Жизнь на Земле" [Реклю, 1895, 1914]:

"Во Франции, среди высоких гор, выше всего над равнинами поднимается Канигу (Пиренеи, юг Франции. - *Ремарка наша*); на его склонах, вполне заметных с открытого моря, Эме Массо и другие ботаники могли с полнейшей точностью измерить пояса растительности, расположенные ярусами. Оливковые деревья, покрывающие поля Тета и Тека, растут на выступающей подошве горы до высоты 420 м; виноградная лоза заходит выше, но на высоте 550 м и она исчезает; каштан поднимается только до 800 м. Последние поля, на которых возделываются рожь и картофель, не поднимаются выше 1640 м, где бук, сосна, ель и береза уже страдают от ветров и холодных зим. Ель останавливается на высоте 1250 м; береза не осмеливается расти выше 2000 м; более смелая сосна лепится по обрывистым склонам до высоты 2430 м., подходя близко к вершине горы. Еще выше, растительность составляют лишь альпийские или полярные виды. Рододендрон, первые кустики которого показываются на высоте 1320 м, достигает предельной высоты на 2640 м. Можжевельник, стелясь по земле и наполовину пряча в ней свои ветки, доходит до самой вершины, возвышающейся на 2785 м и остающейся под снегом ежегодно в течение трех месяцев".

В почвоведении впервые схему *вертикальной зональности почв* (на примере Зайлийского и Джунгарского Алатау, Илийской впадины) разработал в 30-40-х гг. XX в.

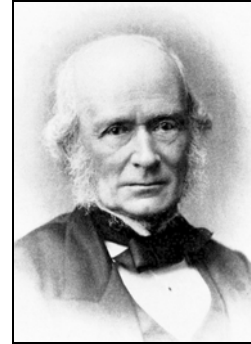
один из последователей русского докучаевского почвоведения **А.И. Безсонов** (1875-1962). Первую схему *вертикальной циркуляции* Тихого океана выполнил отечественный физик **Э.Х. Ленц** в 1845 г., а схему *вертикальной структуры* - английский геолог **Дж. Престуич** (Joseph Prestwich) в 1873 г.



**Андрей Иванович
Безсонов**
(1875 - 1962)



**Эмилий Христианович
Ленц**
(1804 - 1865)



**Джозеф Престуич
(Joseph Prestwich;**
1812 - 1896)

МОДЕЛИ ГРАДИЕНТНОГО АНАЛИЗА (топо- и ценотопоклины) - наиболее эффективные методы прямой ординации, позволяющие анализировать характер распределения параметров популяций и сообществ при возможности прямого измерения факторов среды (наиболее простой вариант выбора таких факторов - это пространственные и высотные топоклины).

На рис. 5.51 представлен результат прямой ординации вдоль фактора "высота над уровнем моря" для растительности степей Тэвшрулэх (Монголия [Кашапов и др., 1975]).

Ценотопоклин описывается уравнением регрессии показателя сходства от значений фактора. Расчеты таких уравнений [Миркин, Розенберг, 1978], выполненные для явлений вертикальной поясности и широтной зональности, позволяют количественно измерить интенсивность изменений растительности по выбранным градиентам. Так, например, изменения растительности при переходе от пустынь к полупустынным степям (в МНР) описываются следующим уравнением гиперболического типа:

$$y = 0,356 - 0,0012 * x + 3,114 / x ,$$

где y - коэффициент сходства *Сьеренсена* между трансектами;

x - расстояние между трансектами, км.

Аналогичные уравнения для характеристики смены пустынных степей сукими имели следующий вид [Миркин, Розенберг, 1978, с. 72]:

$$y_1 = 0,448 - 0,0029 * x ,$$

$$y_2 = 0,525 - 0,0015 * x .$$

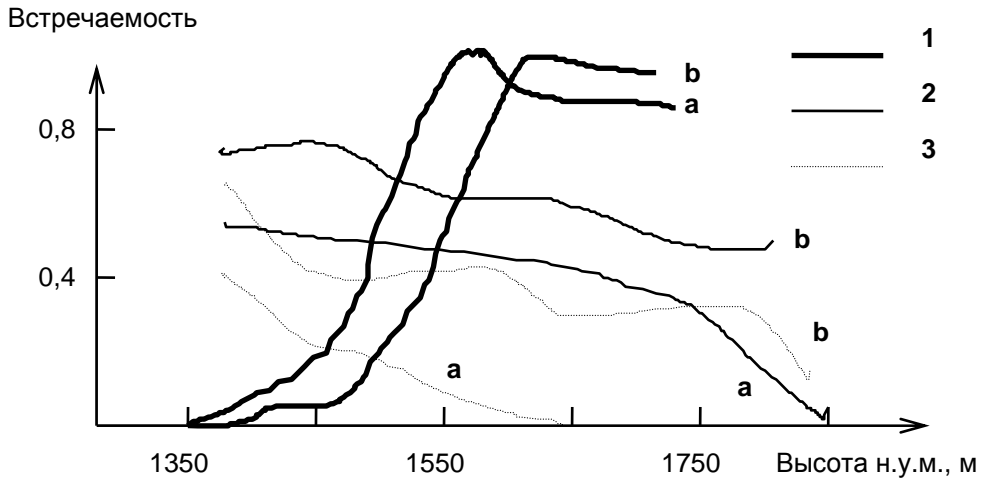


Рис. 5.51. Высотный топоклин трех видов степей Северо-Восточного Хангая (МНР):
 а - северная экспозиция; б - южная экспозиция;
 1 - *Sanguisorba officinalis*; 2 - *Arenaria capillaris*;
 3 - *Agropyron cristatum*

Из данных уравнений по коэффициентам регрессии можно сделать вывод о том, что интенсивность изменений растительности в южной части профиля (y_1) в 2 раза выше по сравнению с северной (y_2).

ПРАВИЛО ПРЕДВАРЕНИЯ Вальтера - Алёхина – это широко распространенное в эколого-географических исследованиях правило, сущность которого сводится к объяснению отклонений от правил зональности в распределении растительных сообществ (появление по северным склонам более "северной" растительности, а по южным - более "южной") через угол падения солнечных лучей.

Для иллюстрации еще раз процитируем Э. Реклю: "Ярусы растительности могут быть поразительно несходны даже на противоположных склонах одной и той же горы. Так, горная сосна (*Pinus uncinata*) поднимается почти на 200 м выше на южных склонах горы Ванту (Прованс, юг Франции. - *Ремарка наша*), чем на противоположных; наоборот, зеленый дуб с северной стороны склона доходит до высоты 620 м и только до 550 м на склоне, вполне обращенному к полуденному солнцу. Можно заметить еще, что каждому склону свойственны особые древесные породы: на южном мы находим оливковые деревья, на северном - орешники и ели" [Реклю, 1895].

ПРАВИЛО ВИКАРИАТА Вагнера - Джордана: ареалы близкородственных форм животных (видов или подвидов), как правило, занимают смежные

территории и существенно не перекрываются (обычно родственные формы географически замещают друг друга). Данное положение теории географического



Моритц Вагнер
(Moritz Friedrich
Wagner; 1813 -
1887)



Дэвид Джордан
(David Starr
Jordan; 1851 -
1931)

видообразования следует учитывать при акклиматизации с целью "улучшения крови" местной популяции (например, отрицательность результата при вселении сибирских белок в Крым). Правило викариата было предложено немецким зоологом **М. Вагнером** в 1868 г. и переоткрыто американским ихтиологом и биогеографом **Д. Джорданом** в 1906 г.

Повторим:

1. Важнейшим теоретическим следствием GAD-парадигмы является представление о лесном ценозе как:

- a) об однородном регулярном образовании;
- b) о случайно-равномерном образовании;
- c) о гетерогенной системе мозаик, организованной популяционной жизнью древесных эдификаторов.

2. Для развития природных процессов решающее значение (по А.А. Григорьеву) имеют:

- a) температура;
- b) увлажнение;
- c) соотношение тепла и влаги;
- d) широтные и меридиальные направления;
- e) горные цепи.

3. Приведите примеры *правила предварения* Вальтера - Алёхина (т.е. смены местообитания Г.Я. Бей-Биенко и смены ярусов М.С. Гилярова).

Темы для дискуссий

- Предтечи учения о биоклиматической зональности: М.В. Ломоносов, И.И. Лепехин, А. Гумбольдт, В.В. Докучаев.
- "Почвенные зоны", "климатические зоны", "геоботанические зоны", "зоогеографические зоны": реальность или абстракция.
- Топо- и ценотопоклины - наиболее эффективные методы прямой ординации видов и сообществ в пространстве.

5.5.4. Динамика сообществ. Сукцессии, климакс (лекция № 17)

Как отмечалось выше (см. раздел 3.2), любая система характеризуется *структурой* и *поведением* (изменением системы во времени). Все многообразие динамических процессов в экосистемах (с известной долей условности) можно свести к двум типам изменений:

- *обратимые* изменения (суточные, сезонные, флуктуации);
- *необратимые* изменения (сукцессии, эволюция сообществ, нарушения).

Суточные изменения сообществ связаны с ритмикой многих природных процессов, когда температура, освещенность и некоторые другие факторы имеют четко выраженную суточную (сезонную и годовую) циклику. Например, на побережьях океана существуют сложные ритмы жизни, связанные со сменой приливов и отливов.

Интересную картину суточной динамики сообществ коралловых рифов рисует **Р. Уиттекер**: "На коралловых рифах Гавайских островов в дневное время активны многие виды рыб разнообразных и удивительных расцветок. Поскольку к вечеру освещенность уменьшается, эти рыбы перемещаются вглубь от поверхности воды, ища укрытие в расщелинах коралловых рифов или в других защищенных местах. По мере того как в воде темнеет, из убежищ появляются и обретают активность ночные рыбы. И дневные, и ночные обитатели рифов включают разных по способу питания представителей; многие дневные рыбы питаются водорослями и планктоном, а некоторые "чистят" других рыб, собирая паразитов с их кожи. Большая часть ночных рыб - это хищники, поедающие различных беспозвоночных животных, включая планктон, который ночью активен. Ночные рыбы в отличие от дневных имеют в большинстве своем оранжево-красную окраску. Кажется, что в некотором смысле красный цвет для морей является тем же, что серый для суши. Большинство наземных животных, деятельных ночью или в сумерках, - серые или коричневые по цвету, но рыба в океане и многие беспозвоночные животные, которые активны в темноте или при очень слабом свете, - красные. Красным цветом обладают не только ночные рыбы рифов, но и многие рыбы и беспозвоночные, постоянно живущие в темном среднем слое океана - ниже освещенных поверхностных вод, но выше самых глубоких частей океана. Незадолго до восхода солнца ночные рыбы уходят в убежище и замещаются дневными. Обратная картина наблюдается вечером. Именно в это время суток, в период вечерних и утренних сумерек, обе группы наиболее уязвимы для хищников, так как их цвет, глаза и поведение приспособлены или к свету или к

темноте. В сумерках наиболее активна третья группа рыб-хищников, питающихся другими рыбами. Эти виды окрашены различно, но в целом они не похожи на остальные группы и имеют либо светлую, либо крапчатую окраску. Таким образом, эволюция на рифах выработала три группы рыб, каждая из которых богата видами, приспособленными к активности в различных условиях среды - на свету, в темноте и в сумерках" [Уиттекер, с. 83-84].

Классическим примером суточной динамики может служить "вертикальная миграция" планктонных сообществ пресных вод. В качестве примера (рис. 5.52) приведем данные [Попченко и др., 1983], которые описывают динамику эпифитона в Саратовском водохранилище в зарослях рогоза узколистного (*Typha angustifolia*). Эта картина отличается от "классических" иллюстраций суточной вертикальной миграции планктона (см., например, [Уиттекер, 1980, с. 85]) учетом не только освещенности, но и трофических особенностей данного сообщества.

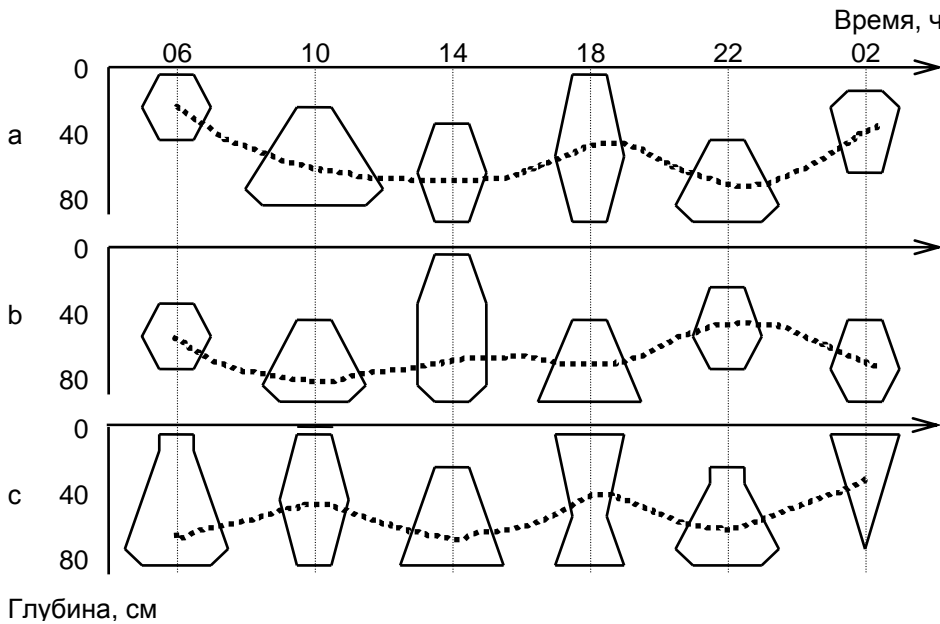


Рис. 5.52. Суточная вертикальная динамика в фитоценозе рогоза узколистного в Саратовском водохранилище в июле 1979 г.:
 а - фитопланктона; б – микро-, с - мезо- и макрозоофитоса

Исследования показали: "У популяций организмов разных трофических уровней суточные миграции, связанные с ритмикой питания, в зарослях рогоза протекают в разное время. На свету водоросли активно усваивают минеральные соли, а развитие альгофлоры влечет за собой потребление их фильтраторами (низшие ракообразные, коловратки, моллюски и др.). С наступлением сумерек и

ночью питаются бокоплавы, ручейники, гидрахнеллы и т. д. В утренние и вечерние часы, при массовом скоплении беспозвоночных и водорослей ближе к поверхности растений, обычно нагуливаются личинки и молодь леща, густеры, плотвы, синца, окуня и др. Такой характер трофических связей способствует исключению напряженности конкурентных пищевых взаимоотношений (иными словами, происходит увеличение размерности экологической ниши. - *Ремарка наша*)" [Попченко и др., 1983, с. 18].

Суточная изменчивость сообществ выражена и в наземных экосистемах. Это касается и сообществ птиц (насекомоядные птицы - мухоловки, славки - активны днем, козодой - в сумерках, совы - ночью), и насекомых (яркая окраска и неопределенность траектории полетов у дневных бабочек и тусклая окраска и медленный полет под защитой сумерек или темноты у молей).

Сезонные изменения. Смена сезонов для растительных сообществ характеризуется явлениями **сменодоминантности** (в одном и том же сообществе в разное время года или в разные годы, но в один период сезона выражены разные доминанты) и **сменой аспектов** (изменение облика фитоценоза в течение сезона; наиболее четко смена аспектов выражена в степях, где она была предметом изучения отечественных геоботаников - **Г.И. Танфильева, И.К. Пачоского, В.В. Алёхина, И.Н. Бейдеман** и др.). Так, в заповеднике "Стрелецкая степь" (Курская область), где охраняются участки северных луговых степей на черноземах, поочередно зацветают сон-трава (*Pulsatilla patens*) с фиолетовыми цветами, желтым цветом горичвет весенний (*Adonis vernalis*) и синим - шалфей луговой (*Salvia pratensis*). Такого рода фенологические изменения растительных сообществ отражают их адаптацию к климату и почвенным условиям и служат демонстрацией процессов дифференциации экологических ниш, снижающих конкуренцию внутри сообщества. Сезонный характер носит и динамика накопления надземной фитомассы растительных сообществ (в течение вегетационного периода или при смене времен года в тех зонах, где вегетационный период длится круглый год).

Оригинальной иллюстрацией сезонной динамики представляется исследование частоты столкновений самолетов с птицами, проведенное в 1985 г. в районе аэродрома Ульяновск [Бородин, 1990] (рис. 5.53).

За год исследований было отмечено 96 видов птиц, еще 12 видов были встречены не более чем в 1 км от летного поля. Среди зарегистрированных птиц доминировали врановые, вьюрковые, обыкновенные скворцы и голубеобразные, достаточно обычны были овсянковые и трясогузковые. Всего в 1985 г. было отмечено 29 случаев столкновений самолетов с птицами (36 особей), 4 из них привели к повреждению воздушных судов ИЛ-86 и ТУ-154м. Чаще всего самолеты сбивали полевых жаворонков, черных стрижей и кобчиков.

Количество
столкновений, %

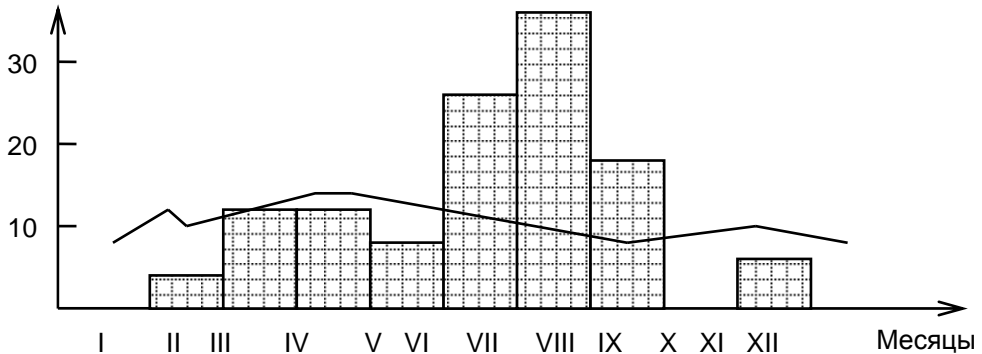


Рис. 5.53. Частота столкновений самолетов с птицами (гистограмма) и интенсивность полетов воздушных судов (кривая) в районе аэропорта Ульяновска в 1985 г.

Увеличение числа столкновений весной, во второй половине августа и осенью (см. рис. 5.53) объясняется, естественно, сезонными миграциями. Количество столкновений в конце июня, июле и августе заметно увеличивается, что объясняется в основном двумя причинами:

- повышением активности птиц, совершающих послегнездовые кочевки (численность их многократно возрастает, многие виды начинают вести стайный образ жизни);
- появлением около взлетно-посадочной полосы молодых особей, которые еще плохо летают, слабо ориентируются и не умеют избегать столкновений с воздушными судами.

Интересно отметить, что рост столкновений с птицами наблюдается на фоне малой изменчивости интенсивности полетов самолетов.

Флуктуации (лат. *fluctuatio* - колебание) - ненаправленные, различно ориентированные или циклические (с циклом не более 10 лет [Работнов, 1983]), разногодичные изменения сообществ, завершающиеся возвратом к состоянию, близкому к исходному. Термин "флуктуация" в этом контексте одним из первых использовал в 1939 г. американский фитоценолог **Г. Глизон** (Henry Allan Gleason). Флуктуации порождаются либо колебаниями климата, либо ритмами развития биотических компонент экосистемы. По амплитуде и длительности флуктуации подразделяются на следующие типы:

- *скрытые* (изменения визуально не улавливаются);
- *осцилляции* (обнаруживаются при непосредственном наблюдении);
- *дигрессионно-демутационные* (амплитуда и длительность изменений превышает "среднеаспирантский" интервал наблюдений, т. е. больше 5-6 лет).

Т.А. Работнов различал следующие типы флуктуаций по воздействующим факторам [Работнов, 1983]:

- *экотопические (климатогенные) флуктуации* - наиболее распространенный тип флуктуаций. Разногодичная изменчивость параметров экосистемы (например,

численность, продуктивность или биомасса) может достигать нескольких порядков. Так, количество зайцев за 80 лет наблюдений (классическая система "зайцы - рыси"; рис. 5.54) изменялось более чем в 100 раз, рысей - более чем в 50 раз. Справедливости ради заметим, что данный пример демонстрирует не только экотопические флуктуации, несущие основную нагрузку в динамике системы "зайцы - рыси", но и некоторые другие типы, которые будут рассмотрены далее;

- *фитоциклические флуктуации* - относятся к растительным сообществам и связаны с особенностями биологических ритмов растений. Например, дуб (*Quercus robur*) обильно плодоносит в среднем 1 раз в 4 года и, естественно, на следующий после массового плодоношения год в растительном сообществе будет много его всходов;

- *зоогенные флуктуации* - обусловлены массовым развитием какого-либо вида животных (например, саранча, непарный шелкопряд и др.), в существенной степени изменяющим всю экосистему;

- *антропогенные флуктуации* - связаны с кратковременными и ненаправленными воздействиями человека на экосистемы (например, перевыпас может привести к значительному изменению структуры травостоя пастбищ).

- Один из вариантов классификации *необратимых изменений* экосистем, построенный на принципах **В.Н. Сукачева**, приведен на рис. 5.54.

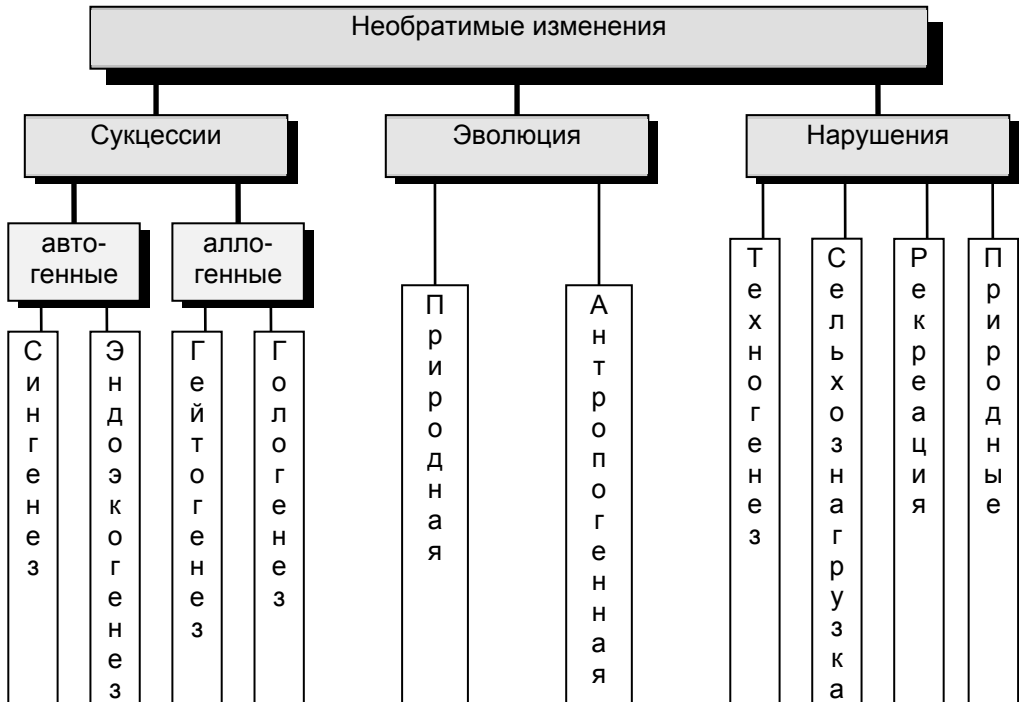


Рис. 5.54. Классификация необратимых изменений экосистем [Миркин, 1985; Наумова, 1995]

Сукцессии (лат. *successio* - преемственность, наследование) относятся к ряду *необратимых изменений экосистем*. В качестве иллюстрации приведем несколько определений, которые объясняют это сложное природное явление.

"Развитие экосистемы, чаще всего называемое *экологической сукцессией* (курсив автора. - *Ремарка наша*), можно определить по следующим трем параметрам:

- это упорядоченный процесс развития сообщества, связанный с изменениями во времени видовой структуры и протекающих в сообществе процессов; он определенным образом направлен и, таким образом, предсказуем;
- сукцессия происходит в результате изменения физической среды под действием сообщества, т. е. сукцессия контролируется сообществом...
- кульминацией развития является стабилизированная экосистема, в которой на единицу имеющегося потока энергии приходится максимальная биомасса (или высокое содержание информации) и максимальное количество симбиотических связей между организмами.

Последовательность сообществ, сменяющих друг друга в данном районе, называется *сукцессией*" [Одум, 1975, с. 324].

"Последовательность изменений, происходящих в нарушенном местообитании, называется *сукцессией*, а достигаемая в конечном счете растительная формация - *климаксом* (курсив автора. - *Ремарка наша*)" [Риклефс, 1979, с. 355].

"Процесс развития сообществ называется сукцессией. <...> Сукцессионные изменения сообществ в разной степени связаны с внешними и внутренними по отношению к сообществу факторами, многие сукцессии могут быть вызваны одновременно причинами того и другого рода в их тесном переплетении. В любом случае градиент изменения условий среды и градиент изменения видовых популяций и сообществ оказываются параллельными. **Сукцессии - это экоклин во времени**" [Уиттекер, 1980, с. 176] (курсив наш. - *Авт.*).

"Сукцессия - постепенные необратимые <...> изменения состава и структуры сообщества, вызываемые внутренними (автогенная сукцессия) или внешними (аллогенная сукцессия) причинами" [Миркин и др., 1989, с. 178].

Приведенная подборка цитат позволяет увидеть и "общую часть", и различия в определении такого сложного понятия, как "сукцессия". Например, **Ю. Одум** (Eugene Pleasants Odum) понимает сукцессию достаточно узко, относя к ней только автогенные процессы, **Р. Риклефс** (Robert Eric Ricklefs) - только вторичную сукцессию, другие авторы рассматривают сукцессию как многомерное и непрерывное явление в пространстве различных характеристик изменений. Соотношение разных видов сукцессии хорошо иллюстрирует табл. 5.16, которая с некоторыми модификациями взята из работ **Б.М. Миркина** и **Л.Г. Наумовой** [Миркин, Наумова, 1998].

Сингенез осуществляется, когда происходят изменения под влиянием взаимоотношений между видами сообщества, дифференциации экологических ниш без существенного изменения видами условий местообитания. Основная роль сингенеза отмечается для начальных стадий и для очень быстрых по масштабу времени сукцессий. Соотношение $P/R > 1$ (P - первичная продукция, R - дыха-

ние). **Сингенетические изменения необратимы и постепенны**, могут проявляться как на первичных, так и на вторичных местообитаниях (в последнем случае чаще всего время, отпущенное на сингенез, меньше, чем для первичной сукцессии), протекать по типу прогрессивной и, реже, регрессивной сукцессии (для растительных сообществ с участием на первых этапах *оппортунистических популяций* - плотность которых не зависит от смертности и потому растения могут плодоносить при очень высоком перенаселении за счет миниатюризации особей; например, у мари белой [*Chenopodium album*] возможно уменьшение числа особей в 20 тыс. раз!). Наконец, **сингенез - природный процесс**, но его "пусковым механизмом" могут быть и антропогенные факторы [Миркин, 1985].

Таблица 5.16

Классификация сукцессий сообществ

Вариант	Типы и подтипы сукцессий			
	автогенные		аллогенные	
	Сингенез	Эндозокогенез	Гейтогенез	Гологенез
По масштабу времени:				
быстрые (10-летия)	+		+	+
средние (100-летия)		+	+	+
медленные (1000-летия)		+		+
очень медленные (десятки 1000-летий)		+		+
По обратимости:				
необратимые	+	+	+	+
обратимые (циклические)			+	+
По степени постоянства процесса:				
постоянные	+	+	+	+
непостоянные			+	
По происхождению:				
первичные	+	+		
вторичные	+	+		
По тенденции изменения продуктивности и видового богатства:				
прогрессивные	+	+	+	+
регрессивные	+	+	+	+
По антропогенности:				
антропогенные	+	+	+	+
природные	+	+	+	+
По биоэнергетике развития:				
автотрофные	+	+	+	+
гетеротрофные		+	+	+

Примерами сингенеза могут служить первые стадии зарастания новых субстратов (песчаные отмели, скальные осыпи, лавовые потоки - первичные и природные сукцессии) и восстановление растительности на нарушенных человеком территориях (зарастание насыпей дорог, залежей и пр. - первичные и вторичные антропогенные сукцессии).

Эндозоогенез - изменение сообщества путем трансформации условий среды, **сукцессия в классическом (узком) смысле**. Рассматриваемые далее модели сукцессий дают достаточно полное описание этого типа автогенных сукцессий.

Примерами эндозоогенеза являются процессы зарастания стариц, переход низинных болот в верховые и т. д. (природная сукцессия) и изменения под воздействием разного рода деструкций (полное или частичное разрушение сообщества в результате воздействия антропогенных факторов - рубки ухода за лесом).

Гейтогенез - локальные (т. е. не связанные с общими тенденциями развития ландшафта) аллогенные смены. **Гейтогенез - сравнительно быстрая по масштабу времени сукцессия** (что, естественно, связано с ее локальностью), **вызываемая чаще всего антропогенными факторами** (см. далее законы Дансеро). Необратимый характер гейтогенеза может наблюдаться, как правило, в экологически ранимых ландшафтах экстремальных условий среды (техногенное загрязнение тундровых экосистем в условиях нефтедобывающих районов северо-восточной Сибири). **Регрессивный гейтогенез называется ретрогрессией**.

Примером локальных внешних воздействий, приводящих к гейтогенезу, можно считать воздействие на растительность диких животных (природная сукцессия) и хозяйственную деятельность человека (пастбищная дигрессия, воздействие мелиорации и пр. - антропогенные смены).

Гологенез - изменения целых ландшафтов с более или менее параллельным преобразованием растительных сообществ и экосистем разных урочищ. Природный гологенез - это процесс масштаба тысячелетий (например, развитие ильменей в низовьях Волги), антропогенный гологенез (в результате, например, строительства гидротехнических сооружений, вызывающих подтопление, затопление, засоление и пр.) протекает значительно быстрее.

Природный гологенез всегда постоянен и необратим, а вот антропогенный может оказаться обратимым процессом, если его последствия не зашли слишком далеко (*третий закон Дансеро*).

Рассмотрим теоретические конструкции данной концепции (рис. 5.55).

КОНЦЕПЦИЯ КЛИМАКСА¹ - теория, заключающаяся в признании возможности существования некоторых устойчивых и равновесных по отношению к внешней среде экосистем.

Климакс - это результат автогенных и аллогенных сукцессий, не абсолютно устойчивое состояние, а фаза относительно медленного развития.

¹ Правильная транскрипция английского слова *climax* должна быть "клаймэкс", но по установившейся традиции используется термин "климакс" (аналогично пианист Вэн Клайберн [Van Cliburn] у нас известен как Ван Клиберн).

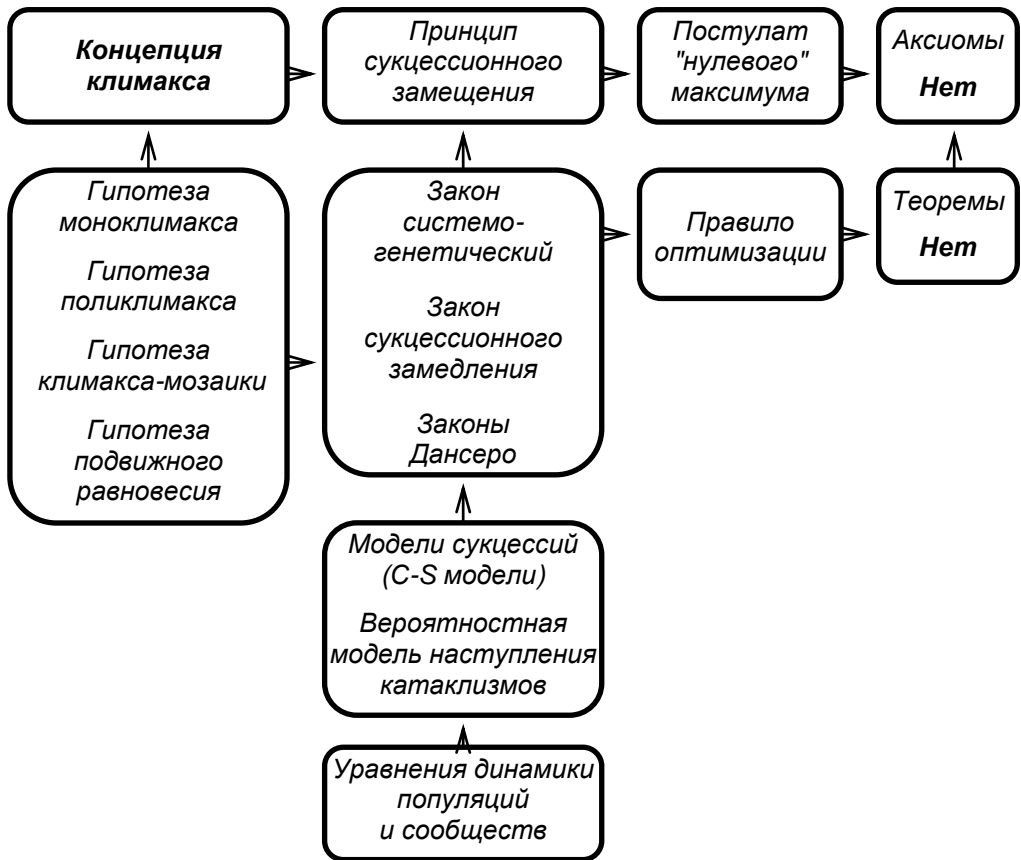


Рис. 5.55. Динамика сообществ (сукцессии, климакс)

Изменения, происходящие в основных структурных и функциональных характеристиках экосистем, представлены в табл. 5.17.

Таблица 5.17

Тенденции, которых следует ожидать в процессе сукцессии экосистем

Признак экосистемы	Стадии сукцессии	
	начальные (развивающиеся)	климаксные (зрелые)
Энергетика сообщества		
<i>P/R</i> (отношение валовой продукции к дыханию)	> 1 <	≈ 1
<i>P/B</i> (отношение валовой продукции к биомассе)	высокое	низкое
<i>B/E</i> (отношение биомассы к единице потока энергии)	низкое	высокое
Чистая продукция сообщества	высокая	низкая
Пищевые цепи	линейные (пастбищные)	ветвящиеся (детритные)

Окончание табл. 5.17

Признак экосистемы	Стадии сукцессии	
	начальные (развивающиеся)	климаксовые (зрелые)
Структура сообщества Общее органическое вещество Неорганические биогенные вещества Видовое и биохимическое разнообразие Структурное разнообразие (ярусность и пространственная гетерогенность)	мало экстрабиотические мало мало	много интрабиотические велико велико
Жизненный цикл Специализация по нишам Размеры организмов Жизненные циклы	широкая небольшие короткие и простые	узкая крупные длинные и сложные
Круговороты биогенных веществ Круговороты минеральных веществ Скорость обмена биогенных веществ между организмами и средой Роль детрита в регенерации биогенных веществ Изменения "вперед" Изменения "назад" (ретрогрессия)	открытые высокая незначительная	замкнутые низкая значительная
Давление отбора Характер роста Продукция	быстрый (<i>r</i> -отбор) количество	медленный (<i>C</i> -отбор) качество
Всеобщий гомеостаз Внутренний симбиоз Стабильность Энтропия	не развит низкая высокая	развит высокая низкая

ГИПОТЕЗА МОНОКЛИМАКСА Клементса - признание возможности существования в каждой природной зоне (исключительное значение климатических факторов) *одного устойчивого климаксового состояния* вне зависимости от того, где бы ни начиналась сукцессия - на скальных осыпях, песчаных дюнах или при зарастании пруда. Гипотеза была предложена американским экологом и фитоценологом **Ф. Клементсом** (Frederic Edward Clements) в 1904 г.

Сущность гипотезы климатического моноклимакса Клементса сводится к четырем положениям, три из которых Уиттекер в исследовании 1980 г. считал обязательными: *устойчивость, конвергенцию* (сближение признаков сообществ

ва в ходе сукцессии) и **превалирование** (преобладание этих климаксов по площади). Четвертое положение - **анalogии климаксового сообщества организму** - факультативное. Кроме основных климаксов, Клементс допускал существование большого числа вспомогательных климаксов - отклонений под воздействием того или иного существенного на территории фактора:

- **субклимакс** ("задержавшаяся" сукцессионная стадия - растительность речной поймы);
- **дисклимакс** (нарушенный климакс - пастбищные сообщества);
- **постклимакс** (климакс более высокой по уровню организации жизненной формы - лес в степи);
- **преклимакс** (обратный постклимаксу - степь в лесу).

Все климаксы одного района объединялись Клементсом в **панклимакс** (высшая синтаксономическая единица - **климакс-формация**).



**Станислав Михайлович
Разумовский**
(1929 - 1983)

Гипотеза моноклимакса с момента появления подвергалась критике - три основных ее положения оказались несопряженными и потому ей на смену пришли представления о поликлимаксе. Таким образом, гипотеза моноклимакса сегодня приобрела чисто исторический интерес. Правда, заметим, что в монографии **С.М. Разумовского** имеет место возврат к этим суждениям в связи с отстаиванием автором мнения о дискретности растительного покрова [Разумовский, 1981].

ГИПОТЕЗА ПОЛИКЛИМАКСА Нихолса - Тэнсли - признание существования в одном климатическом районе *нескольких климаксов, различающихся эдафически*. Представления о поликлимаксе были развиты путем критики концепции моноклимакса американским геоботаником **Дж. Нихолсом** (George Elwood Nichols) в 1917 г. и английским экологом **А. Тэнсли** (Arthur George Tansley) в 1920 г.

Английская геоботаника начала века стояла против преувеличения формальной физиономии сообществ, и при изучении растительного сообщества подчеркивалось три обязательных положения (сравни с положениями Клементса) - **развитие, состав и экология**. Особо следует подчеркнуть теоретические представления Артура Тэнсли - одного из крупнейших экологов того периода. Так, Тэнсли отрицал прямолинейную аналогию Клементса между сообществом и организмом: "Из того, что единицы растительности выгодно рассматривать как органические целостности, нельзя заключить, что сравнение с организмами,

которое до известного предела может быть оправдано, оправдывало бы нас при аргументации, которой мы объясняем сущность и развитие единицы растительности исходя из сущности и развития самого организма" [Tansley, 1920, p. 122]. При этом в понятие "климакс-формация" Тэнсли вкладывает несколько иное содержание - на территории с одинаковым климатом может образовываться несколько климакс-формаций, что и составляет сущность гипотезы поликлимакса.

ГИПОТЕЗА КЛИМАКС-МОЗАИКИ Уиттекера - признание наличия *непрерывно варьирующих под воздействием эдафических факторов климаксов на однородной в климатическом отношении территории*; климакс в каждой точке признается индивидуальным и трактуется как мозаика видовых популяций, совмещенных условиями среды.

Начав свою научную деятельность с достаточно язвительной полемики с Клементсом, уже в 1953 г. Уиттекер предложил свою гипотезу сукцессионного развития, основанную на представлениях о непрерывности и стохастичности сообществ (в отличие от организменных аналогий Клементса) и получившую название *климакс-мозаики* (англ. *climax-pattern*). Он считал, что между климаксовыми сообществами существуют переходы, и количество климаксов в поликлимаксе стремится к бесконечности, т. е. в каждой точке - "свой" климакс (см. рис. 5.56).

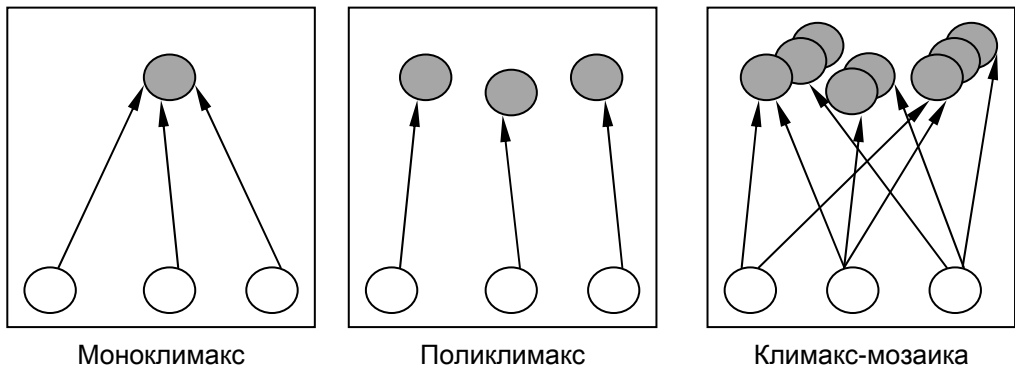


Рис. 5.56. Схемы, иллюстрирующие гипотезы достижения климакса

ГИПОТЕЗА ПОДВИЖНОГО РАВНОВЕСИЯ Еленкина: на фоне некоторых постоянных колебаний воздействующих факторов сообщество сохраняется как единое целое, в то время как под воздействием непостоянных внешних сил происходит изменение его структуры и запускается новый виток сукцессии. Данная гипотеза (базирувавшаяся на взглядах **Г. Спенсера** [Herbert Spencer]) была предложена в 1906 г. лихенологом **А.А. Еленкиным** для объяснения сущности симбиоза у лишайников. В дальнейшем Еленкин считал, что "эта теория (подвижного равновесия. - *Ремарка наша*) объединяет в одно целое и объясняет



**Александр
Александрович
Еленкин**
(1873 - 1942)

противоречивые факты, примиряет противоположные теории и дает единое научное мировоззрение, а также позволяет приблизиться к математической формулировке законов, обуславливающих все явления совместной жизни организма в сообществах в сообществах".

Представления о подвижном равновесии развивал и отечественный ботанико-географ **А.П. Ильинский** в своих исследованиях 1921 и 1937 гг. При этом предлагалась следующая формализация подвижного равновесия:

$$y = p / q + a \cdot \sin[x(t)] ,$$

где y - параметр, характеризующий состояние организма (например, его встречаемость в определенном месте в момент времени t ;

p - сумма наследственных потенций вида;

q - условия данного местообитания, ограничивающие осуществление последних;

a - амплитуда колебаний внешних условий (или условий, находящихся в минимуме в соответствии с *законом Либиха*);

$x(t)$ - функция времени. Если $x = 0$, то $y = p / q$ представляет собой "тип" данного местообитания, выраженный через среднюю величину интересующего нас параметра (встречаемости).

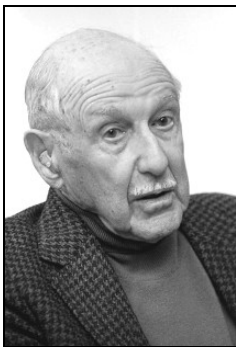
Таким образом, в рамках данной гипотезы процесс управления сукцессией и достижения климаксового состояния отдан абиотическим компонентам экосистемы (в отличие от рассмотренных выше гипотез, где основным моментом сукцессионного развития признается взаимодействие между биотическими компонентами). По-видимому, в этом и слабость, и сила данной гипотезы, которая подвергалась критике с момента своего появления.

ПРИНЦИП СУКЦЕССИОННОГО ЗАМЕЩЕНИЯ: в процессе сукцессии формируется ряд экосистем, ведущий к наиболее устойчивой в данных условиях климаксовой экосистеме. Еще раз напомним, что термин "климакс" был предложен в 1901 г. американскими исследователями **Г. Уитфордом** (Harry Nichols Whitford) и **Г. Каулесом** (Henry Chandler Cowles). Последний проводил свои исследования, по образному выражению Одума, в "природной лаборатории сукцессии" - на песчаных дюнах оз. Мичиган [Cowles, 1899], что позволило сформулировать главное теоретическое положение: **растительные сообщества образуют разные ряды развития - сукцессионные серии**, исследование которых и является, по мнению Каулеса, основной задачей экологии.

"Замещение видов в сукцессии, - считал Ю. Одум, - вызывается тем, что популяции, стремясь модифицировать окружающую среду, создают условия, благоприятные для других популяций; это продолжается до тех пор, пока не будет достигнуто равновесие между биотическими и абиотическими компонентами" [Одум, 1975, с. 324]. В известном смысле, этот принцип является "продолжением" и развитием принципа "плотной упаковки" экологических ниш (см. раздел 5.3). Этот процесс **П. Дансеро** [Dansereau, 1954] образно назвал термином "эстафета" (фр. *relais* - смена почтовых лошадей, эстафета).

ЗАКОН СИСТЕМОГЕНЕТИЧЕСКИЙ: многие экологические системы в своем сукцессионном развитии повторяют в сокращенной форме эволюционный путь развития всей своей системной структуры (восстановление леса в тайге проходит через следующие фазы: кустарники - лиственные деревья - хвойные деревья-пионеры - основные лесообразователи). Интересно, что это явление описал все тот же Каулес в 1901 г. Этот закон (онтогенез повторяет филогенез), по **Р. Маргалефу**, является статистическим результатом многократно повторяющихся эволюционных шаблонов [Маргалеф, 1992].

ЗАКОН СУКЦЕССИОННОГО ЗАМЕДЛЕНИЯ: процессы, идущие в зрелых (климаксовых) экосистемах, находящихся в устойчивом состоянии, проявляют тенденцию к замедлению. Подтверждение этого закона дано выше (см. в табл. 5.17: отношение P/B , чистая продукция, скорость круговорота биогенных веществ). Как показывают исследования, "действительно, в полевых условиях очень трудно выделить устойчивое климаксовое сообщество - обычно удается только заметить, что скорость сукцессии падает до определенного уровня, после которого мы уже не видим никаких изменений. <...> Встает вопрос, не является ли климаксовая растительность лишь мечтой теоретика" [Бигон и др., 1989]. И



Пьер Дансеро
(Pierre Mackay
Dansereau
1911 - 2011)

еще одна цитата: "Климакс никогда не бывает абсолютным, так как в фитоценозах происходят регенерационные процессы, на них влияет изменение климата, наконец, возможно видообразование и появление (или занос) в фитоценозе новых видов. По существу, климаксовые фитоценозы - это фитоценозы, находящиеся в стадии очень медленного изменения" [Наумова, 1995].

ЗАКОНЫ ДАНСЕРО - законы динамики системы "Природа - Человек", которые были сформулированы канадским биогеографом **П. Дансеро** в 1957 г.:

- **закон необратимости взаимодействия** в системе "Природа - Человек" (часть возобновляемых природных ресурсов при нерациональном использовании может перейти в разряд невозобновляемых);

- **закон обратной связи взаимодействия** в системе "Природа - Человек" (любое изменение в природной среде, вызванное хозяйственной деятельностью человека, "возвращается" к нему и имеет для него нежелательные последствия; в известной степени, в этом проявляется общесистемный принцип контринтуитивного поведения сложных систем Форрестера (см. раздел 3.5) и четвертый закон - афоризм экологии **Б. Коммонера** [Barry Commoner]: "**Ничто не дается даром** - there is no such thing as a free lunch");

- **закон обратимости биосферы** (биосфера после прекращения воздействия на ее компоненты антропогенных факторов стремится восстановить свое экологическое равновесие; например, заброшенные сельскохозяйственные поля возвращаются в состояние "дикой" природы).

МОДЕЛИ СУКЦЕССИЙ - идеализированные схемы автогенных сукцессий, предложенные **Дж. Коннелом** и **Р. Слейтиером** в 1977 г. (обозначаются C+S-модели) и развитые **Д. Боткиным** в 1981 г. (рис. 5.57):

- **модель стимуляции** - в ходе сукцессии происходит улучшение условий среды (например, зарастание скал - лишайники → мхи → травы → кустарники → деревья);

- **модель ингибирования** - обратный стимуляции процесс ухудшения условий среды;

- **модель толерантности** - процесс, аналогичный ингибированию, но с компенсацией за счет внедрения в сообщество все более толерантных видов (при восстановлении леса поселение ели возможно только под полог ольхи, т. е. при некотором ухудшении условий);

- **модель нейтральности** - сукцессия как чисто популяционный процесс (смена видов с разными жизненными циклами и разными типами эколого-ценотических стратегий; раздел 5.2) без заметного воздействия на среду.



Джозеф Коннел
(Joseph [Joe] Hurd Connell;
г. р. 1923)



Ральф Слейтиер
(Ralph Owen Slatyer;
1929 - 2012)



Даниэль Боткин
(Daniel [Dan] B. Botkin;
г. р. 1938)

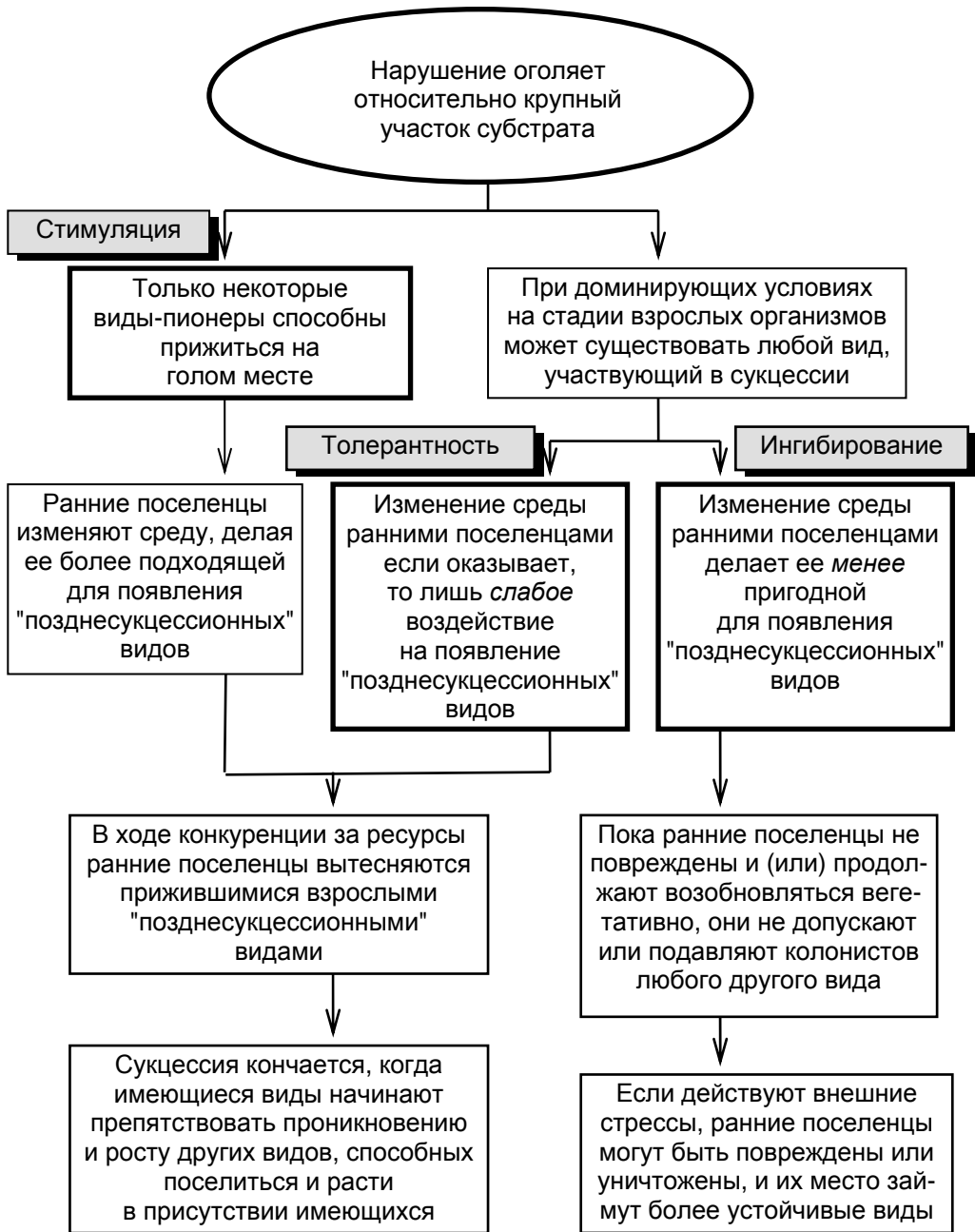


Рис. 5.57. Три основные модели сукцессий [Connell, Slatyer, 1977]

Достаточно подробный анализ механизмов сукцессии был осуществлен И.Э. Смелянским в 1993 г., который различает шесть их типов:

- механизм Ф. Клементса (концепция моноклимакса);

- механизм В.Н. Сукачева (сингенез, эндоэкогенез, гейтогенез и гологенез);
- механизм Дж. Коннела и Р. Слейтиера (C+S-модели; см. рис. 5.54);
- процесс дифференциации экологических ниш (раздел 5.3);
- механизм С.М. Разумовского (организмистская смена ассоциаций);
- системный подход (информационный характер сукцессии).

Кроме того, существует большое число математических моделей сукцессионных изменений экосистем.

УРАВНЕНИЯ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ - специальный раздел математической экологии.

ПОСТУЛАТ "НУЛЕВОГО" МАКСИМУМА Маргалефа: экосистема в сукцессионном развитии стремится к образованию наибольшей биомассы при наименьшей биологической продуктивности (практически, нулевой). Этот постулат был сформулирован испанским экологом и гидробиологом **Р. Маргалефом** (Ramon Margalef) в 1963 г. Из этого постулата вытекает *закон сукцессионного замедления*.

ПРАВИЛО ОПТИМИЗАЦИИ Реммерта: в естественной экосистеме отношение между первичной и вторичной продукцией, как правило, стремится к оптимуму. Правило предложено в 70-80 гг. прошлого столетия немецким экологом **Г. Реммертом** (Hermann Remmert). Вторичная продукция определяется как скорость образования новой биомассы гетеротрофными организмами. Аксиомой является утверждение о зависимости вторичной от первичной продукции (консументы разных уровней получают энергию, потребляя растительное вещество либо прямо, либо опосредованно - поедая друг друга). Действительно, такая положительная корреляция наблюдается для целого ряда экосистем [Remmert, 1980].

* *

*

Завершая рассмотрение сукцессий, заметим, что данный аспект изучения экосистем очень многогранен и целый ряд специфических типов сукцессий остался за рамками нашего обсуждения: *циклические сукцессии* с возвратом к исходному состоянию при цикличности больше 10 лет - гологенез растительности речных пойм [Миркин, 1974], *ландшафтные сукцессии* - саморазвитие целых ландшафтов на примере формирования островов в водохранилищах Днепра [Зимбалевская, 1987], *программированные сукцессии* при создании искусственных экосистем [Миркин и др., 1989] и др.

Наконец, приведем слова Маргалефа, который, как всегда, парадоксален: "Климакс оборачивается просто названием утопии, созданной группой экологов. Но это-то и хорошо, поскольку он может служить идеальным пределом или асимптотой, которая может быть, по существу, эталоном действия обратной связи на экосистемном уровне. <...> Можно понять Браун-Бланке, который писал, что, возможно, не существует других областей, кроме изучения сукцессии, где так переплетаются факты и фантазии" [Маргалеф, 1992, с. 161].

Повторим:

1. Укажите, какие положения *климатического моноклимакса* Р. Уиттекера считал обязательными:

- a) устойчивость;*
- b) превалирование (по площади);*
- c) организменные аналогии;*
- d) конвергенция;*
- e) регулярные нарушения.*

2. Почему замедляются процессы, идущие в зрелых (климаксовых) экосистемах?

3. Укажите, какие из закономерностей чаще всего можно наблюдать при сезонном изменении луговых фитоценозов:

- a) постепенное увеличение числа цветущих видов и общей продуктивности от весны к лету;*
- b) тесная связь смены аспектов со сменой фенологического состояния доминирующего вида;*
- c) зависимость от антропогенной деятельности (скашивание, стравливание);*
- d) зависимость от климата и метеорологических условий года.*

Темы для дискуссий

- Как долго биосфера способна исправлять ошибки человека (*законы Дансеро*)?
- Адекватность моделей механизмов сукцессий.
- От моноклимакса - к климакс-мозаике: путь "в никуда" или "дорога к Храму"?

5.5.5. Эволюция сообществ (лекция № 18)

Эволюция экосистем (син. *филоценогенез*; по-видимому, неверно считать филоценогенез синонимом только экологии фитоценозов, как это принято у геоботаников [Сукачев, 1954; Василевич, 1983; Миркин и др., 1989]) представляет собой **процесс возникновения новых типов экосистем**.

В соответствии с двумя основными представлениями о структуре и функционировании экосистем ("организмизм" и непрерывность; см. раздел 5.53) различаются две модели эволюции - эволюция экосистем как целостностей (параллельная) и сетчатая модель эволюции (см. рис. 5.58).

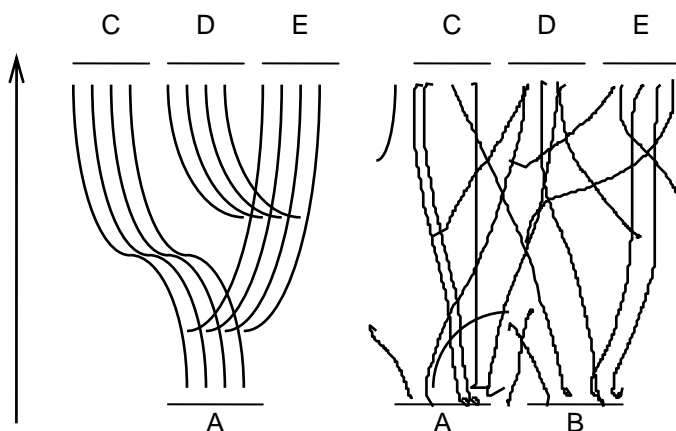


Рис. 5.58. Графическое изображение двух направлений в ассоциации видов в процессе эволюции (каждая линия представляет один вид):
слева - параллельная эволюция, три сообщества (С, D и E) происходят от исходного, древнего сообщества А; справа - сетчатая модель эволюции; центры популяций древних видов распределены вдоль градиента окружающей среды, А и В - древние типы сообществ

В рамках *концепции сетчатой эволюции сообществ*, через эволюционное время виды произвольно изменяют распределение по градиенту, часть из них эволюционирует параллельно, некоторые разделяются на два и более вида, другие погибают, одни эволюционируют в направлении выхода из данного древнего сообщества, иные проникают в новое сообщество из других сообществ; после периода эволюции "на выходе" различимы три сообщества (С, D и E), общее число видов несколько увеличивается, и их распределение по градиенту характеризуется как "более непрерывное"; наконец, виды каждой группы имеют различную эволюционную историю возникновения ассоциации с другими видами.

Сторонники дискретного видения экологического мира рассматривают эволюционный процесс как взаимоприспособление (*коадаптацию*) видов экосистемы: чем дольше существует экосистема, тем более "подогнаны" друг к другу виды. Возникновение новых типов экосистем рассматривается ими как следствие процесса "гибридизации" исходных типов, называемых *вкладчиками*.

Рассмотрим теоретические конструкции данной концепции (рис. 5.59).

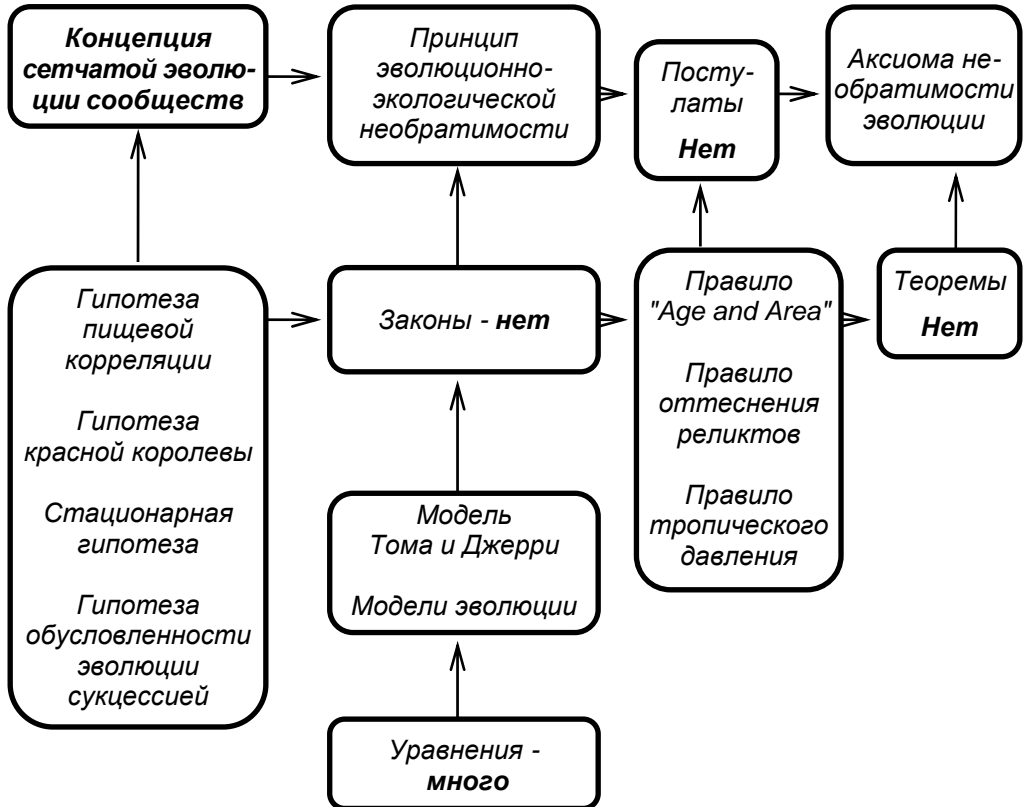


Рис. 5.59. Динамика сообществ (эволюция)

КОНЦЕПЦИЯ СЕТЧАТОЙ ЭВОЛЮЦИИ СООБЩЕСТВ Уиттекера - современное представление об эволюции как о сеткообразном процессе, когда распределения видов вдоль градиента эволюционного времени также независимы и индивидуальны, как и распределения этих видов вдоль экологических или пространственных градиентов. В этом случае коадаптировать (коэволюционировать) могут только виды разных трофических уровней (хозяин-паразит, хищник-жертва). В ходе таким образом представленной эволюции осуществляются дифференциация экологических ниш и плотная упаковка видов сообщества в эти ниши (см. раздел 5.3).

Закономерности сетчатой эволюции сообществ описаны американским экологом **Р. Уиттекером** (Robert Harding Whittaker) в 70-х г. XX в., и их можно выразить следующими основными принципами:

- видовое разнообразие увеличивается при добавлении видов, отличающихся от других по нише и местообитанию;
- адаптация к окружающей среде проявляется в нескольких признаках структуры и функционирования сообщества (среда, по-видимому, создавала некоторые возможности для этих адаптаций, а они были по-разному реализованы отдельными комбинациями видов, которые эволюционировали в разных районах);
- сообщества развиваются в направлении формирования разных уровней устойчивости их структуры и функционирования, а виды - в направлении разнообразия типов функции популяции и различной степени стабильности популяции в одном и том же сообществе (эволюция выработала некоторые комбинации видов в климаксовых сообществах, приспособленные к самоподдержанию);
- объединения одних видов с другими в основном слабые и изменчивые; эволюция сообщества подобна сетке в том смысле, что в ходе эволюции виды различным образом комбинируются и рекомбинируются в сообществах;
- поскольку сообщества как целые не имеют центральной контрольной системы и не наследуют для себя генетической информации (отрицание организменных аналогий), их эволюция является, главным образом, результатом эволюции видов, входящих в их состав;

• у природных сообществ в процессе эволюции развился специфический тип организации (под этим Уиттекер понимает способы, с помощью которых сложная функциональная система поддерживается или более-менее гармонично изменяется в процессе роста: "Этот тип организации, возникающий в результате взаимодействия относительно слабо связанных друг с другом компонентов - видов, каждый из которых имеет свою собственную наследственность, - не имеет сходства с какими-либо другими биологическими системами. *Аналогия между организмами и сообществами не оправдывается* (выделено нами. - *Ремарка наша*). Сообщества - это живые системы, которые существенно отличаются от организмов, поскольку принципы эволюции сообществ иные и более ограничены по сравнению с законами эволюции организмов" [Уиттекер, 1980, с. 324-325]).

Современная экосистемная теория эволюции базируется в основном на работах отечественных эволюционистов - **С.М. Разумовского** (1981), **В.А. Красилова** (1986), **В.В. Жерихина** (1994) и др. Эволюция может быть не только *природной* (изменения сообществ геологического масштаба времени - десятки тысяч и более лет), но и *антропогенной* (сотни и даже десятки лет - создание

агроэкосистем, синантропизация и урбанизация экосистем и пр.). Кроме того, Ю. Одум (Eugene Pleasants Odum) различает *аллогенную эволюцию* (под воздействием внешних сил - геологических, климатических изменений и пр.) и *автогенную эволюцию* (под воздействием внутренних процессов, обусловленных активностью живых компонентов экосистемы).

Интересную классификацию антропогенной эволюции предлагает Б.М. Миркин [1985, с. 74]:

- **целенаправленная эволюция:**

- ◇ замена естественных сообществ на искусственные (например, создание искусственных травосмесей, которые по устойчивости и продуктивности не уступают или превосходят естественные кормовые угодья);

- ◇ интродукция видов и включение их в состав сообществ (классический пример - завоз кроликов в Австралию или сообщества с американской секвойей в Крыму);

- ◇ конструирование новых типов искусственных сообществ (например, газон стадиона или рекультивация техногенных отвалов);

- **стихийная эволюция:**

- ◇ занос видов из других районов ("Одно из крестоцветных России, *Bunias orientalis*, натурализовалось в Булонском лесу после вступления казаков в Париж в 1815 г., а злаки Трансильвании заглушаются русским терновником, с тех пор как семена этого растения были перенесены туда в грибах русских лошадей" [Реклю, 1895, с. 56]);

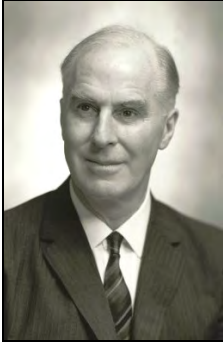
- ◇ уничтожение видов или снижение их генетического разнообразия за счет уничтожения части форм (примеров этого явления *Homo sapiens* дал более чем достаточно, о чем свидетельствуют многочисленные "Красные книги");

- ◇ смещение границ природных зон вследствие хозяйственной деятельности человека (классический пример - сведение лесов в Древней Греции и, как следствие, опустынивание);

- ◇ возникновение новых устойчивых к влиянию человека вторичных типов сообществ (например, развитие бедных видами пастбищных сообществ в результате перевыпаса и сокращения естественных кормовых угодий);

- ◇ формирование новых сообществ на антропогенных субстратах вследствие их самозарастания (антропогенная эволюция на техногенных отвалах - возникают сочетания видов, которые отсутствовали в природе в этих зонах).

Нельзя не согласиться с выводом Миркина: "В конечном итоге задача человечества на рубеже нового тысячелетия - это сведение стихийной эволюции к минимуму, повсеместный переход к управляемым формам использования и охраны биосферы и, стало быть, к целенаправленной эволюции" [Миркин, 1985, с. 75].



Веро Уини-Эдвардс
(Vero Wynne-Edwards;
1906 - 1997)

ГИПОТЕЗА ПИЩЕВОЙ КОРРЕЛЯЦИИ Уини-Эдвардса (коэволюции): в ходе эволюции, как правило, сохраняются только популяции, скорость размножения которых скоррелирована с количеством пищевых ресурсов среды их обитания (при этом скорость размножения должна быть ниже максимально возможной). Гипотеза предложена британским зоологом **В. Уини-Эдвардсом** в 1962 г. В монографии [Бигон и др., 1989, т. 2, с. 6-30] приведено много примеров как отрицательной, так и положительной корреляции репродуктивных затрат от ресурсов среды.

ГИПОТЕЗА ЧЕРНОЙ (КРАСНОЙ) КОРОЛЕВЫ (*The Red Queen*; примат биотических факторов в эволюции): каждое эволюционное прогрессивное изменение

любого вида в экосистеме связано с ухудшением окружающей среды для других видов. Поэтому, чтобы выжить, все виды должны эволюционировать вместе, быстро и непрерывно ("бежать", чтобы оставаться на том же месте). Название гипотезы связано со сказкой **Льюиса Кэрролла** "Алиса в Зазеркалье". *Гипотеза Красной Королевы* была выдвинута в 1973 г. в работах **Л. Ван Валена** (Leigh Van Valen) и **М. Розенцвейга** (Michael L. Rosenzweig) и получила свое развитие в целом ряде специальных исследований. Таким образом, "в рамках гипотезы предполагается, что наиболее важным фактором среды для популяции являются другие популяции, так как все виды связаны тесной сетью взаимоотношений. Поэтому даже при неизменности климата и других физических факторов эволюция идет с постоянной скоростью" [Абросов, Боголюбов, 1988, с. 125].



Из канонических иллюстраций
Дж. Тенниела (John Tenniel)
к книгам **Л. Кэрролла (Lewis Carroll)**

другом направлении" [Lewin, 1985, p. 399]. И еще одна цитата: "... и хотя гипотеза (Красной Королевы. - *Ремарка наша*) во многом спорна, ей нельзя отказать

Гипотеза Красной Королевы предполагает, что "для каждого вида существует адаптивный пик, к которому вид эволюционирует. Проблема состоит в том, что пик непрерывно отстает, потому что окружающая среда - биотическая окружающая среда - постоянно ухудшается. <...> Модель менее точна относительно ожидаемых перемен условий среды, но скорость эволюционных изменений увеличивается в одном или

в привлекательности, в блестящем выборе названия, в способности завоевывать сторонников и держать в боевой готовности противников" [Абросов, Боголюбов, 1988, с. 6]. Конкретизирует эту гипотезу (по отношению к бинарным коэволюционирующим системам) *модель Тома и Джерри* (см. ниже).

ГИПОТЕЗА ОБУСЛОВЛЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ СУКЦЕССИЕЙ Маргалефа: "Если замена одного генотипа на другой приводит к уменьшению *R/V*-коэффициента как для указанного вида, так и для всей экосистемы, или к соответствующему изменению любого другого индикаторного показателя, пригодного для всей экосистемы и связанного с принятой нами концепцией сукцессии, тогда замена эта будет, вероятно, успешной, поскольку новый генотип является локально приемлемым. Это кажется смелым утверждением в том смысле, что *переносит естественный отбор на экосистемный уровень* (выделено нами. - *Авт*). <...> Виды развиваются благодаря естественному отбору, но кто именно будет отобран, определяется контекстом. И контекст этот изменяется в течение любого сукцессионного процесса, но тенденция к увеличению сложности не включена в концепцию естественного отбора в приложении к видам. Однако сложность, замедление круговорота и некоторые другие свойства в процессе сукцессии усиливаются - большая система устанавливает постепенно сдвигающиеся рамки для действия естественного отбора видов" [Маргалеф, 1992, с. 187].

СТАЦИОНАРНАЯ ГИПОТЕЗА (*примат абиотических факторов в эволюции*) - альтернативная гипотезе *Красной Королевы*, согласно которой при постоянстве факторов среды эволюция остановится, но ее механизм снова "запустится", если изменятся внешние условия.

Сегодня практически нет однозначного ответа на вопрос о том, какая из этих альтернативных гипотез верна. Более того, привлечение палеонтологических данных (планктонные организмы возраста 40 и 22 млн лет) для проверки этой гипотезы [Hoffman, Kitchell, 1984; Wei, Kennett, 1985; Lewin, 1985] дало свидетельства в пользу как одной, так и другой гипотезы. Это все равно позволило **Р. Левину** достаточно оптимистично завершить свою статью: "Когда была предложена гипотеза *Красной Королевы*, это приветствовалось как "главный шаг к интерпретации эволюционных изменений в терминах общих правил и процессов". Дальнейшее развитие этих представлений и связь с некоторыми высококачественными палеонтологическими данными обещает в будущем более полное понимание этого явления" [Lewin, 1985, p. 400].

ПРИНЦИП ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НЕОБРАТИМОСТИ - экосистема, потерявшая часть своих элементов или сменившаяся другой в результате сукцессии, не может вернуться к первоначальному своему состоянию, если в ходе изменений произошли эволюционные (микроразвиточные) изменения в ее компонентах. Иными словами, **к такой экосистеме надо подходить как к новому природному образованию** и не переносить на нее ранее выясненные закономерности (или переносить, но с осторожностью).

МОДЕЛЬ ТОМА И ДЖЕРРИ Маргалефа - представления о параллельном коэволюционном развитии системы с сопоставимым уровнем организации хищника и жертвы: "Как хищник, так и жертвы оказываются включенными в эволюционный процесс, ведущий к увеличению размеров всех его участников.<...> Это эскалация экологической войны" [Маргалеф, 1992, с. 139]. Название модели дано по известному мультипликационному сериалу **Уолта Диснея** (Walter Elias Disney); если бы эта модель была предложена отечественными исследователями, ее можно было бы назвать *моделью "Ну, погоди!"*.

МОДЕЛИ ЭВОЛЮЦИИ - специальный раздел математической экологии. Число моделей эволюции огромно.

ПРАВИЛО "AGE AND AREA" - положение, высказанное еще **А. де Кандолем** (Alphonse Louis Pierre Pyramus de Candolle) в 1855 г., обсуждавшееся **Ч. Дарвином** (Charles Robert Darwin), **Дж. Виллисом** (John Christopher Willis) и сравнительно недавно ставшее предметом рассмотрения в статьях **А.И. Кафанова** 1987 г. и **Ю.И. Чернова** 1988 г.: *чем древнее таксон, тем, как правило, обширнее его ареал*. Фактически в развитие этого правила могут использоваться еще два правила биогеографии - **ПРАВИЛО ОТТЕСНЕНИЯ РЕЛИКТОВ Уоллеса** (Alfred Russel Wallace) и **ПРАВИЛО ТРОПИЧЕСКОГО ДАВЛЕНИЯ Дарлингтона** (Philip Jackson Darlington), общим моментом которых является "положение об "оттеснении" архаичных примитивных форм более молодыми и продвинутыми" [Чернов, 1988, с. 1445].

По данным **Н.Н. Цвелева**, центр разнообразия бамбуков (*Bambusoideae*) находится в тропиках Юго-Восточной Азии, где по числу видов преобладают достаточно продвинутые формы, а в субтропических районах и в горах наибольшее разнообразие демонстрируют в основном примитивные формы [Цвелев, 1976]. Та же закономерность [Жужиков, 1979] просматривается и в распространении видов отряда термитов (*Isoptera*). Еще более яркую картину дают амфибии, и, в частности, высокую приспособленность к экстремальным условиям севера демонстрирует сибирский углозуб (*Hynobius keyserlingii*) - примитивнейшая форма хвостатых земноводных [Чернов, 1988]. Заметим, что действие этих правил накладывается на глобальный градиент тепловых условий и природно-климатическую зональность.

Вопрос о том, какова роль тропических сообществ в процессах фауно- и флорогенеза, рассматривался в 1987 г. **С.В. Мейеном** в "бинарном аспекте": "тропики - музей" и "тропики - колыбель". На палеонтологическом материале Мейен дал веские аргументы в пользу второй точки зрения, образно назвав ее термином "экваториальная помпа": тропическая биота - законодатель макроэволюции и, как подчеркивает Чернов, это "вполне можно принять в качестве рабочей гипотезы".

АКСИОМА НЕОБРАТИМОСТИ ЭВОЛЮЦИИ Дарвина - Долло: эволюционные процессы необратимы; популяция не может вернуться к состоянию, уже осуществленному в ряду ее "предков".

Интересный список общих закономерностей для действительно эволюционных процессов в геологическом масштабе времени предложили палеонтологи **А.С. Раутиан** и **В.В. Жерихин** [Раутиан, Жерихин, 1997, с. 37-43].

1. Эволюция сообществ организмов складывается из длительных периодов их направленной самоорганизации и кратких (в геологическом масштабе времени) экологических кризисов, сопровождающихся деструкцией прежних сообществ (*перемежающееся равновесие*).

2. Применительно к сообществам справедливо важнейшее следствие кибернетического *принципа порогового реагирования У. Росс Эшби* - дискретность есть выражение устойчивости; экологические сообщества - открытые системы с механизмами поддержания устойчивости, основанными на процессах саморегуляции; в этих условиях простейший природный регуляторный механизм - *принцип "строптивости" Ле Шаталье - Брауна* (см. раздел 5.6) - заменяется более сложным механизмом - *принципом эволюции Пригожина -Гленсдорфа*.

3. **Филоценогенез прерывисто непрерывен** ("прерывистость выражает устойчивость субъекта развития, преодоление пределов которой происходит как пороговая реакция, а градуальность - преемственность сменяющих друг друга состояний в процессе развития" [Раутиан, Жерихин, 1997, с. 38]).

4. В основе всех типов саморегуляции лежит кибернетический *принцип отрицательной обратной связи*, который пригоден для балансовых соотношений в моделях функционирования экосистем и не подходит для описания эволюции сообществ.

5. Эволюция сообществ и биосферы в целом начинается тогда, когда мощности отрицательных обратных связей оказывается недостаточно для погашения эффектов внешних воздействий и / или внутренних возмущений.

6. Явления резонанса всегда являются выражением положительных обратных связей, возникающих в эволюционирующем сообществе. Представляет интерес следствие из этой закономерности: исследователь должен вскрывать не только внешние (отрицательные связи), но и понять внутренние причины (положительные связи) наблюдаемых эффектов потери устойчивости живых систем.

7. Резонансные эффекты саморазрушения экологических сообществ ведут в эпохи экологических кризисов к массовому вымиранию организмов (в первую очередь, наиболее специализированных форм, участвующих в выполнении наиболее уникальных функций в глобальных геохимических круговоротах, что, естественно, делает их "замену" крайне сложной или даже невозможной задачей).

8. Резонансные эффекты, разрушая структуру сообществ в эпоху экологического кризиса, ослабляют биоценотические ограничения филоценогенеза и вызывают смену доминирующих групп организмов. В соответствии с *гипотезой*

константности (см. раздел 5.6) и с антропоцентрических позиций будет идти процесс *синантропизации*.

9. Темп эволюционной адаптации человека как биологического вида к новым, им же вызванным условиям жизни, не поспевает за темпом перемен в окружающей его природной среде, что ведет к распаду нашей собственной адаптивной нормы и, как следствие, к экспоненциальному росту затрат на реабилитацию окружающей среды и поддержку здоровья населения.

10. Наконец, палеонтологическая реконструкция эволюционных процессов свидетельствует: *хотя экологические кризисы и кратки* (в геологическом масштабе времени), *последующие процессы релаксации продолжительны даже по геологическим меркам*.

Естественно, что закономерность № 10 в сочетании с эффектами положительных обратных связей (№ 6-8) явно не устраивают *Homo sapiens*: "Единственно реалистическая стратегия - вращение хозяйственной деятельности человека в исторически сложившуюся биосферу" [Раутиан, Жерихин, 1997, с. 43].

Завершая данный раздел, приведем слова **С.С. Шварца**: "*Закономерности, отражающие зависимость между динамикой структуры популяций и преобразованием их генетического состава, мы рассматриваем в качестве важнейшего фактора эволюционного процесса*. Изучение этих закономерностей - одна из важнейших задач эволюционной экологии" [Шварц, 1969, с. 13] (курсив автора. - *Ремарка наша*).

Повторим:

1. Какие модели эволюции существуют; дайте их характеристику.
2. В чем заключается правило пищевой корреляции (коэволюции)?
3. Дополните формулировку. Стационарная гипотеза: эволюция остановится, если:
 - a) антропогенная нагрузка превысит некоторый уровень воздействия;
 - b) факторы среды изменяются периодически;
 - c) факторы среды воздействуют постоянно и неизменно;
 - d) наблюдается достоверная зависимость от климата и метеорологических условий года.

Темы для дискуссий

- Филоценогенез и уроки экологических кризисов (по статье [Раутиан, Жерихин, 1997]).
- Эволюционно-экологическая необратимость - "стрела времени" для экологии?
- Гипотеза Черной (Красной) Королевы - преимущество полового размножения на уровне особи и постоянная эволюционная "гонка вооружений" между взаимодействующими видами.

5.6. Экология биосферы. Энергетика, продуктивность (лекции № 19-20)

Понятия "биосфера" и "ноосфера" совершенно справедливо ассоциируются с именем выдающегося отечественного ученого **В.И. Вернадского**: "Биосфера - термин, введенный в науку В.И. Вернадским" [Гумилев, 1990, с. 29]. Однако и тот и другой термины были и с п о л ь з о в а н ы, а не п р е д л о ж е н ы Вернадским: "Величайшая заслуга Вернадского в том, что он, используя, по существу, весьма образную метафору, вложил в понятие "биосфера" совершенно новый смысл" [Соколов, 1988, с. 6]. Термин "биосфера" был введен в 1875 г. австрийским геологом **Э. Зюсом**¹ (Eduard Suess); понятие "ноосфера" введено французским философом **Э. Леруа** (Edouard Le Roy) в 1927 г. и до Вернадского активно разрабатывалось **П. Тейяром де Шарденом** (Pierre Teilhard de Chardin).

Геохронологическая шкала. История развития жизни на Земле подразделяется на 6 эр и 17 систем или периодов, охватывающих промежутки времени в 3,5 млрд лет. Свыше 3 млрд лет назад, когда на Земле зародилась жизнь, атмосфера содержала в основном азот, аммиак, водород, окись углерода, метан, водяной пар, хлор, сероводород и другие газы, ядовитые для многих из живущих сейчас на Земле организмов; свободный кислород в ней отсутствовал. Таким образом, до тех пор, пока атмосферного кислорода и озона (т. е. "экрана" от воздействия ультрафиолета) было мало, жизнь могла развиваться только под защитой воды. Вероятно, первыми живыми организмами были дрожжеподобные одноклеточные анаэробы, получавшие энергию за счет брожения: "Их питание, по видимому, зависело от медленно опускающихся на дно органических веществ,

¹ **А. Гумбольдт** (Alexander Humboldt) в 1845 г. в своем фундаментальном труде "Космос" одноразово использовал понятие "жизнесфера" [Лапо, 1987, с. 14]. Заметим также, что вплотную к понятию "биосфера" подошел французский географ **Э. Реклю** (Elisée Reclus). Одна из основных его работ - 12-томная "Земля. Описание жизни земного шара" 1868-1872 гг. В X т. этой работы, который называется "Жизнь на Земле", встречаем такие слова (перевод **Н.К. Лебедева** 1914 г.): "Вся совокупность живых существ на поверхности планеты образует как бы своего рода тонкую оболочку или покров; <...> мы должны признать, что жизнь на Земле едина. Как бы далеко растения, животные и люди не расходились друг от друга, как бы они не различались своим видом и строением, все они все-таки, прежде всего, дети Земли. Их создала одна и та же почва, они дышат одним и тем же воздухом; <...> царства растений и животных не стоят друг от друга отдельно, а находятся в тесной взаимной зависимости, образуя один общий мир органических существ, служащий прямым продолжением неорганического мира".

синтезируемых под действием радиации в верхних слоях воды, куда не могли отважиться проникнуть эти голодные микробы!" [Одум, 1975]. Эти представления соответствуют *гетеротрофной теории возникновения жизни А.И. Опари-на*. Но следует указать и точку зрения Вернадского [1940]: "Среди миллионов видов нет ни одного, который мог бы исполнять один все геохимические функции жизни, существующие в биосфере изначально. <...> Первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-либо организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни".

В течение протерозоя первые организмы провели колоссальную биогеохимическую работу, главным итогом которой стало накопление в атмосфере кислорода. Важный этап в развитии органического мира - возникновение многоклеточности. Считается, что первые многоклеточные смогли появиться (как? - это другой, специальный вопрос) после того, когда содержание кислорода в атмосфере достигло 0,6% (современный уровень - 20%). В эту эру биосфера "охватила всю планету и ее эволюция обусловила характер и направление эволюции отдельных видов" [Камшилов, 1974].

К началу девона потребление кислорода сравнялось с его образованием и содержание его в атмосфере стало близким к современному. Но с середины девона и до конца палеозоя заметно уменьшилось содержание кислорода (может быть, в 4 раза) и произошло повышение содержания углекислого газа. Все это сопровождалось глобальным изменением климата и привело к обширному "автотрофному цветению", создавшему запасы ископаемого топлива. Затем последовало потепление, и соотношение O_2 / CO_2 остается до сих пор в «состоянии, которое можно назвать "колебательным стационарным состоянием"» [Одум, 1975, с. 353].

Типы земного вещества. Еще в книге "Химическое строение биосферы Земли и ее окружения", вышедшей в 1922 г., Вернадский выделил 7 типов земного вещества, из которых складывается биосфера; с учетом некоторых поправок эти типы представлены в табл. 5.18.

Согласно расчетам (естественно, очень приблизительным; см. [Камшилов, 1974]), за всю историю Земли существовало в рамках **живого вещества** примерно 500 млн видов организмов, сейчас на нашей планете насчитывается не менее 5 млн видов (по другим данным, от 3 до 30 млн видов [Мау, 1988]); иными словами, КПД эволюции биосферы не сильно отличается от 1%. По своей массе живое вещество составляет очень малую часть биосферы: если его равномерно распределить по всей поверхности, оно покрывает Землю слоем всего в 2 см. Но именно живому веществу, по Вернадскому, и принадлежит главная роль в формировании земной коры.

Таблица 5.18

Типы вещества биосферы Земли

Характер вещества	Градации происхождения веществу	Типы вещества	
		земного происхождения	внеземного происхождения
Живое	Биогенное	Живое вещество (синонимы: биос, биота)	Неизвестно
	Абиогенное	Неизвестно	Неизвестно
Неживое	Биогенное	Биогенное вещество: <i>а) небиогенное;</i> <i>б) палеобиогенное</i> (синоним: органогенное вещество)	?
	Абиогенное	Абиогенное вещество земного происхождения (синоним: косное вещество)	Абиогенное вещество внеземного происхождения (синоним: вещество космического происхождения)

Биогенное вещество создано в результате жизнедеятельности организмов (например, речной рак за 20 лет жизни сбрасывает 50 панцирей); оно подразделяется на *небиогенное вещество*, образованное существующим в настоящий момент живым веществом, и *палеобиогенное вещество*, сохранившееся в составе горных пород ("жизнь, превращенная в камень"). В 1997 г. вновь вспыхнул интерес к **биогенному веществу внеземного происхождения**; одной из первых публикаций, в которой были описаны необычные микроскопические образования, встречающиеся в метеоритах, была статья в журнале "Nature" в 1961 г.; у нас этой проблеме был посвящен выпуск журнала "Природа" (1997, № 8). Думается, что становление и развитие астробиологии принесет еще много открытий, способных поколебать и перевернуть наши представления о процессах возникновения жизни на Земле...

Примером **абиогенного вещества земного происхождения** могут служить продукты вулканизма и газы, выделяющиеся из недр Земли. По современным оценкам, ежегодный "приход абиогенного вещества в биосферу составляет около 3 млрд т в год" [Лапо, 1987].

Метеориты, о которых слышали все, это пример **абиогенного вещества внеземного происхождения**. Однако явление это весьма редкое¹. Основная со-

¹ По данным **А.В. Лапо**, с XV в. до наших дней наблюдалось и было подобрано всего лишь несколько сотен метеоритов; "попаданий в человека было только 5 - по одному за век, убитых - 1. Последнее попадание произошло, видимо, 30 ноября 1954 г. Четырехкилограммовый метеорит пробил крышу дома и потолок, отскочил от радиоприемника и ударил по ноге хозяйку дома, отдыхавшую после ленча. Так вошла в историю человечества миссис Ходжес из Силакоги, штат Алабама, США" [Лапо, 1987, с. 45].

ставляющая абиогенного вещества внеземного происхождения - это метеоритная пыль, приход которой на Землю оценивается величиной 10^4 - 10^6 т/год. Это немного, но за 4,5 млрд лет существования Земли "космической пыли" на ней накопилось сотни метров (правда, эта "пыль" существенно перемешалась с компонентами земного вещества).

Но вернемся к характеристике живого вещества биосферы. Обновление всего живого вещества биосферы Земли осуществляется в среднем за 8 лет. При этом вещество наземных растений (фитомасса суши) обновляется примерно за 14 лет. В океане циркуляция вещества происходит во много раз быстрее: вся масса живого вещества обновляется за 33 дня, в то время как фитомасса океана - каждый день! Процесс полной смены вод в гидросфере осуществляется за 2800 лет. В атмосфере смена кислорода происходит за несколько тысяч лет, а углекислого газа - за 6,3 года. Эти цифры показывают, что геохимический эффект деятельности живого вещества в биосфере проявляется не только в течение геологического времени (миллионы и миллиарды лет), но ясно выражен даже в пределах времени исторического (тысячи лет и менее [Лапо, 1987, с. 23]).

В зависимости от занимаемой площади Вернадский различал **жизненные пленки** (прослеживаются на огромных расстояниях - планктонные сообщества поверхности океана) и **сгущения жизни** (более локальные скопления - например, Саргассово море, впервые описанное **Х. Колумбом** (итал. Cristoforo Colombo) 21 октября 1492 г. (табл. 5.19).

Таблица 5.19

Классификация форм концентрации жизни в биосфере

Формы концентрации жизни	Суша (включая континентальные водоемы)	Океан
Жизненные пленки	Наземная Почвенная	Планктонная Донная
Сгущения жизни	Береговые Пойменные Влажных дождевых лесов, тропиков и отчасти субтропиков Стоячие водоемы	Прибрежные Саргассовые Рифовые Апвеллинговые Абиссальные рифтовые
Зона разряжения живого вещества	Пустыни Область подземного разряжения жизни	Водные пустыни (например, в районе Гавайских островов)

Представленные далее основные типы биомов не требуют подробного комментирования (их описание можно найти в последних биогеографических рабо-

тах [Ивантер, 2012; Петров, Терехина, 2013]). Особо рассмотрим только сравнительно новые *абиссальные рифтовые сообщества*, открытие которых в 1977 г. существенно изменило представление о путях формирования биосферы (см. далее *гипотезу абиссальных сгущений жизни*).

Рассмотрим теоретические конструкции данной концепции (рис. 5.60).

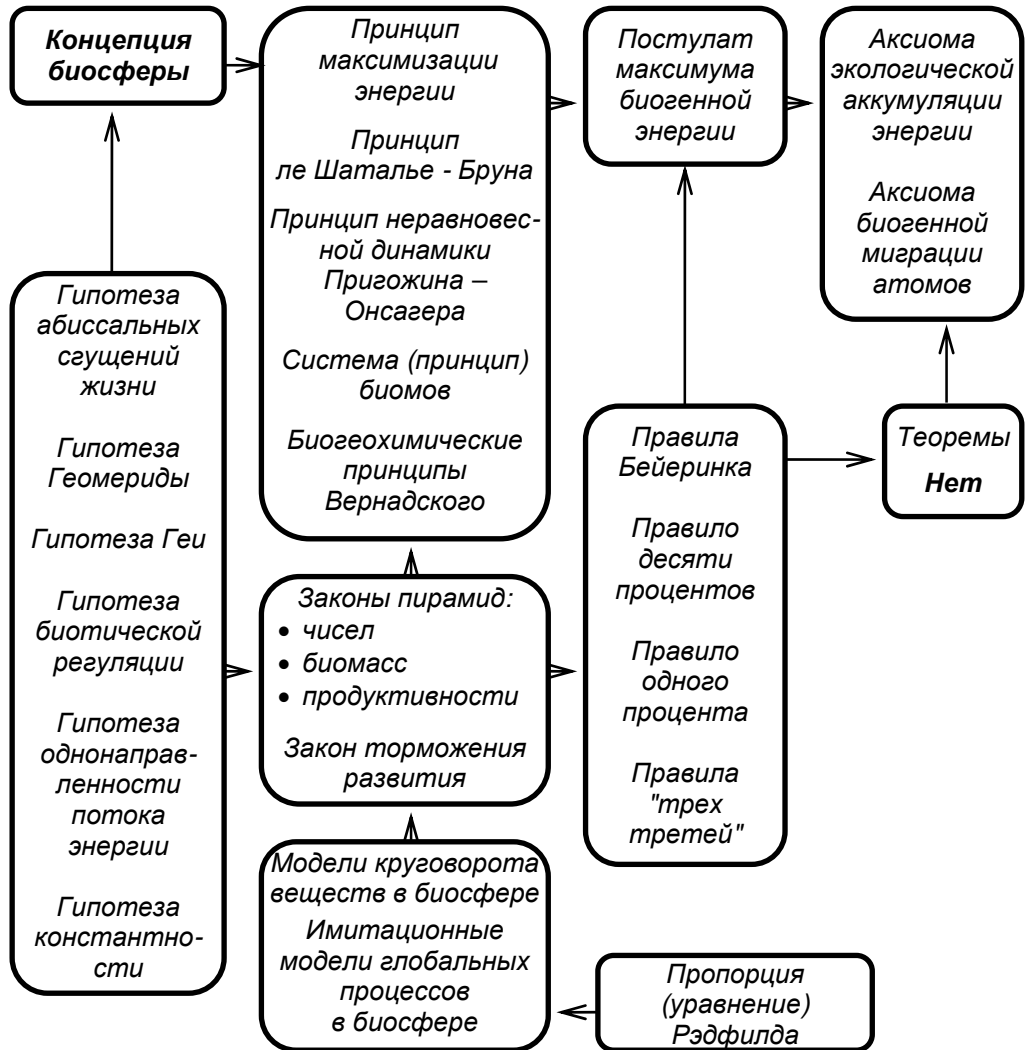


Рис. 5.60. Экология биосферы (энергетика, продуктивность)

КОНЦЕПЦИЯ БИОСФЕРЫ [Вернадский, 1926] - представление о самой крупной экосистеме как взаимосвязанном единстве живого, биогенного, биокосного и косного веществ. Самая существенная особенность биосферы - биогенная миграция атомов химических элементов (см. далее: *аксиома биогенной миграции атомов*).

ГИПОТЕЗА АБИССАЛЬНЫХ СГУЩЕНИЙ ЖИЗНИ. Абиссаль - глубоководная (свыше 2000 м) зона Мирового океана, характеризующаяся постоянной температурой (ниже 2°C) и бедностью животного мира. Сгущения жизни в этой огромной по территории, считавшейся совершенно бесплодной зоне были открыты 15 февраля 1977 г., когда американский подводный обитаемый аппарат "Алвин" (англ. DSV-2 Alvin), с помощью которого проводились исследования гидротермальных источников рифтов (зон раздвижения земной коры), в районе Галапагосских островов достиг дна Тихого океана¹ на глубине 2540 м (экспедиции под руководством профессора океанологии **Р. Балларда** (Robert Duane Ballard)²).

Откуда в царстве вечного мрака на глубине 2,5 км взялось такое буйство жизни? Ответ оказался и простым, и неожиданным. Трофическую нишу фотоавтотрофов, которые, естественно, не могли существовать в этих условиях, заняли хемоавтотрофные микроорганизмы. Гидротермальные источники несут эндогенный сероводород (обязанный своим происхождением глубинным геологическим процессам), который используют большинство хемоавтотрофов. **Таким образом, происходит замена солнечной энергии на эндогенную - это главная особенность абиссальных сообществ.**

Другими особенностями абиссальных сообществ являются [Лапо, 1987]:

- широкое распространение симбиотрофных организмов;
- уникальное своеобразие органического мира каждого из сообществ;
- гигантизм обитателей абиссальных сообществ (рифтии - представители новооткрытого рода погонофор - червеобразные животные до 1,5 м (длина "обычных" погонофор не превышает 10 см), раковина двустворчатых моллюсков достигает 25-30 см в поперечнике, даже бактерии достигают здесь величины 0,11 мм - неслыханный размер для организмов этого подцарства).

Абиссальные сгущения жизни играют в биосфере особую роль, и их следует рассматривать как возможный новый источник жизни в случае прекращения ее на основе фотосинтеза.

¹ Вот как описывает это событие один из его участников геохимик **Дж.М. Эдмонд** (John M. Edmond): "Типичный базальтовый ландшафт выглядел довольно уныло: монотонные поля бурых "подушек" (излившаяся под водой лава. - *Ремарка наша*) разбиты многочисленными трещинами; на площади несколько квадратных метров не всегда можно было увидеть живое существо. <...> Но здесь мы оказались в оазисе. Рифы из мидий и целые поля гигантских двустворок, крабы, актинии и крупные рыбы, казалось, купались в мерцающей воде. <...> Мы наткнулись на поле горячих источников. Внутри круга диаметром около 100 м теплая вода струилась из каждой расселины, каждого отверстия в морском дне" (цит. по: [Лапо, 1987]; см. также фотографии в журнале "Природа". 1985. № 8).

² Прославился после обнаружения обломков лайнера "Титаник" в 1985 г., немецкого линкора "Бисмарк" в 1989 г. и авианосца "Йорктаун" (USS Yorktown) в 1998 г.

ГИПОТЕЗА ГЕОМЕРИДЫ Беклемишева - одна из первых гипотез теоретической глобальной экологии. *Геомерида* - весь живой покров Земли, рассматриваемый как целостная иерархическая система, миллионы лет пребывающая в состоянии динамического устойчивого равновесия. **Если биосфера - высший биотоп, то Геомерида - высший биоценоз.** Гипотеза предложена в 1931 г. В.Н. Беклемишевым.

ГИПОТЕЗА ГЕИ Лавлока - Маргулис - представление о биологическом "контроле" на биосферном уровне факторов абиотической среды и существовании сложной, живой, саморегулирующейся системы поддержания на Земле условий, благоприятных для жизни. Атмосфера Земли, создающая стабильные и благоприятные условия для жизни, сама пребывает в крайне неустойчивом состоянии с точки зрения законов химического равновесия: ее равновесие поддерживается самой жизнью, которая ранее создала современную атмосферу (см. выше). На рис. 5.61 представлены данные о связи в ходе эволюции первичной продукции биосферы и содержания в ней кислорода.

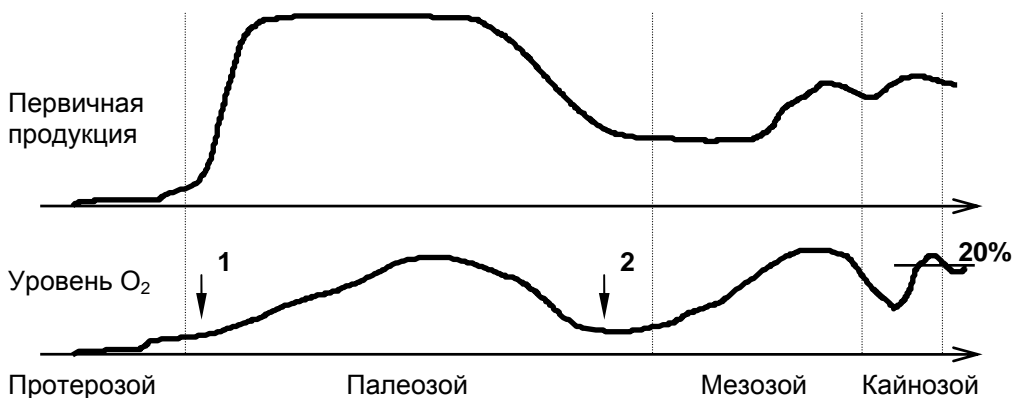


Рис. 5.61. Связь в ходе эволюции первичной продукции биосферы и кислородного режима (по: [Одум, 1975, с. 352]):

- 1 - возникновение многоклеточных организмов;
- 2 - формирование запасов ископаемого топлива

Рассматривая гипотезу Геи с биологической точки зрения, Маргулис¹ предположила, что жизнь на Земле представляет собой "сеть обратных связей", позво-

¹ Заметим, что именно Маргулис первой еще в 1960-х гг. предположила, что эукариотические клетки произошли в результате симбиоза простых прокариотических клеток (таких, как бактерии). Сегодня эти представления уже не выглядят так убедительно и критикуются [Шульман, Евланов, 1995]. В частности, симбиогенетическое происхождение эукариот не объясняет сохранения индивидуальности отдельных симбионтов (примером могут служить лишайники), эволюционный "запрет" на увеличение размеров прокариот, слабую проницаемость мембран для симбионтов и пр.

ляющих планете выступать в качестве саморегулирующейся и самопроизводящей системы. Особая роль при этом отводится процессам симбиоза организмов.

В пользу *гипотезы Геи* свидетельствуют данные, приводимые в табл. 5.20 [Lovelock, 1979; цит. по: Одум, 1986, т. 1, с. 37].

Таблица 5.20

**Состав атмосферы и температура
на некоторых планетах Солнечной системы**

Показатель	Марс	Венера	Земля (без жизни)	Земля
Содержание газов в атмосфере, %				
двуокись углерода	95	98	98	0,03
азот	2,7	1,9	1,9	79
кислород	0,13	Следы	Следы	21
Температура поверхности, °С	-53	+477	+290	+13

Анализ табл. 5.20 говорит о том, что чисто случайное возникновение атмосферы при взаимодействии физических факторов маловероятно: "Вероятнее всего, что именно организмы играли основную роль в развитии и регуляции геохимической среды, благоприятной для них. Лавлок и Маргулис рассматривают сложную сеть микроорганизмов "коричневого пояса" как тонкую регулируемую систему, функционирующую по принципу хеостата и несколько напоминающую систему кондиционирования, которая поддерживает пригодные для жизни условия в небоскребе. Эта регулирующая система ("Гея") делает Землю сложной, но единой кибернетической системой. <...> Лавлок согласен, что "поиски Геи" могут быть долгими и трудными, поскольку в интегрированном механизме регуляции такого масштаба должны участвовать сотни разных процессов" [Одум, 1986, т. 1, с. 37].

Заметим, что отечественные специалисты (М.И. Будыко, Г.А. Заварзин и др.) не склонны принимать данную гипотезу, считая в противоположность мнению Лавлока и Маргулис, что допускаемое ими относительное постоянство климата и характер изменений атмосферы - явления маловероятные.

Гипотеза Геи была предложена английским химиком Дж. Лавлоком (James Ephraim Lovelock) и американским микробиологом Л. Маргулис (Lynn Margulis) в 1975 г; у нас в стране представления о биологической регуляции окружающей среды в эти же годы развивает В.Г. Горшков в исследованиях 1980, 1982, 1988 гг.; проблемы гомеостаза на уровне популяций, сообществ и биосферы в целом являлись предметом рассмотрения и И.А. Шилова в работах 1977, 1981, 1985, 1988, 1998 гг.

ГИПОТЕЗА БИОТИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ

Горшкова - представления о биотическом механизме регуляции окружающей среды на основе высокой степени замкнутости круговорота углерода. Эта идея разрабатывалась с начала 1980-х гг. биофизиком

В.Г. Горшковым: "Потоки синтеза и разложения органических веществ совпадают с точностью 10^{-4} и скоррелированы с точностью 10^{-7} . Отношение потока отложения органического углерода к потоку его синтеза характеризует разомкнутость круговорота веществ. Естественная разомкнутость, таким образом, имеет положительное значение порядка 10^{-4} , которое поддерживается с относительной точностью порядка 10^{-3} . Скоррелированность потоков синтеза и распада с указанной точностью доказывает наличие *биологической регуляции окружающей среды* (курсив наш. - Авт.), ибо случайная связь величин с такой точностью в течение миллионов лет невероятна" [Горшков, 1988, с. 1016].



Виктор Георгиевич Горшков (г. р. 1935)

Потоки синтеза и распада могут совпадать со столь высокой точностью только в условиях отсутствия их значимых флуктуаций. Именно этот факт с учетом рассматриваемого ниже *правила десяти процентов* (переход энергии по трофической пирамиде) позволил Горшкову предложить свое *правило одного процента* для оценки глобальной стабилизации окружающей среды.

ГИПОТЕЗА ОДНОНАПРАВЛЕННОСТИ ПОТОКА ЭНЕРГИИ - представление о потоке энергии через продуценты к консументам и редуцентам с падением величины потока на каждом трофическом уровне (в результате процессов жизнедеятельности). Поскольку в обратный поток (от редуцентов к продуцентам) поступает ничтожное количество от исходной энергии (не более 0,25%), *говорить о "круговороте энергии" нельзя*. В известном смысле, данная гипотеза представляет собой "экологическую интерпретацию" второго начала термодинамики: любой вид энергии в конечном счете превращается в тепло - в форму энергии, наименее пригодную для превращения в работу и наиболее легко рассеивающуюся.

Именно гипотеза однонаправленности потока энергии выступает в качестве ограничителя прямых аналогий и оценок в "экологической валюте" эколого-экономических систем (деньги циркулируют, а при обмене деньги и энергия движутся в противоположных направлениях) - на это указывает **Г. Одум** (Howard Thomas Odum).

ГИПОТЕЗА КОНСТАНТНОСТИ Вернадского: количество живого вещества биосферы для данного геологического периода есть величина постоянная (оценка биомассы организмов Земли приведена в табл. 5.21).

Таблица 5.21

Биомасса организмов Земли (сухое вещество), т

Континенты			Океан			Всего
Зеленые растения	Животные и микроорганизмы	Итого	Зеленые растения	Животные и микроорганизмы	Итого	
$2,4 \cdot 10^{12}$	$0,02 \cdot 10^{12}$	$2,42 \cdot 10^{12}$	$0,02 \cdot 10^{10}$	$0,3 \cdot 10^{10}$	$0,32 \cdot 10^{10}$	$2,4232 \cdot 10^{12}$

Источник: [Базилевич и др., 1971, с. 48].

Согласно рассматриваемой гипотезе, любое изменение количества живого вещества в одном из регионов биосферы должно быть компенсировано в каком-либо другом регионе. Правда, в соответствии с постулатами видовой обеднения (раздел 5.4) высокоразвитые виды и экосистемы чаще всего будут заменяться эволюционно (сукцессионно) объектами более низкого уровня. Кроме того, в соответствии с разными типами эколого-ценотических стратегий (раздел 5.2.1) будет происходить процесс рудерализации видового состава экосистем и "полезные" для человека виды будут замещаться менее полезными, нейтральными или даже вредными. Примером может служить изменение процентного соотношения вылова разных видов рыб в Волжском бассейне за последние 50 лет (табл. 5.22).

Таблица 5.22

Процентное соотношение промыслового вылова рыб в Куйбышевском водохранилище

Вид рыб	Годы		
	1954-1960	1967	1993
Ценные виды рыб (лещ, щука, судак)	80	62	41
Частиковые	17	35	54

Источники: [Лукин и др., 1971; Розенберг, Краснощеков, 1996].

ПРИНЦИП МАКСИМИЗАЦИИ ЭНЕРГИИ Лотки - Г. Одума - Пинкертон: в соперничестве с другими экологическими объектами выживают (сохраняются) те из них, которые наилучшим образом способствуют поступлению энергии и используют максимальное ее количество наиболее эффективным способом. Как установили исследователи, "с этой целью система:

- создает накопители (хранилища) высококачественной энергии;
- затрачивает [определенное количество] накопленной энергии на обеспечение поступления новой энергии;
- обеспечивает кругооборот различных веществ;

- создает механизмы регулирования, поддерживающие устойчивость системы и ее способность приспособления к изменяющимся условиям;
- налаживает с другими системами обмен, необходимый для обеспечения потребности в энергии специальных видов" [Г. Одум, Э. Одум, 1978, с. 72-73].

Следует заметить, что указанный принцип справедлив и в отношении информации, а вот максимальное поступление вещества как такового не гарантирует успеха экологическому объекту в конкурентной борьбе с другими аналогичными объектами.

ПРИНЦИП Ле Шаталье - Брауна: при внешнем воздействии, выводящем систему из состояния устойчивого равновесия, оно смещается в том направлении, в котором эффект внешнего воздействия ослабляется, и чем больше отклонение от состояния экологического равновесия, тем значительно больше должны быть энергетические затраты для ослабления противодействия экосистем этому отклонению.

По-видимому, в числе первых принцип Ле Шаталье - Брауна (Henri Louis Le Chatelier, Karl Ferdinand Braun), представляющий собой удачное толкование *III закона Ньютона*, применили на уровне аутоэкологии американский физиолог **Ф. Пайк** (1915-1923 гг.; [Pike, 1923]), а на уровне экологии сообществ - **Д.И. Кашкаров** (1917-1926 гг.; [Кашкаров, 1926]).

Данный принцип применим в рамках классической физики для описания процессов в **закрытых системах** (не получающих энергии извне). Этот факт следует учитывать при интерпретации получаемых результатов (соответствующие ограничения на структуру и динамику описываемых систем); так как экосистемы - принципиально **открытые системы** (обмениваются энергией, веществом, информацией с окружающей средой), то для их описания более корректными выглядят представления теории нелинейных необратимых процессов.

ПРИНЦИП НЕРАВНОВЕСНОЙ ДИНАМИКИ Пригожина - Онсагера. Этот принцип обсуждался **Л. Онсагером** (Lars Onsager) в 1931 г. и был развит в работах **И. Пригожина** (Ilya R. Prigogine) 1947 г. и, особенно, 1960-80-х гг.: "Здесь мы подходим к одному из наших главных выводов: на всех уровнях, будь то уровень макроскопической физики, уровень флуктуаций или микроскопический уровень, *источником порядка является неравновесность. Неравновесность есть то, что порождает "порядок из хаоса"* (курсив авторов. - *Ремарка наша*). <...> Если устойчивые системы ассоциируются с понятием детерминистического, симметричного времени, то неустойчивые хаотические системы ассоциируются с понятием вероятностного времени, подразумевающего нарушение симметрии между прошлым и будущим" [Пригожин, Стенгерс, 1994, с. 357, 255-256].

Перейдя границу устойчивости, система попадает в критическое состояние, называемое "*точкой бифуркации*". В этой точке даже небольшая флуктуация может вывести систему на иной путь эволюции и резко изменить ее структуру и поведение. Таким образом, случайность и необходимость дополняют друг друга, определяя судьбу открытой системы. В табл. 5.23 сравниваются особенности поведения открытых (неравновесных) и закрытых (равновесных) систем, а рис. 5.62 позволяет сравнить их траектории (x_t).

Таблица 5.23

Свойства открытых и закрытых систем

Открытые системы	Закрытые системы
Система адаптируется к внешним условиям, изменяя свою структуру Наличие большого числа стационарных состояний Высокая чувствительность к случайным флуктуациям Неравновесность - источник порядка (все элементы системы действуют согласованно) и сложности Фундаментальная неопределенность (непредсказуемость) поведения системы	Для перехода из одной структуры к другой требуются сильные возмущения или изменения граничных условий Одно стационарное состояние Нечувствительность к флуктуациям Элементы системы ведут себя, в известной степени, независимо друг от друга Поведение системы детерминировано

Таким образом, для закрытых систем общим принципом является *второе начало термодинамики*, для открытых - *принцип Пригожина - Онсагера*. Класс закрытых (консервативных) систем весьма узок по сравнению с более широким классом диссипативных систем. Однако класс сильно *диссипативных процессов* (для поддержания которых требуется больше энергии, чем для поддержания более простых структур) также весьма узок по сравнению с классом промежуточных процессов. Так, *принцип Пригожина - Онсагера* не описывает колебательных процессов. Иными словами, каждый из используемых "по аналогии" принципов "строгой физики" имеет свою, вполне конкретную область применения, в которой он конструктивен. Это следует обязательно помнить, перенося на экологию представления смежных (и не очень) дисциплин.

Интересно, что данный принцип неравновесной динамики сторонниками классического термодинамического подхода (их называют еще *креационистами*) принимается "в штыки" - здесь легко просматривается аналогия дискуссии редукционизм - системный подход (см. раздел 3.7) со сходной "непримиримо-

стью" одних и известной степенью "демократичности" других. Креационисты считают, что никакой альтернативы для термодинамики просто не может быть. Но тогда справедлив вопрос с философским оттенком: вся эволюция биосферы - это "тормозящийся и флуктуирующий, но неотвратимый спад в океан энтропии или трудное и геологически длительное всплывание из этого океана по пути минимального производства энтропии и создания тем самым все большего количества порядка, структурированности и, позволим себе сказать, красоты, обычно именуемой негэнтропией" [Стебаев и др., 1993, с. 136]?

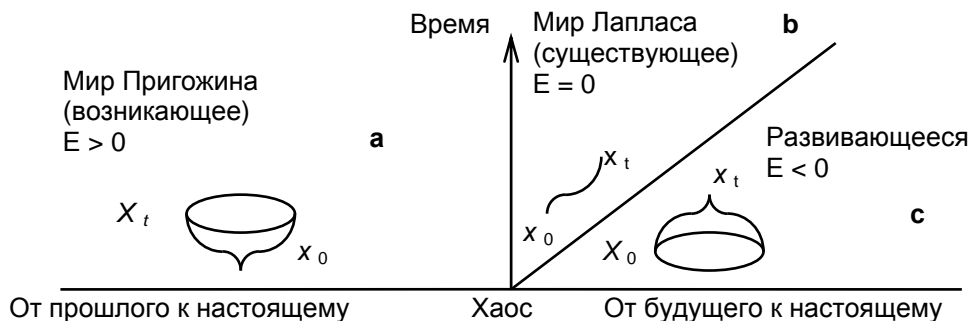


Рис. 5.62. Фазовое пространство для состояний:

a - со слабой устойчивостью; b - детерминированных;

c - квазителеологических; E - энтропия

Сам Пригожин отвечает на него так: "*Вопрос о том, что физически реализуемо и что нереализуемо, эмпирический*" (выделено нами, хотя и вся фраза у Пригожина дана курсивом. - *Ремарка наша*). И здесь следует помнить, что состояния физических и биологических систем качественно различны и не сводимы друг к другу. В известной степени, решающую роль в этом играет **принцип Реди**¹ - *omne vivum e vivo* ("все живое происходит только от живого"). Для экологических систем (см. рис. 5.62) физический детерминированный мир Лапласа (переход из состояния x_0 в состояние x_t по одной траектории) является "пограничным" (по терминологии Пригожина, имеет место "энтропийный барьер"). Две другие ситуации могут быть реализованы в экосистемах при определенных соотношениях факторов среды (например, гипотезы моноклимакса [$E < 0$] и климакс-мозаики [$E > 0$]; рис. 5.56, раздел 5.5.4).

Пусть физики решают свои проблемы, но с точки зрения экологов, второй вариант ("всплывание") выглядит более приемлемой теоретической схемой. Косвенным подтверждением тому являются рост биоразнообразия (рис. 5.63),

¹ Принцип назван в честь флорентийского натуралиста, врача и поэта **Ф. Реди** (Francesco Redi), который в 1668 г. в "Опытах о размножении насекомых" экспериментально доказал, что черви в мясе - это не что иное, как личинки мух.

нарастание совершенства организации живых существ и пр. Интересно, что **Р. Маргалеф** видит "противостояние классической и неклассической термодинамики" в ответе на вопрос: "Образуется ли нечто новое при переходе от процесса к структуре?" И тот же вопрос, но в более общей, философской форме: "Но если действительную сложность экосистем или социальных структур человечества невозможно легко вывести из порождающих процессов и если такая сложность важна, то что можно ожидать от научного подхода к изучению систем, имеющих историю?" [Маргалеф, 1992.]

N , число видов, тыс.

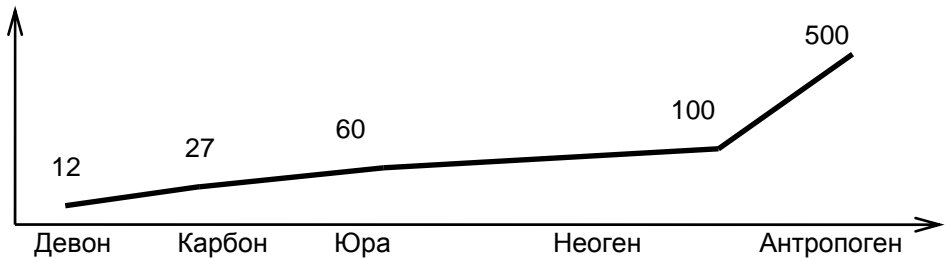


Рис. 5.63. Увеличение биоразнообразия

Источник: [Стебаев и др., 1993, с. 136]

СИСТЕМА (ПРИНЦИП) БИОМОВ. Широкое применение имеет классификация по биомам, основанная на типах растительности и основных стабильных физических чертах климата и ландшафта [Walter, 1977; Риклефс, 1979; Уиттекер, 1980; Вальтер, 1982; Одум, 1986]. Для каждого биома характерна определенная жизненная форма климатической климаксовой растительности (например, для степного биома - злаки). Сам термин "биом" введен в 1916 г. **Ф. Клементсом** (Frederic Edward Clements). Всего выделено более 40 биомов (табл. 5.24).

Таблица 5.24

Основные системы типов биомов

Биом	Риклефс	Уиттекер	Вальтер	Одум
Условия, в которых жизнь отсутствует	+			
Влажные тропики (широколиственные вечнозеленые леса, тропические дождевые леса)	+	+	+	+
Горные местообитания в тропиках	+			
Тропические сезонные леса		+	+	
Тропические широколиственные леса из невысоких деревьев (бразильские церрадо)		+		
Тропические кустарники (скрэб) и листопадные леса			+	+

Окончание табл. 5.24

Биом	Рик-лефс	Уиттекер	Вальтер	Одум
Тропическая саванна		+		+
Субтропические пустыни	+		+	
Кустарники и редколесья умеренных областей	+			+
Чапараль				+
Карликовая сосна и можжевельник		+		+
Дождевые леса умеренной зоны		+		
Листопадные леса умеренной зоны	+	+	+	+
Вечнозеленые леса умеренной зоны		+		
Редколесья умеренной зоны				+
Кустарники умеренной зоны		+		
Степи умеренной зоны (африканские вельды, американские пампасы)	+	+	+	+
Пустыни		+		+
Полупустынные кустарники теплого климата		+	+	
Холодные полупустыни		+		
Арктоальпийские полупустыни		+		
Арктоальпийские пустыни в условиях крайне холодного климата		+		
Гигрофитные сообщества (болота)		+		
Пресноводные местообитания:	+			
стоячие воды		+		
проточные воды		+		
Горные местообитания умеренной зоны	+			
Альпийские кустарники		+		
Альпийские луга		+		
Хвойные леса умеренной зоны	+	+	+	+
Северные хвойные леса				+
Арктическая тундра	+	+	+	+
На границе суши и моря:	+			
скалистые побережья		+		
песчаные отмели		+		
илистые мелководья		+		
Морская среда:	+			
поверхностная пелагиаль		+		
глубоководная пелагиаль		+		
Бентос континентального шельфа		+		
Бентос океанических глубоководий		+		
Коралловые рифы		+		
Абиссальные сгущения жизни (еще не включены в число биомов)				

БИОГЕОХИМИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ Вернадского - три основных положения, в формулировке В.И. Вернадского звучащие следующим образом.

Первый принцип: "Биогенная миграция атомов химических элементов в биосфере всегда стремится к максимальному своему проявлению" [Вернадский, 1965, с. 283]. Фактически этот принцип связан со способностью живого вещества неограниченно размножаться в оптимальных условиях. Формализацией данного принципа могут служить модели раздела 5.2.1 - экспоненциального, логистического роста и др.

Второй принцип: "Эволюция видов в ходе геологического времени, приводящая к созданию форм жизни, устойчивых в биосфере, идет в направлении, увеличивающем биогенную миграцию атомов биосферы" [Вернадский, 1965, с. 286]. Иллюстрацией этого принципа могут служить данные **В.А. Ковды**, который проанализировал более 1300 образцов золы современных высших растений и показал, что зольность растений возрастает от представителей древних таксонов к более молодым [Ковда, 1956]. Иными словами, в ходе эволюции растения активно вовлекают новые минеральные вещества в биогеохимический круговорот.

Третий принцип: "В течение всего геологического времени, с криптозоы (эон, объединяющий катархейскую, архейскую и протерозойскую эры; то же, что и докембрий. - *Ремарка наша*), заселение планеты должно было быть максимально возможным для всего живого вещества, которое тогда существовало" [Вернадский, 1980, с. 260]. Этот принцип связан со "всюдностью" или с "давлением" жизни: "Этот фактор обеспечивает безостановочный захват живым веществом любой территории, где возможно нормальное функционирование живых организмов" [Лапо, 1987, с. 157].

Можно констатировать, что биогеохимические принципы Вернадского направлены на увеличение КПД биосферы в целом.

ЗАКОН ПИРАМИДЫ ЧИСЕЛ Элтона: число индивидуумов в последовательности трофических уровней убывает и формирует *пирамиду чисел*. Однако возможны исключения из этого закона (тогда закон ли это?): например, тысячи насекомых могут питаться одним деревом. Закон предложен **Ч. Элтоном** (Charles Sutherland Elton) в 1927 г.

ЗАКОН ПИРАМИДЫ БИОМАСС. *Пирамиды биомасс* представляют более фундаментальный интерес, так как они дают "картину общего влияния отношений в пищевой цепи на экологическую группу как целое" [Одум, 1975, с. 107].

ЗАКОН ПИРАМИДЫ ПРОДУКТИВНОСТИ - более стабильная "пирамида", чем *пирамида чисел* или *пирамида биомасс*, которая в значительно большей

степени отражает последовательность трофических уровней. Отношение каждого уровня пирамиды продуктивности к ниже расположенному интерпретируется как *эффективность*. Примеры пирамид разных типов приведены на рис. 5.64; многочисленные примеры переворота пирамид приводят Ю. Одум и Р. Риклефс.

Экологические пирамиды как своеобразный вид диаграмм хорошо иллюстрируют количественные соотношения в отдельных звеньях экосистем (таких, как "паразит - хозяин" и "хищник - жертва"). Правда, для системы "паразит - хозяин" пирамида численности обычно бывает перевернутой.

ЗАКОН ТОРМОЖЕНИЯ РАЗВИТИЯ - в период наибольших потенциальных темпов развития системы возникают максимальные тормозящие эффекты (следствие из принципа *Ле Шателье - Брауна*).

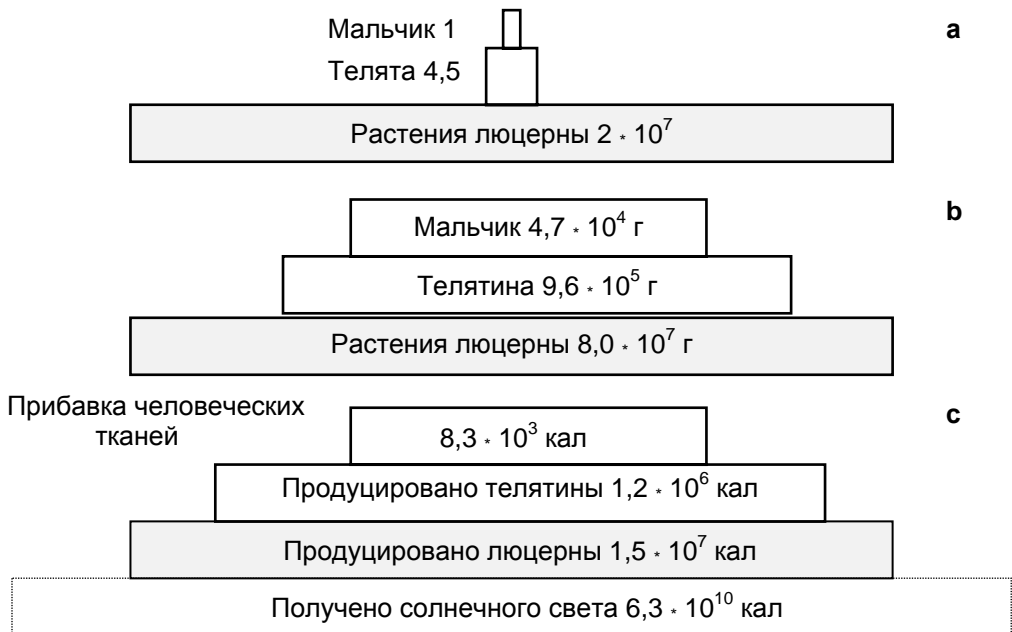


Рис. 5.64. Три типа экологических пирамид для пищевой цепи "люцерна - теленок - мальчик":

a - пирамида чисел; b - пирамида биомасс; c - пирамида продукции
 Источник: [Одум, 1975, с. 107].

МОДЕЛИ КРУГОВОРОТА ВЕЩЕСТВ В БИОСФЕРЕ - некоторые в достаточной степени упрощенные представления о циркуляции основных химических элементов и веществ в биосфере по характерным путям из внешней среды в организмы и назад во внешнюю среду. Эти в большей или меньшей степени

замкнутые пути и называют *биогеохимическими круговоротами*: "Под биологическим круговоротом понимается поступление элементов (химических. - *Ремарка наша*) из почвы и атмосферы в живые организмы; превращение в них поступающих элементов в новые сложные соединения и возвращение их в почву и атмосферу (и в воду. - *Ремарка наша*) в процессе жизнедеятельности с ежегодным опадом части органического вещества или с полностью отмершими организмами, входящими в состав биогеоценоза" [Родин и др., 1968, с. 3].

Очень наглядный пример чисто физического круговорота веществ приводит Р. Уиттекер [Уиттекер, 1980, с. 306-307]:

"Пути передвижения питательных веществ через лабиринт поверхностных и глубоководных течений океанов сложны и разнообразны, но мы можем построить в качестве примера модель предполагаемого пути *атома калия*: от прибрежных вод Новой Англии в северную оконечность Гольфстрима; через северную Атлантику до Исландии; совместно с холодными арктическими водами переход с поверхности вглубь атлантических движущихся к югу глубинных вод; через экватор к Антарктическому океану и назад в места подъема антарктических глубинных вод к поверхности, к востоку вместе с Западным ветровым дрейфом, минуя Индийский океан, через Тихий океан к Южной Америке; к северу с Перуанским течением вдоль побережья и по кривой в экваториальное течение южной части Тихого океана; на запад с этим течением и по дуге великого Южно-Тихоокеанского кругового течения мимо Новой Зеландии к району антарктической конвергенции; вниз, в глубоководья, смещаемые к северу под поверхностной циркуляцией вод Тихого океана; через экватор к Беренговому морю; через Беренгов пролив в Северный Ледовитый океан и через последнюю циркуляцию в течение вдоль восточного побережья Гренландии, затем в южные воды Лабрадорского течения и, наконец, в воды морских провинций Канады и Новой Англии. Здесь атом калия может быть вновь отнесен на континент северо-восточными ветрами. Такое путешествие без серьезных задержек в пути может длиться 1000 лет".

Подробные описания круговорота тех или иных элементов и веществ можно найти в каждом учебнике по экологии. Здесь приведем в качестве примера лишь глобальные циклы воды и углерода (рис. 5.65 и 5.66). Сразу отметим, что у разных авторов при общем сходстве схем круговорота отмечается различие в конкретных цифрах, что для биосферного уровня исследований вполне объяснимо масштабностью биосферы и сложностью получения "валовых показателей": "Биогеохимический круговорот и биогеохимические связи суши, моря, атмосферы, почвы, пресных вод и организмов весьма сложны. Каждый элемент или вещество имеет свою собственную структуру биогеохимического круговорота, отличающегося, по крайней мере, в количественных деталях, от циркуляции

всех других элементов. Все эти циклы, дополняемые циклами воздуха и воды, которые являются важной составной частью механизмов круговорота веществ, дают основание говорить о том, что локальные экосистемы земного шара образуют вместе единую мировую экосистему - биосферу. <...> Человек является частью мировой экосистемы, и ее среда - это среда человека" [Уиттекер, 1980, с. 312].

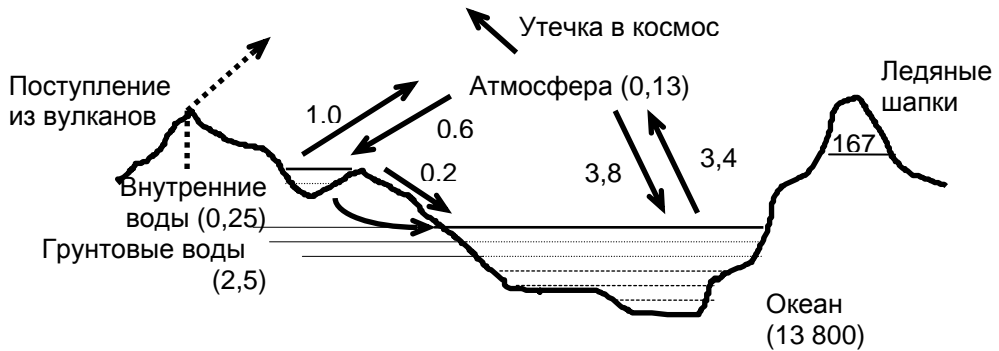


Рис. 5.65. Круговорот воды (10^{20} г/год)

Источник: [Одум, 1975, с. 127].

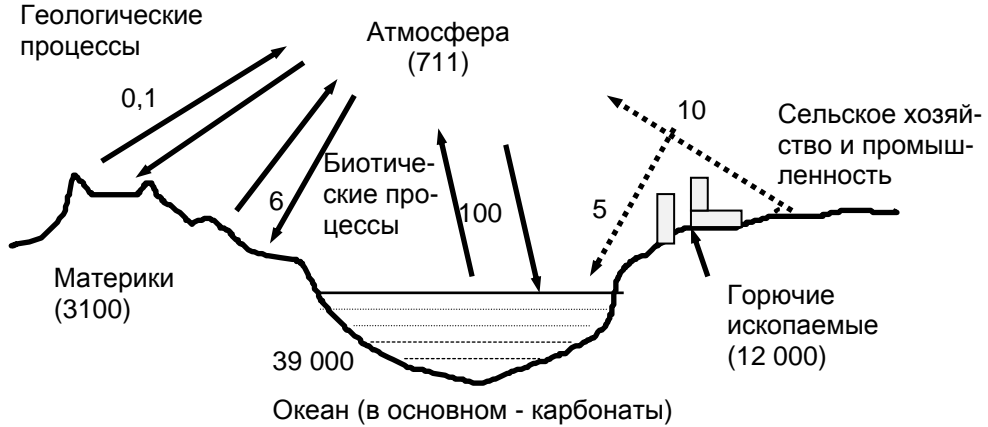


Рис. 5.66. Круговорот двуокиси углерода (10^{15} г)

Источник: [Одум, 1986, т. 1, с. 226].

ИМИТАЦИОННЫЕ МОДЕЛИ ГЛОБАЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ В БИОСФЕРЕ (биогеохимических циклов) - модели для описания изменений составляющих экосистем под воздействием антропогенных факторов в масштабе биосферы. Одной из первых глобальных моделей изменения биосферы, атмосферы и климата была модель **В.А. Костицына** [Kostitzin, 1935].

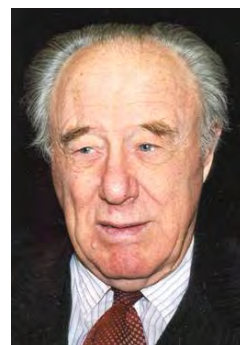
В апреле 1968 г. в Риме по инициативе **А. Печчеи** (Aurelio Peccei) - одного из экономических директоров компании "Фиат" - собралась группа из 30 специалистов (естественники, математики, экономисты, социологи, промышленники) из десяти стран с целью выработать стратегию человечества по предотвращению глобального эколого-экономического кризиса. Эта группа получила название "**Римский клуб**".



Джей Форрестер
(Jay Wright Forrester;
г. р. 1918)

Методологической основой построения прогнозов в глобальном масштабе стали методы математического моделирования и, прежде всего, методы системной динамики **Дж. Форрестера** [Forrester, 1968] - особенно его первый опыт глобального имитационного моделирования, обобщенный в монографии "Мировая динамика" 1971 г. По одному из рассмотренных сценариев (при сохранении тенденций развития конца 60-х гг. XX в.) численность населения Земли к 2030-2050 гг. должна достигнуть 6,5 млрд, после чего в результате истощения природных ресурсов, загрязнения окружающей природной среды и ряда других необратимых изменений она за 20-30 лет должна сократиться до 1,5-2 млрд, что интерпретировалось как "эколого-демографическая катастрофа". Уже сегодня ясно, что этот "отрицательный прогноз" Форрестера не оправдывается, но сами методы моделирования оказались чрезвычайно плодотворными.

Э. Ласло, еще один "клубник", считал: "Главным образом благодаря усилиям Римского клуба быстро возросла международная осведомленность о мировой проблематике. Если продолжить аналогию с медициной, то можно сказать, что Клуб первым перешел от постановки диагноза (Медоуз, Месарович, Пестель) к предписанию определенных средств (Гинберген, Ласло и другие доклады). Но не в укор героическим усилиям группы Аурелио Печчеи, в области терапии было достигнуто сравнительно мало. Используя другую метафору, можно сказать, что Клуб помог наметить путь, но мало сделал, чтобы возникло желание следовать по этому пути. Если верна пословица, что где хотение, там и умение, то телега оказалась впереди лошади..." [Laszlo, 1977].



Никита Николаевич
Моисеев
(1917-2000)

Версия глобальной модели биосферы, названная "Системой Геи", была создана в ВЦ АН СССР в конце 70-х - начале 80-х гг. XX в. под руководством академика **Н.Н. Моисеева**. Это одна из самых "экологичных" имитационных моделей глобального уровня. В частности, с ее помощью был проанализирован сценарий "локального ядерного конфликта", описан эффект "ядерной зимы" (рис. 5.67), предложенный **Ю.М. Свирежевским** на конференции "Математическое моделирование в биогеоценологии" в г. Петрозаводске в 1985 г., и дан прогноз глобальных изменений в биосфере.

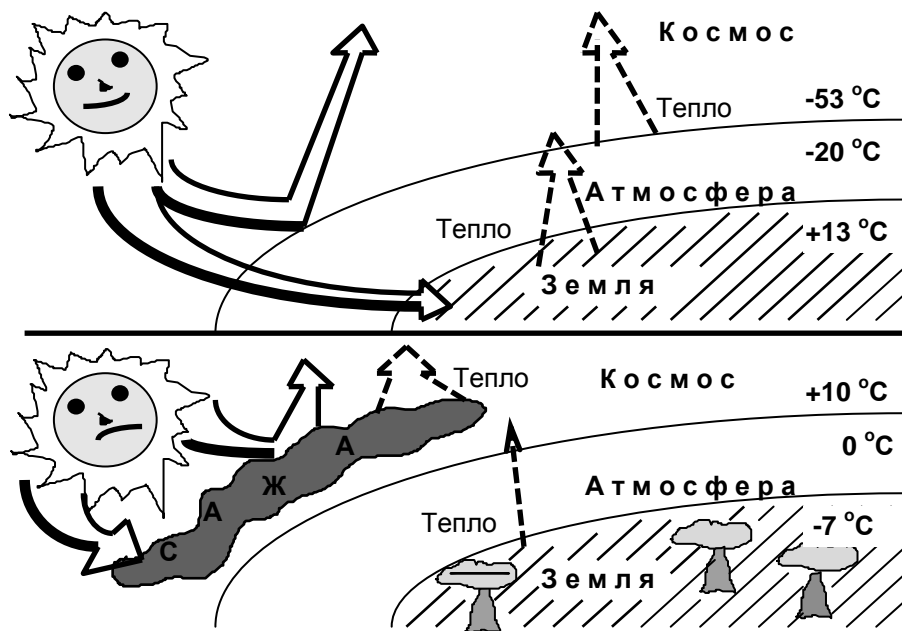


Рис. 5.67. Иллюстрация эффекта "ядерной зимы" (температура указана для поверхности почвы, средних и верхних слоев атмосферы)

АКСИОМА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АККУМУЛЯЦИИ ЭНЕРГИИ: часть проходящей через экосистему энергии накапливается и временно "выключается" из общего энергетического потока.

АКСИОМА БИОГЕННОЙ МИГРАЦИИ АТОМОВ Вернадского - аксиома, согласно которой миграция химических элементов на земной поверхности и в биосфере или осуществляется непосредственно при участии живого вещества, или протекает в среде, геохимические свойства которой обусловлены живым веществом (как современным, так и "действовавшим" на Земле в течение всей геологической истории).

"Земная оболочка биосферы, обнимающая весь земной шар, имеет резко обособленные размеры; в значительной мере она обуславливается существованием в ней живого вещества - им *заселена*. Между ее косной безжизненной частью, ее косными природными телами и живыми веществами, ее населяющими, идет непрерывный материальный и энергетический обмен, материально выражающийся в движении атомов, вызванном живым веществом. Этот обмен в ходе времени выражается закономерно и вызывает всю биосферу, и этот *био-генный ток атомов* в значительной степени ее создает. Так неотделимо и неразрывно биосфера на всем протяжении геологического времени связана сменяющимся, непрерывно стремящимся к устойчивости *равновесием*. Оно пронизано живым заселяющим ее веществом. В этом биогенном токе атомов и связанной с ним энергии проявляется резко планетное, космическое значение живого вещества. Ибо биосфера является той единственной земной оболочкой, в которую непрерывно проникают космическая энергия, космические излучения и прежде всего лучеиспускание Солнца, поддерживающее динамическое равновесие, организованность: биосфера живое вещество" [Вернадский, 1977, с. 15] (курсив автора. - *Ремарка наша*).

ПОСТУЛАТ МАКСИМУМА БИОГЕННОЙ ЭНЕРГИИ Вернадского - *Бауэра*: любая экосистема, находясь в состоянии устойчивого неравновесия (т. е. динамического подвижного равновесия с окружающей средой) и эволюционно развиваясь, увеличивает свое воздействие на среду.

ПРАВИЛА БЕЙЕРИНКА - два правила, сформулированные голландским микробиологом **М. Бейеринком** (Martinus Willem Beijerinck) в 1921 г.:

- **все есть всюду** (бактерии - жизненная пленка - развиваются повсюду, где есть условия для их существования; А.В. Лапо пишет, что "жизнеспособные бактерии были найдены даже на Луне, куда они были занесены за несколько лет до этого каким-то ранее прибывшем с Земли космическим аппаратом");
- **среда отбирает** (изучаются организмы, которые "отобраны средой" либо потому, что в данных условиях могут развиваться только эти организмы, либо потому, что они побеждают своих конкурентов).

Первое из этих правил перекликается с *правилом обязательности заполнения экологических ниш* (раздел 5.3), второе - с *гипотезой абиотической регуляции численности популяции* (раздел 5.2.3).

ПРАВИЛО ДЕСЯТИ ПРОЦЕНТОВ (*пирамида энергий Станчинского* - *Линдемана*): среднemaxимальный переход 10% энергии (или вещества в энергетическом выражении) с одного трофического уровня экологической пирамиды на другой, как правило, не ведет к неблагоприятным для экосистемы в целом и теряющего энергию трофического уровня последствиям. Данное правило иллюстрирует рис. 5.68: в цепочке "первичная продукция - зоопланктон - рыба - человек" на каждый следующий трофический уровень "переходит" примерно 10% энергии предыдущего уровня.

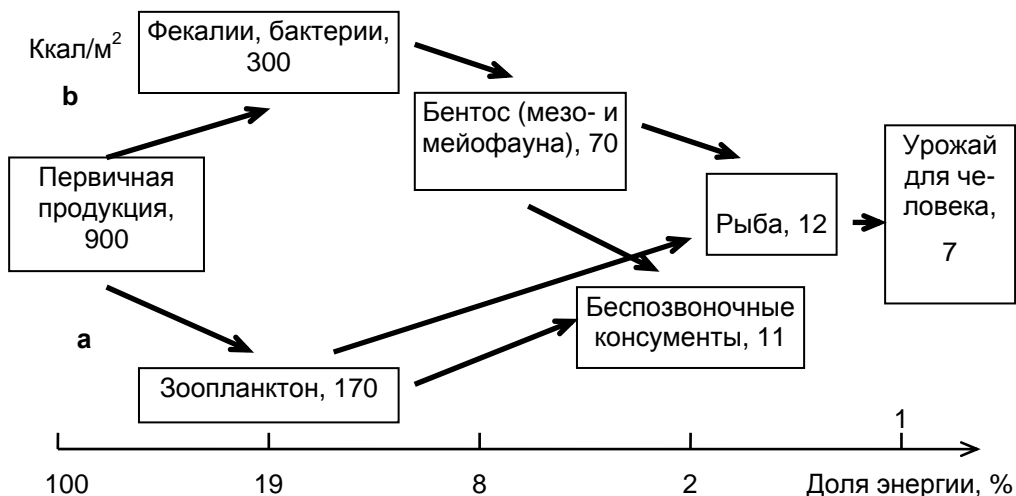


Рис. 5.68. Схема пищевой сети Северного моря.

Показаны количества энергии, переносимой по пищевым цепям:

а - пастбищной; б - детритной

Пищевая пирамида из пяти уровней дает только 10^{-5} первичной продукции. Таким образом, верхний уровень пирамиды (чаще всего, это крупные хищники) может поддерживаться только при эксплуатации очень обширных территорий: "Популяция тигров не может существовать на очень маленьком острове" [Маргалев, 1992]. Интересный образец достаточно длинной пищевой цепи (семь уровней) приводит на примере спермацетовых китов Р. Маргалев: в страцифицированных и гетерогенных условиях обитания киты знают, как определять местонахождение крупных кальмаров, те, в свою очередь, знают, как добывать себе пищу, и т. д.

ПРАВИЛО ОДНОГО ПРОЦЕНТА Горшкова (сформулировано В.Г. Горшковым в 1985 г.): изменение энергетики природной системы на 1%, как правило, выводит природную систему из равновесного (квазистационарного) состояния. Пример такой ситуации показан на рис. 5.69.

Следует заметить, что под *правилом одного процента* иногда понимается эффективность превращения путем фотосинтеза энергии Солнца в энергию пищи в соответствии с первым и вторым законами термодинамики. В этом контексте интересно и такое определение экологии, приводимое Ю. Одумом: "Экология, по сути дела, изучает связь между светом и экологическими системами и способы превращения энергии внутри системы" [Одум, 1975].

Как выяснили ученые, "в настоящее время с повышением антропогенной доли потребления до 7% биосфера и окружающая среда утратили стационарность" [Горшков, 1988, с. 1018].

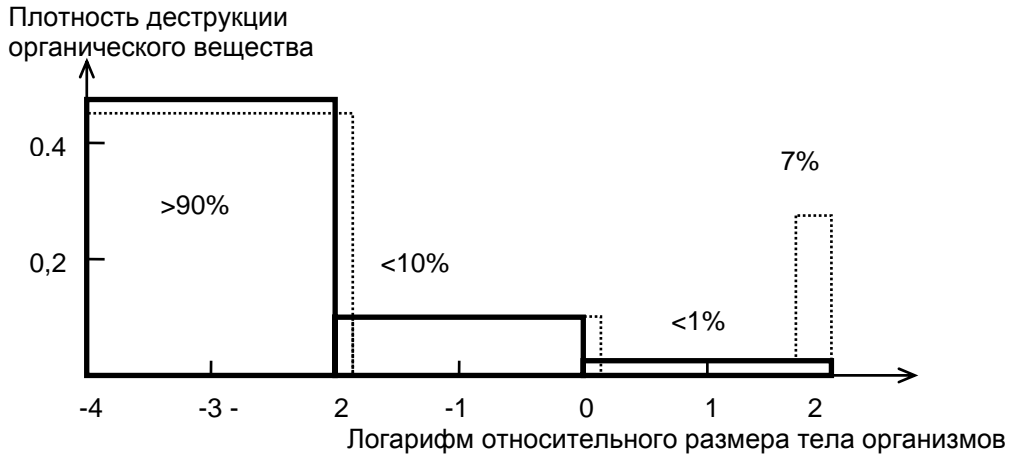


Рис. 5.69. Естественное (сплошная линия) и антропогенно измененное (пунктирная линия) распределение деструкции органического вещества в биосфере в зависимости от размера тела организмов

ПРАВИЛО "ТРЕХ ТРЕТЕЙ" - стратегическое соотношение условий для экологии человека на глобальном, региональном и локальном уровнях: треть территории должна быть занята заповедной дикой природой (**ЗТ**); треть - допускать ограниченное хозяйственное использование (**ОТ**) с сохранением естественного ландшафта; треть - подвергаться окультуриванию (агрэкосистемы, дороги, города, карьеры и пр. (**РТ**)). Заметим, что **А.Д. Сахаров** в футурологической работе "Мир через полвека", написанной 17 мая 1974 г., предлагал различать в индустриальном мире два типа территорий - рабочие (**РТ**) и заповедные (**ЗТ**), причем их соотношение для оптимального равновесного состояния Земли должно быть **РТ : ЗТ = 3 : 8**. Ландшафтовед **Д.Л. Арманд** предлагал противоположный вариант: **ЗТ : ОТ : РТ = 1 : 9 : 90**. Думается, что истина, как ей и положено, находится где-то близко к середине и правилом должно быть соотношение **ЗТ : ОТ : РТ = 1 : 1 : 1** [Арманд, 1975, с. 259-260].

ПРОПОРЦИЯ (УРАВНЕНИЕ) Рэдфилда - соотношение атомов важнейших элементов в биосфере имеет следующий вид:

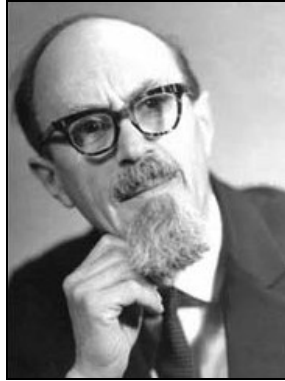
$$C : N : P = 100 : 15 : 1 .$$

Данное соотношение выведено американским океанографом **А. Рэдфилдом** [Redfield, 1934] и хорошо соответствует главным образом планктонным сообще-

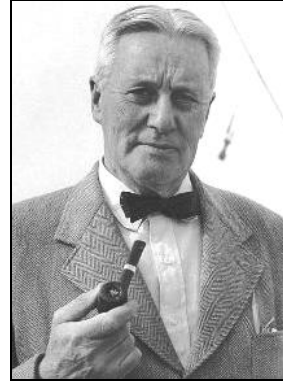
ствам [Маргалеф, 1992, с. 34]: "Одним из результатов продолжительной деятельности организмов является сопоставимость отношения **N : P** в окружающей среде и в организмах" [Маргалеф, 1992, с. 35]. Локальные отклонения от этих соотношений оказываются весьма чувствительными для экосистем, но сглаживаются деятельностью биосферы в целом.



**Андрей Дмитриевич
Сахаров**
(1921 - 1989)



**Давид Львович
Арманд**
(1905 - 1976)



**Альфред Рэдфилд
(Alfred Clarence Red-
field;**
1890 - 1983)

Повторим:

1. Кто из перечисленных естествоиспытателей создал учение о биосфере?
*a) Ж.Б. Ламарк; b) В.Н. Сукачев; c) Л. Пастер; d) В.И. Вернадский;
e) Н.И. Вавилов; f) Э. Реклю; g) В.В. Докучаев.*
2. Какие полезные ископаемые являются продуктами жизнедеятельности организмов в прошлом? Приведите не менее 5 примеров.
3. Укажите, каким веществом является почва, согласно В.И. Вернадскому:
*a) биогенным;
b) биокосным;
c) косным.*

Темы для дискуссий

- Биосфера - самая большая экосистема?
- Круговорот химических элементов-биогенов в биосфере и антропогенная деятельность Человека.
- Гипотезы Геи, Геомериды, биотической регуляции: pro et contra.

6. ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ

6.1. Инженерия и качество среды (лекция № 21)

6.1.1. Инженерная экология

В практику современных научных исследований уже прочно вошли такие направления, как математическая генетика, биологическая физика, физическая химия, математическая лингвистика, экономическая география, инженерная психология, геновая инженерия и др. И это не удивительно - наше время характеризуется процессом интеграции научного знания и его обогащения путем "скрещивания" различных научных направлений. Как справедливо отмечал известный американский специалист по исследованию операций **Р. Акофф** (Russell Lincoln Ackoff, 1919-2009), "мы должны отказаться от мысли, будто природа разделена на факультеты подобно университетам. Разделение труда по дисциплинам перестало быть эффективным". Все это с полным основанием можно отнести и к "инженерной экологии". В настоящее время многие авторы исследований (**В.Д. Зубаков, Б.С. Флейшман, И.И. Мазур, О.И. Молдованов** и др.) придерживаются достаточно широкого (междисциплинарного) толкования содержания этого сравнительно нового научного направления - оптимальное использование человечеством природных ресурсов в глобальном масштабе, учитывающее биологические, технические и экономико-социальные факторы. Другие авторы (**В.Г. Гмошинский, Б.Н. Родионов, В.В. Иванищев** и др.), напротив, инженерной экологии "приписывают" более скромный спектр проблем - оценка степени вреда, наносимого природе индустриализацией производства. Во многом и первая, и вторая точки зрения исходят из примата прилагательного "инженерная" (область технических наук), а не существительного "экология". За инженерной экологией как частью собственно экологии *следует закрепить тот ее раздел, где основные объекты - экосистемы - изучаются методологическими средствами, развитыми в рамках технических наук и системного подхода*. При этом можно выделить следующие основные направления исследований [Розенберг, Мозговой, 1992].

Мониторинг окружающей природной среды

Любое исследование, направленное на решение прикладных задач экологии, должно опираться на систему получения *постоянной, достоверной и первично обработанной информации*. Таким образом, переход от эмпириче-

ских оценок к научно обоснованным методам принятия экологически верных решений лежит через создание системы *экологического мониторинга* - наблюдений и экспериментов, ориентированных на оценку и прогноз состояния окружающей природной среды, находящейся под антропогенным воздействием [Израэль, 1976]. При этом целью мониторинга является не пассивная констатация фактов, а соответствующая обработка поступающей информации, автоматизация экологических наблюдений, оценка "меры диссонанса" данной экосистемы от эталонной (не нарушенной или используемой разумно, без ущерба для нее) и, как результат, обеспечение следующих основных направлений инженерной экологии: прогнозирование, принятие эколого-инженерных решений и выдача рекомендаций.

Экологическое прогнозирование

Задача прогноза структуры и динамики экосистем наиболее очевидна и чаще других задач привлекала внимание исследователей. При решении задач экологического прогнозирования необходимо уделять внимание трем основным аспектам: *целям прогнозирования, разработке прогнозирующих моделей и проблеме оценки достоверности прогнозов.*

В самом общем виде целью экологического прогнозирования может быть предсказание структуры и динамических изменений экосистем. Спускаясь по "иерархии целей", в каждом конкретном случае уточняются цели, происходит их детализация. Формулировка целей прогнозирования, в известной степени, накладывает ограничения на характер используемой для прогнозирования информации: от правильности постановки задачи прогнозирования зависит выбор значимых факторов.

Когда определены цели, успех прогнозирования будет связан с выбором адекватного метода моделирования (табл. 6.1).

Экологическая оптимизация

Идеей оптимизации все больше и больше пронизываются все экологические исследования. Это касается не только оптимизации методов исследования, но и собственно оптимизации взаимодействий в системе "человек - окружающая среда".

Здесь необходимо отметить еще одно сравнительно новое и перспективное в экологических исследованиях оптимизационное направление - *построение потенциально эффективных моделей* [Флейшман, 1982], которые претендуют на выполнение объяснительной функции экологической теории и, следовательно, могут снять некоторые "против" из табл. 6.1, переведя их в соответствующие "за".

Таблица 6.1

Положительные и отрицательные стороны основных методов построения экологических предикторов

Название метода	"За"	"Против"
Классический регрессионный анализ	<ul style="list-style-type: none"> • Хорошее математическое обеспечение. • Простота расчетов и интерпретации результатов. • Малая стоимость моделирования 	<ul style="list-style-type: none"> • Субъективность подбора вида прогнозирующего уравнения. • Омnipotentность (не включенные в модель факторы в силу их малой значимости в прошлом и настоящем, могут оказаться ведущими в будущем). • Сравнительно низкая точность прогнозирования
Самоорганизующееся моделирование	<ul style="list-style-type: none"> • Хорошее математическое обеспечение. • Высокая точность прогнозирования. • Минимум субъективности при подборе уравнений 	<ul style="list-style-type: none"> • Невозможность интерпретации результата. • Сложность оценки адекватности моделирования
Имитационное моделирование	<ul style="list-style-type: none"> • Достаточно хорошая точность прогнозирования. • Высокая степень интерпретации результата 	<ul style="list-style-type: none"> • Высокая стоимость моделирования. • Высокая степень субъективности моделирования. • Отсутствие единого алгоритма моделирования (имитация - больше искусство, чем точная наука). • Сложность оценки адекватности моделирования
Процедура "модельного штурма" [Брусиловский, Розенберг, 1983]	<ul style="list-style-type: none"> • Синтез оптимальной для прогнозирования модели. • Высокая точность прогнозирования. • Малая стоимость моделирования 	<ul style="list-style-type: none"> • Невозможность интерпретации результата. • Сложность оценки адекватности моделирования

Конструирование экосистем с заданными свойствами

Эмпирические исследования указанного направления своими корнями уходят в глубокую древность, когда особи *Homo sapiens* начали культивировать полезные для себя растения, чем и заложили основы сельского хозяйства. Большая часть этих исследований (как, впрочем, и классические эксперименты Г.Ф. Гаузе по конкуренции видов) была направлена на вскрытие причин, дающих

конкурентное преимущество тому или иному виду. Можно смело утверждать, что любая, самая сложная модель по мере ее упрощения ("зануления" коэффициентов) будет постепенно превращаться в классическую *модель конкуренции Лотки - Вольтерры*. Именно эти представления (конкуренция видов, разные типы их эколого-ценотических стратегий, процессы плотной упаковки видов в экологических нишах, поддержание устойчивости и высокого разнообразия и пр.) стали основой конструирования экосистем с заданными свойствами (примером может служить газон футбольного поля - необходимо создать экосистему, устойчивую к вытаптыванию с максимально низкой продуктивностью). Методы инженерной экологии позволяют перевести решение этих задач в практическую плоскость.

Завершая данный раздел, еще раз подчеркнем конструктивный характер основных направлений и принципов *инженерной экологии*, их методологическую взаимосвязь. *Мониторинг* выступает в качестве поставщика информации для экологического прогнозирования, *экологическое прогнозирование* позволяет провести *оптимизацию условий функционирования экосистем* (в первую очередь, с учетом безопасности жизнедеятельности), что, в свою очередь, обеспечивает *конструирование экосистем с заданными свойствами*. В настоящее время совокупность построенных и реализованных на ЭВМ моделей, действующих геоинформационных систем (ГИС) и экоинформационных систем (ЭИС), сервисных программ и другого ЭВМ-обеспечения уже создает хорошее поле деятельности и может трактоваться как вариант реализации принципов инженерной экологии. Становление методологии и методов инженерной экологии - это путь к достижению устойчивого развития, постулированного Рио-де-Жанейровскими соглашениями 1992 г.; иначе, по словам **Н. Винера** (Norbert Wiener), "мы столь радикально изменили нашу среду, что теперь для того, чтобы существовать в этой среде, мы должны изменить себя". Но на это у нас нет эволюционного времени...

6.1.2. Качество природной среды

Загрязнение природной среды происходит в результате *природных процессов* (например, вулканическая деятельность) и *изменений природы человеком*. В последнем случае различают следующие типы воздействий человека на окружающую природную среду [Реймерс, 1990]:

- **прямые** (непосредственное изменение природы в процессе хозяйственной деятельности; правда, не всегда планируемое и желаемое);

- **антропоические** (непосредственное воздействие людей как таковых);
- **антропогенные** (порожденные людьми и их хозяйственной деятельностью);
 - **аддитивные** (совокупные; например, химическое, электромагнитное и шумовое загрязнение атмосферы);
 - **кумулятивные** (накопление усиления воздействующего фактора; воздействие ионизирующего излучения на организм);
 - **синергическое** (эмерджентное (см. раздел 3.4); проявляется в увеличении или в уменьшении воздействия одного фактора при наличии воздействия других факторов (например, пониженное сопротивление организма к холоду при нефтяном загрязнении));
 - **опосредованные** (косвенные; непреднамеренное изменение природной среды в результате природных реакций на прямые воздействия; ущерб от таких воздействий бывает весьма велик (например, подтопление территорий при создании водохранилищ)).

Кроме того, все загрязнения природной среды делятся:

- на **физические**:
 - *тепловое загрязнение*;
 - *шумовое загрязнение*;
 - *радиационное* (действие ионизирующих излучений) и *радиоактивное загрязнение* (связанное с содержанием радионуклидов в среде);
 - *электромагнитное загрязнение*;
- **химические**;
- **биологические**:
 - *биотические* (биогенные) *загрязнения* (например, внедрение чужеродных видов; гребневик *Mnemiopsis leidyi*, хищное пелагическое животное, было перевезено в Черное море с восточного побережья Северной Америки в балластных водах танкеров; за несколько лет гребневик сильно размножился и истребил большую часть меропланктона - личинок и икринок беспозвоночных и рыб - в акватории всего Черного моря; по официальным статистическим данным, рыболовство несет здесь значительные потери, поскольку популяции промысловых рыб, а также популяции донных беспозвоночных, служащих кормом для рыб, в должной мере не пополняются);
 - *микробиологические* (микробные) *загрязнения*.

По масштабам распространения различают загрязнения:

- **глобальное** (фоновое-биосферное; например, загрязнение ДДТ);
- **региональное**;
- **локальное** (как правило, вокруг предприятия или другого источника загрязнения);
 - **компонентов биосферы** - атмосферы, вод, почвы и пр.

Загрязнение атмосферы

Загрязнение атмосферы происходит как *естественным* путем (пыль от выветривания и разрушения горных пород, лесные и торфяные пожары, испарения с поверхности морей и океанов, космическая пыль, аэропланктон и пр.), так и *искусственным* (попадание в атмосферу веществ техногенного и антропогенного происхождения; табл. 6.2).

Таблица 6.2

Основные источники загрязнения атмосферы, %

Отрасль	Россия	США	
Электроэнергетика	32	14	
Транспорт	26	60	
Металлургия	20	}	17
Химическая промышленность	5		
Производство нефти	5		
Производство бумаги	2		
Уничтожение отходов	10	9	

Источник: [Валова, 2001].

Основные загрязнители воздуха делятся:

▪ **на первичные:**

- взвеси, аэрозоли (дым, туман, смог и т. д.);
- углеводороды и другие летучие органические вещества;
- угарный газ CO;
- оксиды азота NO_x;
- сернистый газ SO₂;
- тяжелые металлы;

▪ **вторичные:**

- озон O₃;
- кислоты H₂SO₄, HNO₃.

По некоторым данным, за период научно-технической революции концентрация в атмосфере возросла: CO₂ - на 30%, CH₄ - на 145%, NO_x - на 15%.

Выбросы промышленных предприятий представлены двумя группами:

- **организованными выбросами** (дымовые трубы, вентиляционные системы и пр.);
- **неорганизованными выбросами** (к числу последних относятся и *выбросы от автотранспорта*, которые, особенно в крупных городах, становятся основным источником загрязнения атмосферы).

Самое общее представление о влиянии загрязнения атмосферы на здоровье населения дают табл. 6.3 и 6.4.

Таблица 6.3

Влияние основных атмосферных загрязнителей на организм человека

Загрязнитель	Воздействие
Диоксид серы	Раздражает бронхи, вызывает легочные и аллергические заболевания
Оксид углерода	Препятствует кислородному обмену в крови, поражает нервную систему, нарушает сердечную деятельность
Углеводороды	Способствуют развитию злокачественных новообразований (ЗНО)
Оксиды азота	Раздражают глаза и слизистые оболочки
Фтор	Поражает костную ткань
Свинец	Поражает нервную систему и костную ткань
Радиоактивные элементы	Вызывают ЗНО и врожденные уродства

Таблица 6.4

Количество загрязняющих веществ, приходящихся на человека в течение жизни (≈ 70 лет)

Вещество	Масса, кг
Оксид углерода	4200
Углеводороды	2800
Фториды	6,3
Фенол	2,1
Тяжелые металлы	1,0
Бенз(а)пирен	7,0

К числу факторов загрязнения атмосферы относятся *кислотные дожди* - рН атмосферной воды при наличии в атмосфере кислых газов (SO_2 , SO_3 , NO_x , HCl и др.) становится существенно меньше 5,6. Последствия выпадения кислотных дождей - деградация лесов, гибель гидробионтов, нарушение параметров почв, мобилизация тяжелых металлов в них и пр. Так, ущерб от кислотных дождей для лесного хозяйства Германии оценивается в 0,2 млрд долл. в год, для сельского хозяйства - 1 млрд долл. [Валова, 2001].

Наконец, укажем на изменение климата и на *парниковый эффект* (в первую очередь, за счет увеличения в атмосфере содержания углекислого газа) и *нарушение озонового слоя* (за счет роста в атмосфере содержания оксидов азота и фтор-хлор-углеводородов - например, фреонов).

В список из 36 городов с очень высоким уровнем загрязнения атмосферного воздуха, опубликованный Министерством природных ресурсов и экологии РФ в государственном докладе "О состоянии и об охране окружающей среды в Российской Федерации 2010 году", из Волжского бассейна вошли города (по алфавиту) Волгоград, Волжский, Дзержинск, Москва, Набережные Челны, Нижнекамск, Соликамск, Стерлитамак и Тверь. Рейтинг городов Волжского бассейна по индексу загрязнения атмосферы (ИЗА) представлен в табл. 6.5.

Таблица 6.5

Рейтинг городов Волжского бассейна по индексу загрязнения воздуха

Город	ИЗА	Место	Город	ИЗА	Место
Иваново	16,5	11	Набережные Челны	11,7	32
Волжский	14,0	14	Пермь	11,1	35
Новочебоксарск	13,9	16	Березняки	11,0	36
Соликамск	13,6	17	Волгоград	11,0	38
Владимир	13,4	19	Балаково	10,9	39
Чебоксары	13,1	20	Самара	9,2	62
Саратов	12,3	24	Сызрань	8,0	76
Нижнекамск	12,1	26	Тольятти	7,3	82
Стерлитамак	12,0	28	Новокуйбышевск	6,8	86

В 2013 г. Институт Блэкмиста (Blacksmith Institute; Нью-Йорк) опубликовал доклад "New Report Cites the World's Worst Polluted Places", в котором была представлена очередная версия списка самых загрязненных (воздух, вода, почва) мест на планете¹. Среди 10 самых грязных территорий мира названы две российские - Дзержинск (Волжский бассейн; один из крупнейших центров химической промышленности в СССР и России, в том числе производства химического оружия; тип загрязнения - многочисленные токсичные вещества) и Норильск (один из крупнейших в мире центров цветной металлургии; тип загрязнения - медь, оксиды никеля, другие тяжелые металлы, диоксид серы, фенолы).

Загрязнение вод

Основные экологические проблемы, связанные с загрязнением вод, следующие:

- уменьшение запасов пресной воды;
- загрязнение вод.

Гидросфера Земли возникла, по-видимому, более 4 млрд лет назад. Сейчас более 75% поверхности нашей планеты покрыто водой (более 360 млн км²). Общий запас воды оценивается величиной 1386 млн км³, в том числе пресной – 35 млн км³ (2,5%; причем 68,7% пресной воды содержится в ледниках и полярных шапках, 0,86% - в подземных льдах и 30,1% - пресные подземные воды) [Реймерс, 1990]. Таким образом, объем легкодоступной пресной воды примерно равен 100-110 тыс. км³. Мгновенный запас поверхностных пресных вод России оценивается в 28 тыс. км³, из них 23 тыс. км³ (82%) содержится в оз. Байкал (или 20% пресных поверхностных вод мира!).

Некоторое представление о характере водопотребления дает табл. 6.6.

¹ URL: <http://www.worstpolluted.org/2013-press-release.html>.

Таблица 6.6

Водопотребление по континентам

Континент	Среднегодовой сток рек, км ² /год	Водопотребление, % к стоку			
		1970 г.		2000 г.	
		Об-щее	В т. ч. безвоз-вратное	Об-щее	В т. ч. безвоз-вратное
Европа	3210	10,0	3,1	23,0	7,5
Азия	14 410	10,4	7,6	22,7	13,9
Африка	4570	2,8	2,2	8,3	5,5
Северная Америка	8200	6,6	2,0	15,8	3,4
Южная Америка	11 760	0,6	0,4	2,5	2,1
Австралия и Океания	2390	1,0	0,5	2,5	1,2
Всего	46 540	5,8	3,4	13,0	6,7

Вся вода, которую мы употребляем, изымается из кругооборота и возвращается, как правило, в той или иной степени загрязненной. Для снижения расхода пресной воды рекомендуется ряд достаточно общих мероприятий:

- уменьшить расход воды на бытовые нужды (на одного жителя в России приходится 400 и более литров в сутки, в странах Западной Европы - до 200 л/сут, в странах зоны пустынь - до 15-20 л/сут);
- уменьшить потери воды в водопроводно-канализационных системах;
- внедрять водооборотные системы;
- для технологических нужд шире использовать предварительно очищенные ливневые стоки;
- внедрять капельное орошение (в частности, в США на орошение расходуется до 80% пресной воды).

У нас в стране (для сравнения, речной сток - 4720 км³/год) водопотребление составляет примерно 6% возобновляемых водных ресурсов, доходя в некоторых регионах до 40%.

В 1994 г. в России из общего количества сточных вод (70 км³/год) доля нормативно очищенных сточных вод составляла лишь 9%, а 12% - сбрасывалось неочищенными вообще; по данным "Государственного доклада о состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2011 году", общий объем сбросов в поверхностные водоемы составил в 48 км³/год, доля нормативно очищенных сточных вод составила около 4%, сброс загрязненных сточных вод - 33%. Сходная картина наблюдается и во всем мире. Так, в устье р. Миссисипи (США) концентрация соединений азота оставалась неизменной (фоновой) до

1960 г. [Vitousek, 1994; Данилов-Данильян, Лосев, 2000], после чего начала стремительно (экспоненциально) расти и за четверть века увеличилась в 2,5 раза.

Последнее "географическое" открытие XX в. В Тихом океане быстро разрастается "суп из пластика" - плавающая полоса мусора, которая, по словам ученых, уже вдвое превышает по площади континентальную часть США. Десять лет назад, в 2004 г. "остров" весил примерно 3 млн т - это в 6 раз больше количества природного планктона и по размерам он тогда соответствовал территории Центральной Европы [Marks, Howden, 2008; Голованов, 2009].

Громадная куча плавучего мусора - фактически величайшая свалка планеты - держится на одном месте под влиянием подводных течений, имеющих завихрения. Полоса "супа" тянется от точки примерно в 500 морских милях от побережья Калифорнии через северную часть Тихого океана мимо Гавайев и едва не достигает отдаленной Японии (рис. 6.1). Американский предприниматель, яхтсмен-любитель и океанолог Чарльз Мур (Charles Moore) - первооткрыватель (в 1997 г.) этого "великого тихоокеанского мусорного пятна" (Great Pacific Garbage Patch), т. е. "круговорота-помойки" (trash vortex), - полагает, что в этом регионе кружат около 100 млн т плавучего хлама. Примерно 20% мусора составляет то, что выбрасывают с кораблей и нефтяных платформ; остальное попадает в океан с суши.

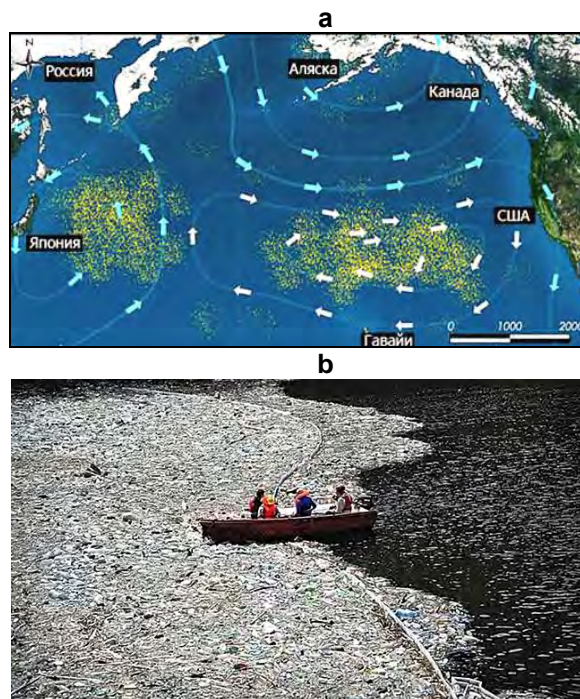


Рис. 6.1. Плавающая полоса мусора в Тихом океане:
а - схема расположения; б - "суп из пластика"

Источник: [Голованов, 2009].

В региональном аспекте продемонстрируем загрязнение водоемов на примере Самарской области (по данным "Государственного доклада о состоянии окружающей природной среды Самарской области за 2000 г."). Так, в природные водные объекты и на рельеф местности в 2000 г. было сброшено 0,887 км³ сточных вод, что на 4% больше, чем в 1999 г., и в 6 раз больше (на единицу площади), чем в среднем по России; при этом объем загрязненных сточных вод составил 75% (в том числе от предприятий жилищно-коммунального хозяйства 53% и от промышленности - 38%). В 2012 г. эти цифры выглядели следующим образом [Государственный доклад., 2013]: сброшено 0,585 км³ сточных вод (уменьшение в среднем на 5% в год), объем загрязненных сточных вод - 62%.

Загрязнение почв

Почвенный покров суши активно эксплуатируется (табл. 6.7) и также быстро деградирует, концентрации веществ в нем изменяются, как в воздухе и воде. Только за 20 лет (с 1970 г.) на сельскохозяйственных землях мира потеряно 480 млрд т верхнего слоя почвы, что эквивалентно всем пахотным почвам Индии. За этот же период пустыни расширились на 120 млн га, умеренному опустыниванию подверглись 1,5 млрд га пастбищ [Медоуз и др., 1994]. В качестве примера загрязнения почв назовем только одну цифру: на 1980 г. в СССР пестицидами было загрязнено около 40 млн га почв (около 1/6 всей пашни [Реймерс, 1990]).

Таблица 6.7

Степень освоения основных типов почв

Географические пояса и типы почв	Общая площадь, млн км ²	% освоения
Тропический пояс		
Почвы дождевых лесов - красные и желтые ферралитные почвы	25,9	7,4
Почвы сезонно-влажных ландшафтов - красные саванновые, черные слитые	17,6	12,6
Почвы полупустынь и пустынь	12,8	0,8
Субтропический пояс		
Почвы постоянно влажных лесов - красноземы, желтоземы	6,6	19,7
Почвы сезонно-влажных ландшафтов - коричневые и др.	8,6	25,6
Почвы полупустынь и пустынь	10,6	7,6

Окончание табл. 6.7

Географические пояса и типы почв	Общая площадь, млн км ²	% освоения
Суббореальный пояс		
Почвы лиственных лесов и прерий - бурые лесные и др.	6,1	33,4
Почвы степных ландшафтов - черноземы, каштановые	7,9	31,6
Почвы полупустынь и пустынь	7,9	1,3
Бореальный пояс		
Почвы хвойных и смешанных лесов - подзолистые, дерново-подзолистые	15,5	8,4
Почвы мерзлотно-таежных ландшафтов	8,2	-
Полярный пояс		
Почвы тундровых и арктических ландшафтов	5,7	-

Отходы

В природных экосистемах понятия "отходы" просто нет: круговорот веществ в природе разлагает и рециклирует все продукты жизнедеятельности отдельных составляющих экосистем. Рост численности населения и научно-технический прогресс привели к тому, что процесс "переработки" отходов "вышел из-под контроля" естественных экосистем [Калыгин, 2000]. Проблему усугубило производство все новых и новых веществ, которые не утилизируются в результате естественных процессов, что переводит отходы из них в категорию *отбросов*.

По агрегатному состоянию различают *твердые* (на 1980 г. количество твердых отходов в СССР оценивалось в 3,6 млрд т; по данным Росприроднадзора, в 2011 г. объем образования отходов производства и потребления в России составил 4,3 млрд т, что на 16,3% больше, чем в 2010 г., - столь значительное увеличение объема образовавшихся отходов по сравнению с предыдущими годами связано с более полным охватом отчитывающихся лиц; таким образом, за 20 лет количество твердых отходов на 1 км² выросло в 1,5 раза), *жидкие* и *газообразные* отходы (традиционно в категорию отходов не включают природное вещество, неявно используемое в технологических циклах - воздух, воду и т. п.). По видам различают *бытовые* (коммунальные), *сельскохозяйственные*, *строительные* и *промышленные* отходы (последние подразделяются на *возвратные* и *безвозвратные*).

Бытовые отходы - отходы, не утилизируемые в быту, это вещества, образующиеся в результате амортизации предметов быта и самой жизни людей. Количество твердых бытовых отходов (ТБО) неуклонно растет - за 25 лет с 1970 г. масса ТБО увеличилась более чем в 1,5 раза. Состав городских ТБО примерно таков [Валова, 2001]: бумага - 41%, пищевые отходы - 21%, стекло - 12%, металлолом - 11% (в том числе 1% алюминия), пластмассы и древесина - по 5%. Каж-

дый человек ежедневно производит примерно по 2 кг ТБО. Поэтому город с населением в 1 млн чел. должен быть готов к утилизации - переработке, захоронению, рекультивации (табл. 6.8) ежегодно 750-800 тыс. т бытовых отходов.

Таблица 6.8

**Соотношение технологий переработки ТБО
в развитых странах, %**

Страна	Технология переработки			
	Захоронение на полигонах и свалках	Сжигание	Переработка в удобрения	Прочие методы
США	84	15	-	1
Великобритания	90	9	1	-
Франция	55	35	10	-
Германия	78	20	2	-
Япония	57	40	2	1
Средние данные	72,8	23,8	3,0	0,4

Промышленные отходы - остатки сырья, материалов, полуфабрикатов и пр., образовавшиеся при производстве продукции или выполнении работ и утрачившие полностью или частично исходные потребительские свойства (табл. 6.9). КПД технологических цепочек "сырье - целевой продукт" редко превышает 10% (КПД угледобывающей промышленности - около 52%). Остальное - отходы. На предприятиях черной металлургии стран СНГ накоплено 400 млн т доменных и сталеплавильных шлаков, калийных удобрений, 500 млн т галитовых отходов, серной кислоты, 30 млн т пиритовых огарков. Много отходов дает энергетика; так, при работе на угле в течение суток ТЭС средней мощности (1 ГКвт) образуется 1 тыс. т шлака и золы; отвалы такой ТЭС растут со скоростью 1 га в год.

Таблица 6.9

**Предельно допустимые концентрации (ПДК) некоторых веществ:
а - в воздухе, мг/м³**

Вещество	Класс опасности	ПДК _{МР}	ПДК _{СС}	ПДК _{РЗ}
Бенз(а)пирен, мкг/100м ³	I	-	0,1	15
Сероводород	II	0,008	0,01	10
Аммиак	II	0,2	0,2	0,9
Фенол	II	0,01	0,01	5
Бензол	II	1,5	0,8	2,5
Формальдегид	II	0,035	0,012	0,5
Диоксид азота	II	0,085	0,04	0,7
Диоксид серы	III	0,5	0,05	10

Примечание. ПДК_{МР} - максимально разовая, ПДК_{СС} - среднесуточная, ПДК_{РЗ} - в рабочей зоне (ежедневно не более 8 ч).

в - в воде, мг/л

Вещество	Хозяйственно-бытовые источники	Рыбохозяйственные водоемы
Сульфат-анион	50	100
Железо	1	0,1
Анилин	0,1	0,001
Свинец	0,03	0,1
Медь	0,002	0,005
Фенол	0,001	0,001
Ртуть хлористая	0,000005	0,00001

с - в продуктах питания, мг/кг

Растительное сырье и пищевые продукты	Cd	Cu	Hg	Pb	Zn
Мука, кондитерские изделия	0,1	10	0,02	0,5	50
Хлеб	0,05	5	0,01	0,3	25
Соль поваренная	0,1	3	0,01	2	10
Сахар-песок	0,05	1	0,01	1	3
Орехи (ядро)	0,1	20	0,03	0,5	50
Конфеты	0,1	15	0,01	1	30
Какао-порошок и шоколад	0,5	50	0,1	1	70
Масло сливочное	0,03	0,5	0,03	0,1	5
Масло растительное	0,05		0,05	0,1	5
Овощи, фрукты и ягоды (свежие и свежемороженые)	0,03	5	0,02	0,4-0,5	10
Чай	1	100	0,1	10	
Яйца	0,01	3	0,02	0,3	50
Минеральные воды	0,01	1	0,005	0,1	5
Напитки на настоях и эссенциях	0,03	3	0,005	0,3	10

Радиоактивные отходы - неиспользуемые радиоактивные вещества, образующиеся при работе ядерных реакторов и при производстве и применении радиоактивных изотопов.

Проблема радиационной безопасности приобрела особое значение в мире после аварии в 1979 г. на АЭС "Три-Майл-Айленд" (Three Mile Island NPP; штат Пенсильвания, США), а у нас в стране - после чернобыльской катастрофы 26 апреля 1986 г. Этому способствовало, помимо масштаба радиационного загрязнения, совпадение ее с началом периода гласности, когда стало невозможно скрыть аварию и ее последствия от мировой и, в первую очередь, от отечественной общественности. Скажем, сравнивая с ней уральская (кыштымская) катастрофа, произошедшая 29 сентября 1957 г. на химкомбинате "Маяк", расположенном в закрытом городе "Челябинск-40", прошла в СССР практически незамеченной.

Еще в начале гонки атомного вооружения академик **А.Д. Сахаров** предупреждал об опасности ядерных испытаний. По его оценке, испытание в атмосфере атомной бомбы мощностью в 1 мегатонну уносит в конечном счете 10 тыс. человеческих жизней. Если эта печальная статистика верна, то 425 мегатонн ядерного оружия, взорванного до декабря 1962 г. на территории СССР, обошлось нам в более чем в 4 млн чел. Эти работы были опубликованы в открытой печати и хорошо известны специалистам. Но лишь чернобыльская катастрофа помогла осознать обывателю непосредственную опасность, которую для него лично представляет соседство мирного атома (рис. 6.2, 6.3).



Рис. 6.2. Мемориал памяти жертв Чернобыля (Митинское кладбище, Москва)



Рис. 6.3. День памяти жертв Чернобыля (Париж, 26 апреля 2010 г.)

На смену беспечности пришла радиофобия, подогреваемая политическими страстями. Однако безответственное отношение к радиационным отходам продолжает наблюдаться ([Розенберг, Краснощеков, 1996]). Так, в Твери радиоактивный шлак был использован для отсыпки дорожек на территории одной из воинских частей; в Нижнем Новгороде для отсыпки ул. Марата и Обухова использовался кирпич с уровнем радиации от 80 до 2200 мкр/ч; многочисленные локальные очаги радиоактивного загрязнения отмечены в Ульяновске и Димитровграде. В отвалах урановых месторождений в Калмыкии уровень радиации достигает до 400 мкр/ч (в 26 раз выше естественного фона), в Элисте выявлены бесхозные радиоактивные отвалы [Яблоков, 1992]. По-видимому, это не единственные случаи, поскольку разработка подобных месторождений, равно как и места захоронения отходов производства, были засекречены и сведения о них хранятся в основном в местных "преданиях". Существенную опасность могут представлять выброшенные на свалки, утерянные или растащенные источники радиоактивного излучения. Только за 8 лет в Москве сотрудниками Геоэкоцентра выявлено 765 участков локального радиоактивного загрязнения. Нередко это точечные, сложные для обнаружения источники.

Между тем оценка риска радиационного загрязнения, особенно при низких его уровнях, представляет для неспециалиста достаточно трудную задачу. Опасность радиационного воздействия зависит от многих факторов:

- от мощности излучения и его характера;
- проникающей способности;
- длительности воздействия;
- локализации источников излучения (вне и внутри организма);
- полученной дозы (разовой и суммарной);
- тропности отдельных радиоактивных элементов к тканям организма;
- распространенности радиационного облучения;
- приуроченности к отдельным органам; и пр.

Даже при относительно высоком радиоактивном загрязнении оценка его последствий возможна только статистическая - расчет риска возникновения того или иного заболевания на 1000 чел. При этом большую сложность составляет проблема "вычленения" эффекта радиационного поражения из комплекса других неблагоприятных факторов среды. В частности, по данным НКДАР при ООН (Научный комитет по действию атомной радиации ООН; United Nations Scientific Committee on the Effects of Atomic Radiation [UN SCEAR]), в результате облучения в дозе 1 грей:

- 2 чел. из тысячи умрут от лейкоза;
- 10 - от рака щитовидной железы;
- 5 - от рака молочной железы;
- несколько меньше - от рака легкого;
- рак других локализаций увеличивается на 1-2 случая на 1000 чел. [Радиация..., 1988].

Нет убедительных данных о влиянии радиации на частоту злокачественных заболеваний по Семипалатинскому полигону. Смертность в области от лейкозов, раковых заболеваний ниже (!), чем по республике в целом. И хотя в 1975-1985 гг. смертность от лейкозов в области увеличилась в 7 раз, рака органов дыхания - в 2 раза, с учетом вышесказанного, это увеличение нельзя однозначно отнести за счет радиации [Голубчиков, 1992; Булатов, 1993]. Так, имеются данные, что рост злокачественных новообразований в области связан прежде всего с применением ядохимикатов.

Аварии

Аварии¹, связанные с токсичными химическими веществами и радиоактивными материалами, могут произойти на предприятиях в любом регионе. Так, например:

- в 1976 г. произошла утечка диоксина в Севезо (Seveso, Ломбардия, Италия);

¹ К аварийным относятся ситуации, которые оказали, оказывают или могут оказать негативное воздействие на окружающую природную среду.

- в Китае в сентябре 1978 г. в результате аварии на химическом заводе в городе Сучжоу (провинция Цзянсу) в реку попали 28 т цианистого натрия. Этого количества достаточно, чтобы погибли 48 млн чел., однако газета "Чжунго цин-нянь бао" сообщила, что число жертв составило лишь 3 тыс;

- с 1980 по 1985 г. на американских предприятиях произошло 7928 аварий различной степени серьезности (данные Агентства по охране окружающей среды США);

- в 1984 г. в г. Мехико-Сити (Mexico City, Мексика) взорвались резервуары для хранения сжиженного газа, в результате чего погибло не менее 1000 чел.;

- 3 декабря 1984 г. в г. Бхопале (центральная часть Индии) на заводе пестицидов фирмы "Юнион карбайд - Union Carbide" произошла утечка более 40 т ядовитого газа метилизоцианата (токсичность в 2-3 раза выше, чем у фосгена) - погибло почти 18 тыс. чел.;

- 1 ноября 1986 г. в результате взрыва произошел крупный пожар на складах фармацевтической компании "Сандоз - Sandoz" в Базеле (Basel - третий по величине город Швейцарии), в результате чего произошел выброс 1 тыс. т химических веществ в Рейн.;

- 6 июля 1988 г. в Северном море на нефтяной платформе Piper Alpha прогремел взрыв. Эта авария признана одной из самых ужасных катастроф за всю историю нефтедобывающей отрасли. Piper Alpha стала единственной в мире полностью сгоревшей нефтедобывающей платформой (рис. 6.4). В результате утечки газа и последующего взрыва, а также из-за непродуманных и нерешительных действий персонала погибли 167 чел. из 226 находившихся в тот момент на платформе, только 59 выжили. Платформа принадлежала американской нефтяной компании Occidental Petroleum;



Рис. 6.4. Пожар на нефтяной платформе Piper Alpha

Источник: <http://www.vesti.ru/doc.html?id=1162374>.

- 13 ноября 2005 г. в Цзилине (Китай) произошел выброс бензола и нитробензола в р. Сунгари с дальнейшим распространением пятна по р. Амур; к утру 24 ноября отравленные воды достигли Харбина (380 км ниже по течению), город был отключен от водоснабжения.

Среди катастроф (аварий) мирового масштаба в качестве примера назовем только одну. Взрыв нефтяной платформы Deepwater Horizon - авария, произошедшая 20 апреля 2010 г. в 80 км от побережья штата Луизиана в Мексиканском заливе; по состоянию на 29 апреля нефтяное пятно достигло в окружности 965 км и находилось на расстоянии 34 км от побережья штата Луизиана. Это одна из крупнейших техногенных катастроф в мировой истории по негативному влиянию на экологическую обстановку. На данный момент она признана самой крупной утечкой нефти в открытый океан в истории США и, вероятно, в мировой истории.

Власти США опубликовали данные, согласно которым с момента аварии на нефтяной скважине компании British Petroleum (BP) в воды Мексиканского залива попало около 206 млн галлонов (960 млн л) нефти; 33 млн галлонов удалось собрать силами судов, находящихся на постоянном дежурстве в заливе, и другими способами сбора сырой нефти (рис. 6.5a,b). По состоянию на март 2012 г. расходы BP на очистные мероприятия и возмещение экономического ущерба пострадавшим в катастрофе гражданам, предприятиям и правительственным организациям составили 21 млрд долл.

Попадание сырой нефти в водный объект негативно воздействует как непосредственно на живые организмы, так и на их кормовую базу, и в целом на их условия обитания. Нефтяные пленки и сгустки покрывают тела живых организмов, в том числе птиц, млекопитающих, рыб, и др., нарушается их жизнедеятельность, нередко сопровождаясь гибелью животных. Попавшая в организм нефть может вызвать кровотечения, интоксикацию, нарушения кровотока. Пары от испарений нефти ведут к проблемам органов дыхания. Попавшие в организм нефть и продукты ее трансформации приводят к различным биологическим и клеточным изменениям, влияют на поведение особей. Наиболее чувствительны к воздействию нефти зоо- и фитопланктон, икра, личинки и молодь рыб. Влияние разлива нефти на беспозвоночных может длиться очень долгое время, многие годы¹.

По данным "Государственного доклада о состоянии окружающей природной среды Самарской области в 2000 г." было зарегистрировано 29 аварийных и залповых выбросов (сбросов), самыми крупными из которых были сброс в Вол-

¹ URL: <http://losttoys.info/novejshaya-geografiya-zemli>.

гу сточных вод г. Самары (5000 т; 5-30 января) и возгорание резервуаров с нефтепродуктами НГДУ "Сергиевскнефть" (выброс в атмосферу более 1000 т продуктов горения 14-20 марта указанного года).



а



б

Рис. 6.5. Загрязнение водной среды нефтепродуктами:

а - схема загрязнения Мексиканского залива;

б - сбор нефти

Источник: <http://www.lookatme.ru/flow/posts/science-techno/117459-noveyshaya-geografiya-zemli>.

При проведении операции по наполнению нефтепродуктами нефтеналивного танкера "Виктория", находящегося у причала нефтебазы в г. Октябрьске (Самарская область), 30 августа 2003 г. произошла утечка нефтепродуктов в акватории Саратовского водохранилища (около 3 т сырой нефти) в береговой части правобережья, где скорость воды достигает 0,8 м/с, грунт каменисто-песчаный. Это способствовало быстрому распространению нефтяного загрязнения вдоль правого берега. Общий ущерб биологическим ресурсам Саратовского водохранилища от этой аварии, рассчитанный по *официальным методикам* в ИЭВБ РАН (от гибели молоди рыб, от гибели гидробионтов, от частичной потери нерестовых площадей), оценен в размере **10,7 млн руб.** Однако эта цифра ущерба весьма далека от реальности (занижена), так как используемый метод расчета не учитывает сложность и многогранность биотических связей в экосистеме акватории, испытавшей нефтяное загрязнение. Последствия загрязнения во всем многообразии начнут проявляться через 2-3 года, что неизбежно заметно увеличит ущерб. Более того, лакуны в правовой базе *не позволили взыскать с виновника аварии даже этот ущерб.*

Жизнь ставит свои эксперименты... Через 6 лет (13 июля 2009 г.) практически на том же месте происходит авария нефтеналивной баржи "Бельский-75", принадлежащей компании "Саратов Танкер" (капитан, находясь на вахте, уснул и потерял управление); в Волгу (Саратовское водохранилище) поступает, по официальным данным, около 9,5 т мазута (всего на судне находилось 3 тыс. т мазута). Отдельные пятна мазута были обнаружены ниже по течению от места аварии на расстоянии 5 км и далее, размер пятен достигал 2 м, прибрежная зона на этом расстоянии была покрыта слоем мазута шириной около 30 см. Общий ущерб биологическим ресурсам Саратовского водохранилища от этой аварии оценен в **9,5 млн руб.**

Среди 8 крупнейших промышленных аварий в России с 1950 г. [Лосев и др., 1993] 5 произошли в Волжском бассейне:

- 1987 г. - аварийный выброс 5 т фенолов металлургическим комбинатом в г. Череповце (загрязнение 95 тыс. га Рыбинского водохранилища, образование 100 км подводного фенольного шлейфа);
- 1988 г. - взрыв вагонов со взрывчаткой в г. Арзамасе (погибло 88 чел., ранено более 200, большие разрушения);
- 1989 г. - взрыв на продуктопроводе под г. Уфой (гибель более 300 чел., ранено более 800);
- 1989 г. - прорыв городских очистных сооружений в г. Орле (аварийный сброс около 150 тыс. м³ нечистот в р. Оку);

- 1990 г. - взрыв на химпредприятиях г. Уфы (обширные зоны загрязнения атмосферы, отравление фенолами питьевых вод).

К приведенному списку можно добавить:

- 1986 г. - чернобыльская катастрофа (на территории Волжского бассейна 2 области с загрязнением почв цезием-137 с плотностью до 15 кюри/км² и 12 областей - до 5 кюри/км²);

- 1995 г. - авария на нефтепроводе в Башкортостане (в р. Белую, по разным оценкам, попало от 60 до 2000 т нефти);

- 2005 г. - год лесных пожаров в России; только за три летних месяца в России было зарегистрировано свыше 200 крупнейших пожаров (в Москве и в Подмосковье горели торфяники, площадь пожаров составила 45 тыс. га).

- 2010 г. - еще один год лесных пожаров в Центральной России; пожарами охвачено более 200 тыс. га в 20 субъектах Российской Федерации; называются следующие основные причины сильных пожаров: продолжительная жара (засуха началась местами еще в мае) и слабая работа государственной лесной охраны, фактическая бесхозность и беспризорность больших участков леса.

Таким образом, техногенные аварии вносят существенный вклад в ухудшение качества окружающей природной среды; следовательно, необходима разработка методологии оценки технологий и их риска, требуется формирование системы мониторинга.

Повторим:

1. Назовите четыре составляющих инженерной экологии.
2. Назовите основные типы загрязнения природной среды по масштабам их распространения.
3. Все загрязнения природной среды делятся на следующие типы:
a) биологические; b) ветеринарные; c) географические; d) исторические; e) медицинские; f) сельскохозяйственные; g) физические; h) химические.

Темы для дискуссий

- Отходы - в доходы.
- Аварии и техногенные катастрофы - основные причины (см.: [Енджиевский, Терешкова, 2013]).
- Истощение и загрязнение почв: по В.В. Докучаеву: "Чернозем для России дороже всякой нефти..."

6.2. Экологическое право (лекция № 22)

Экологическое право¹ представляет собой совокупность правовых норм, регулирующих общественные отношения в сфере взаимодействия общества и природы в интересах сохранения и рационального использования окружающей природной среды для настоящих и будущих поколений людей.

Развитие юридического регулирования природопользования в России привело к возникновению в начале второй половины XX в. двух самостоятельных, в определенной степени, отраслей права: природно-ресурсного и природоохранного. *Природно-ресурсное право* касалось, прежде всего, ограничений хозяйственной деятельности, направленных на лимитирование изъятия, сохранение репродуктивного потенциала используемых ресурсов и на содействие их восстановлению, на предотвращение ущерба иным природным ресурсам. *Природоохранное право* формировалось как механизм сохранения отдельных территорий, возобновления подорванных эксплуатацией ресурсов (прежде всего, мест обитаний животных), ограничения использования охраняемых лесов. Наконец, третья составляющая экоправа - это *экологизированные нормы других отраслей права* (рис. 6.6) [Боголюбов, 2010, с. 10].

Все юристы-экологи совершенно справедливо подчеркивают, что природно-ресурсное право включает в себя как обязательный компонент и элементы природоохранного. Но реализация последних затруднена тем, что природопользователь, преследующий свои экономические интересы, всячески уклоняется от проведения любой природоохранной деятельности, существенно удорожающей производство. Государственные, общечеловеческие интересы *экологизации природопользования* уходят на задний план, когда речь идет о прибыли. Не эффективны и экономические меры, если они не наступают неотвратимо за каждым нарушением или же не ставят производителя на грань разорения, - они должны превышать полученные в результате правонарушения выгоды.

¹ **Г.П. Краснощеков** справедливо считал, что понятие "экологическое право" возникло во времена "застоя", когда термин "окружающая среда" вызывал определенное раздражение партийных чиновников [Краснощеков, 2000б, 2003; Краснощеков, Розенберг, 2000; Розенберг, 2003]. Можно предположить, что перенос акцентов (хотя бы и временно) с остро социальных проблем окружающей среды, непосредственно затрагивающих хозяйственную деятельность, в научную сферу, в не совсем понятную в то время даже для многих биологов область экологии, устраивал власти. Название получилось красивым, но не корректным: экология - это наука, следовательно, в этом контексте *экологическое право* - отрасль права, регулирующая отношения к науке (ведь нет геологического, гидрологического права, почвоведческого права и т. д. - есть право горное, водное право, земельное право и пр.). Если принять, что объектом исследования экологии являются экосистемы и биосфера (см. "Введение в предмет" [Вальтер, 1982, с. 150]), то по аналогии следует говорить о *биосферном праве*, или об *экоправе*.

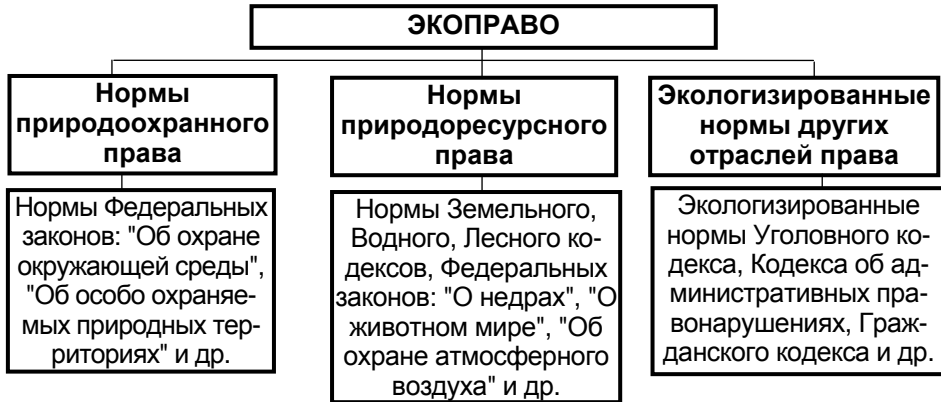


Рис. 6.6. Структура экоправа

Источник: [Боголюбов, 2010, с. 479].

Еще в начале XX в. швейцарский натуралист **П. Саразин** (инициатор Первого международного совещания по охране природы, Берн, Швейцария, 4-6 ноября 1913 г.) писал: "Природа не знает политических границ, и ее охрана не может ограничиваться какими-либо отдельными государствами. Охранить живую красоту всего земного шара от грозящего ей уничтожения является задачей столько же национальной, сколько и международной охраны природы. Соревнование наций должно разгореться и здесь, и та нация, которая в пределах своей страны сумеет создать что-либо большее для охраны своей природы, тем самым много сделает и для мировой охраны природы" [Саразин, 1915, с. 17], но далее ученый подчеркивал, что участь диких местностей предрешена распространением акционерных компаний, "которым необходимо заботиться о высоких дивидендах, какой бы ценой они ни покупались"¹. Стимул жизни более жесток, чем равнодушие и бесхозяйственность.



Поль Саразин (Paul Benedict Sarasin, 1856-1929)

В системе экоправа России принято выделять: *общую* (положения, обслуживающие институты особенной части), *особенную* (институты, имеющие целевое назначение в силу специфики объекта [предмета использования или охраны]) и *специальную части* (экология и космос, международное экологическое право, сравнительное экологическое право и пр. [Колбасов, 1976; Петров, Гусев, 1979; Ерофеев, 1992; Петров, 1996; Боголюбов, 2010 и др.]².

¹ Цит. по: [Вайнер, 1991, с. 37-38].

² URL: [https://ru.wikipedia.org/wiki/ Экологическое_право](https://ru.wikipedia.org/wiki/Экологическое_право).

Общая часть характеризует такие институты, как:

- право собственности на природные объекты;
- право природопользования;
- государственное регулирование природопользования и охраны окружающей среды;
- эколого-правовая ответственность.

Особенная часть включает себя:

- эколого-правовой режим использования природных объектов - землепользования, недропользования, водопользования, лесопользования, пользования животным миром и пр.;
- эколого-правовую охрану (защиту) отдельных компонентов природной среды - атмосферного воздуха, водных и других природных объектов, в том числе ООПТ;
- эколого-правовой режим и охрану природно-антропогенных систем - объектов сельского хозяйства, населенных пунктов, рекреационных и лечебно-оздоровительных зон; правовое регулирование обращения с отходами производства и потребления и т. д.

Специальная часть экологического права посвящается основным чертам международной правовой охраны окружающей природной среды, сравнительно-правовому анализу отечественного и зарубежного экологического права.

6.2.1. Из истории экоправа в России

"Календарь событий по охране природы" [Розенберг, Краснощеков, 2007] уже в самом начале содержит некоторые элементы природоохранного (природно-ресурсного) права. Например, царь **Хаммурапи** (Древний Вавилон, 1792-1750 гг. до н. э.) издает первый из известных законов об охране природы - закон об охране лесов. Естественно, эти первые указы были направлены на охрану ресурсов, а не на охрану природы, что можно наблюдать вплоть до XVIII в. Поэтому неверным было бы, на наш взгляд, начинать историю экоправа России, например, с 1917 г. (с Декрета "О земле"): любой юридический акт не появился спонтанно, без причинно-следственной связи с проблемами развития общества, с которыми оно сталкивается и пытается разрешить хотя бы в форме обычных правил поведения, выраженных в устной форме [Краснощеков, 2000б]. Ведь обычаи тоже являются источниками права в широком смысле.

Самым ранним (из дошедших до нас) известным российским правовым документом, в котором регулируется природопользование (речи о сохранении природных ресурсов в нем не велось), является "Русская Правда"¹. Приведем цитаты из нее:

- 69. Аже украдет кто бобръ, то 12 гривенъ (Если кто украдет бобра, то заплатит 12 гривен).

¹ Сборник правовых норм Киевской Руси (XI в.); первооткрывателем "Русской Правды" является **В.Н. Татищев**, обнаруживший один из ее вариантов - Краткую редакцию.

- 73. Аже дубь подотнеть знаменьныи или межъныи, то 12 гривенъ продаж (Ес-ли подрубит дуб со знаком собственности или межевой, то 12 гривен штрафа князю).
- 75. А се о борти (улей в дупле или колоде. - Авт.). Аже борть подътнеть, то 3 гривны продаж, а за дерево пол гривны (А это о борти. Если борть подру-бит, то 3 гривны штрафа князю, а за дерево - полгривны)¹.

Регламентация природопользования на Руси получила дальнейшее развитие (табл. 6.10).

Таблица 6.10

Документы по природопользованию XIV-XVII вв.

Уставные и жалованные грамоты	Великий князь Московский и Владимирский Василий I Дмитриевич (1371-1425)	Запретил своим рыболовам ловить рыбу в озерах Константиновского монастыря
	Удельный князь Верейский и Белоозерский Михаил Андреевич (1432-1486)	Пожаловал Кириллову монастырю монопольное право рыбной ловли в Уломском озере
	Великий князь Московский и Владимирский Василий III Иванович (1479-1533)	1530 г. На определенных территориях был снят запрет на вырубку леса посторонними в частных владениях, если он шел на выварку соли
Указы	Царь Иван IV Грозный (1530-1584)	Указ 1563 г. о запрете использования леса на берегах Двины с целью защиты от наводнений: <i>"того лесу не чистить и дров не сечи и лык не драть"</i> . Указ 1571 г. о заповедовании засечных лесов, <i>"чтобы не было троп и дорог"</i> (за посещение предусмотрена смертная казнь)
	Царь Алексей Михайлович Тишайший (1629-1676). Издал 67 "природоохран-ных" указов	Указ 1653 г. о запрете добычи выдры и бобра при помощи капканов. Указ 1669 г. о регулировании рыбной ловли. Указ 1672 г. о запрете соколиной и псовой охоты (за исключением царской) в Подмоскowie. Указ 1676 г., регламентировавший рыбодобычу в Плещеевом озере (запрещен лов мелкой сельди, большими неводами, предусматривались временные запреты; нарушителей ждала смертная казнь)
Соборное уложение 1649 г. (памятник русского права XVII в.)	Свод законов Московского государства, регулирующих различные области жизни	Многие локальные природопользовательские акты были сведены воедино

¹ URL: <http://lib.pushkinskijdom.ru/Default.aspx?tabid=4947>.

В рассматриваемый исторический период преждевременно говорить о правовой охране природы как о таковой: роль государства сводилась лишь к защите владельческих прав на природные объекты. Экоправо в России в полном соответствии с современным его пониманием появилось при правлении **Петра I Великого** (1672-1725, годы правления - 1682-1725); всего тогда было принято более 60 указов:

- указ 1701 г. "О нечистке под пашню лесов по рекам, по коим леса гонят в Москву, а чистить их в 30 верстах выше";

- указ 1703 г. о запретных лесах: "за дуб, буде хоть одно дерево срубит, также и за многую заповедных лесов посечку, учинена будет смертная казнь"; заповеданы природоохранные леса (50 верст по берегам крупных рек, 20 - остальных; запрет отменен в 1782 г. и вновь введен в 1985 г. в пределах 500 м);

- устав о рыбной ловле, запрещающий хищнические способы добычи;

- указ 1712 г. о сохранении почвенного покрова при рубке лесов;

- указ об охране лесов от пожаров;

- указ о санитарном состоянии городов: "не оставлять на улицах навоз, мертвечину и всякий скаредный помет", обязательный вывоз нечистот москвичами со своих дворов - за неисполнение "бить батоги несчадно и убрать навоз", запрет вываливать мусор на лед Невы (за нарушение - каторжные работы), попреждать зеленые посадки в городах (наказание - кнут и каторга);

- указ 1718 г. об охране чистоты водоемов;

- в 1719 г. создана Вальдмейстерская канцелярия при коллегии морского ведомства (при Адмиралтействе) для управления лесами;

- иногда Петр отменял свои строгие запреты [Филоненко, 1993]. Так, воевода Уфимской провинции **Иван Бахметьев** в донесении государю решил указать, что по объявлении башкирцам и другим иноверцам царя указа "О заповедных лесах" от 17 июня 1719 г. выяснилось: заповедуемые дуб и сосна им жизненно необходимы - именно из дуба и сосны они изготавливают борты, а только из доходов от пчеловодства башкирцы платят ясак в государеву казну. По получении этого донесения Петр немедленно издал новый указ, разрешающий жителям Уфимской, Сибирской и Астраханской губерний рубить свободно леса в местах, удаленных от корабельных заготовок.

Императрица **Екатерина II** (1729-1796; годы правления - 1762-1796) приняла:

- закон об охоте 1763 г. - запрещение охоты с 1 марта по 29 июня (за исключением хищников); регламентированные сроки сохранялись в России до Октябрьской революции 1917 г.;

- регламент лесопользования, предписывавший беречь лес от скота, гнать смолу из пней и корней, использовать для изготовления поташа второсортную древесину, а для заготовки дров - ветровал и бурелом.

Император **Александр I** (1777-1825; годы правления - 1801-1825) издал:

- указ "О правилах устройства городов и селений (с примечаниями о дорогах, деревнях и городах)" (13 декабря 1817 г. [Полное собрание..., 1830, т. 34, с. 910-912]):

- "пункт 20: В Губерниях, где есть леса, заводить на дорогах аллеи с канавками в два ряда, сажая одно дерево от другого на 2 сажени (4,26 метра) расстояния. Употреблять же на сие: липу, осину, березу, тополь и другое вблизи растущее дерево;

- пункт 21: В таком случае, если леса отдалены от дороги, заводить аллеи из ивняка, именуемого в иных местах лозюю;

- пункт 22: В местах же степных, для указания во время зимнее дороги, устроить на каждых 100 саженой (213 метрах) знаки, смотря по удобности, то есть каменные ли, глиняные или насыпанные из земли с обкладкою дерном;

- пункт 47: Публичные сады содержать в чистоте. Желательно, *чтобы каждый губернский город, подобно некоторым малороссийским*, имел таковые у себя" (курсив наш. - Авт.);

- первый Лесной устав России 1802 г.; после длительного перерыва в 1905 г. принят второй Лесной устав, в 1913 г. - третий, последний в истории дореволюционной России, Лесной устав, который состоял из 481 статьи, объединенных в шесть разделов:

- 1 - о сбережении и охране лесов;

- 2 - о лесах казенных;

- 3 - о государственных лесах, в непосредственном распоряжении Лесного ведомства не состоящих;

- 4 - о лесах частновладельческих;

- 5 - о лесах въезжих, общих и спорных;

- 6 - об ответственности за нарушение Постановлений о лесах.

При императоре **Александре III** (1868-1918; годы правления - 1881-1894) 4 апреля 1888 г. был принят Лесоохранительный закон, согласно которому за выдачу порубочного билета предусматривалась плата в 25 руб., шедшая на лесовосстановительные работы. В 1893 г. вышел очередной закон о сохранении лесистости в степной и лесостепных зонах, который можно назвать полноценным экологическим законом, так как в нем констатировалась ландшафтнообразующая и климаторегулирующая роль леса. Принятые Лесоохранительный закон и Лесной устав 1913 г., входившие в Свод законов Российской империи, предусматривали

вмешательство государства в права частного собственника, запрещение бесконтрольного использования леса, право государства на экспроприацию лесов у тех лесовладельцев, которые нарушают законодательство.

Первым (после Октябрьской революции 1917 г.) нормативно-правовым актом новой России по регулированию внутренних отношений в стране явился Декрет от 26 октября (9 ноября) 1917 г. "О земле". Он хоть и носил, главным образом, экономический характер, но уже заложил основу для экологических отношений, так как устанавливал изъятие земли из товарных отношений, а значит, и определял условия для охраны земель [Ерофеев, 1992]. "Процесс пошел", и были приняты документы эколого-правовой направленности (хотя нельзя говорить о системном характере этой деятельности):

- Декрет от 27 мая 1918 г. "О лесах";
- Декрет от 27 мая 1919 г. "О сроках охоты и праве на охотничье оружие";
- Декрет от 30 апреля 1919 г. "О недрах земли";
- Декрет от 23 июня 1921 г. "Об управлении лечебными местностями (курортами) общегосударственного значения";
- Декрет от 16 сентября 1921 г. "Об охране памятников природы, садов и парков" и др.

Б.В. Ерофеев утверждает, что формирование экологического права прошло в СССР три основных этапа:

- период возникновения, становления и развития экологического права в рамках земельного права;
- период развития экологического права в рамках природно-ресурсных отраслей;
- современный период развития экологического права, его выход за рамки природно-ресурсных отраслей.

Первый этап охватывал 1917-1968 гг. до принятия Основ земельного законодательства, в которых статьей второй были "отпочкованы" иные природно-ресурсные отрасли (горные, лесные, водные). *Второй этап* - с 1968 по 1987 г., когда создаются многочисленные законодательные акты, вовлекающие в сферу регулирования и экологические связи природных объектов (Закон об охране атмосферного воздуха, Закон об использовании и охране животного мира). *Третий период* начинается с 1988 г., в котором коллективно признано наличие экологического права как правовой общности, когда было издано первое пособие по советскому экологическому праву.

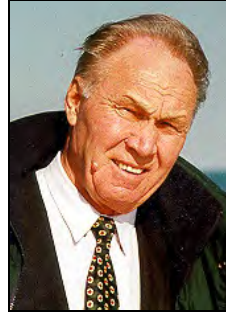
Другие авторы (например, **В.В. Петров, О.С. Колбасов, С.А. Боголюбов и др.**) выделяют шесть периодов экологического законодательства в СССР:



**Борис
Владимирович
Ерофеев**
(г. р. 1923)



**Владислав
Васильевич
Петров**
(1929 - 1995)



**Олег
Степанович
Колбасов**
(1927 - 2000)



**Сергей
Александрович
Боголюбов**
(г. р. 1936)

- 1917-1922 гг. - возникновение и становление законодательных актов об охране и использовании природных ресурсов;
- 1922-1957 гг. - активное развитие союзного законодательства природно-ресурсного направления;
- 1957-1963 гг. - принятие во всех республиках СССР законов об охране природы - новой формы природоохранительного законодательства, принятие Закона РСФСР об охране природы в РСФСР от 26 октября 1960 г.;
- 1968-1980 гг. - кодификация союзного и республиканского законодательства о земле, недрах, водах, лесах, животном мире, атмосферном воздухе;



**Федор Тимофеевич
Моргун**
(1924 - 2008)

- 1985-1990 гг. - попытка перестроить общественные отношения в охране природы и рациональном использовании природных ресурсов, разработать закон об охране природы в СССР и создать специальные органы управления в СССР и республиках (в частности, 18 января 1988 г. создан Государственный комитет СССР по охране природы, первый председатель комитета - **Ф.Т. Моргун**);

- 1990-1991 гг. - принятие Закона РСФСР 1991 г. "Об охране окружающей природной среды".

С 1991 г. начался современный этап формирования экологического права в обновленной России, которое развивается с учетом следующих факторов [Семьянова, 2005]:

- кризисного состояния окружающей среды в стране и общественных потребностей в восстановлении благоприятной окружающей среды;
- дефектов, фрагментарности и пробелов ("лакун") существующего экологического законодательства;
- перехода на рыночные отношения в экономике и, как следствие, перемещения центра тяжести с государственного управления природопользованием и охраной окружающей среды на рыночные инструменты решения экологических проблем;

- перспектив создания правового и социального государства;
- мирового опыта в регулировании взаимоотношений общества и природы посредством внутреннего и международного экологического права.



Алексей Максимович

Ковальчук

(1928 - 2014)

Министерство природных ресурсов и экологии РФ [с 2012 г. возглавляет С.Е. Донской).

Государственный комитет РСФСР по охране природы был создан 17 марта 1988 г., первый председатель комитета - А.М. Ковальчук; далее комитет менял названия и руководителей: Государственный комитет РСФСР по экологии и природопользованию (руководитель **И.Т. Гаврилов**); Министерство экологии и природопользования РСФСР (руководители **И.Т. Гаврилов, В.И. Данилов-Данильян**); Министерство охраны окружающей среды и природных ресурсов РФ, Государственный комитет РФ по охране окружающей среды (руководитель В.И. Данилов-Данильян); Министерство природных ресурсов РФ (руководители В.П. Орлов, В.Ю. Некрутенко, Б.А. Яцкевич, В.Г. Артюхов, Ю.П. Трутнев), Министерство природных ресурсов и экологии РФ [с 2012 г. возглавляет С.Е.

6.2.2. Предмет и методы регулирования экоправа

При формировании норм права юристы опираются на знания естественных, технических и общественных наук, учитывая социальные процессы и возможность их развития, степень воздействия общественного производства на окружающую среду. Изучая экоправо, следует помнить, что эта отрасль является сложной по своей структуре, включает в себя нормы права других его отраслей (например, гражданское, финансовое, административное, уголовное, земельное, водное право и др.).

Происшедшие и происходящие изменения в экономике и социальной сфере России существенно повлияли на понятийный аппарат экоправа и его структуру (рис. 6.7). Изменение формы собственности на природные объекты и ресурсы природы, а также сам подход к терминам экологического права значительно расширили представление о нем как о научной и учебной дисциплине. Эколого-правовая наука обогатилась новыми понятиями и терминами [Краснощечков, 2003]. Рассматривая различные точки зрения по этой проблеме, отметим, что более четко определены природно-ресурсные и природоохранные отношения. Недостаточно изучены в экологическом праве функции экологической стороны природопользования и некоторые другие, связанные с обеспечением экологизации законодательства, а также функции многообразных внутренних и внешних экологических связей в природе.



Рис. 6.7. Структура экологического законодательства России

Источник: [Боголюбов, 2010, с. 481].

Предметом любой отрасли права всегда являются конкретные общественные отношения, урегулированные нормами права, которые обладают внутренним единством и определенной самостоятельностью, составляя единообразные правовые нормы. Это основа, стержень для объединения регулируемых экологических отношений, составляющий предмет отрасли права.

Определяя *предмет экологического права*, В.В. Петров представляет его в виде общественных отношений в области взаимодействия общества и природы [Петров, 1996]. В дальнейшем исследователь делит их на две группы: отраслевые и комплексные. По его мнению, *отраслевые экологические отношения* - это отношения по охране земель, недр, лесов, вод, животного мира и атмосферного воздуха. Ко второй группе отношений Петров причисляет *комплексные экологические отношения*, которые регулируют охрану природных территорий, комплексов, природно-заповедного фонда, лечебно-оздоровительных, рекреационных, санитарных и иных зон. Во взаимодействии отраслевых и комплексных отношений экологическое право решает задачи обеспечения качества природной среды.

Б.В. Ерофеев характеризует предмет экологического права как общественные отношения особой природы, которые касаются не столько самих при-

родных объектов, сколько внутренних и внешних связей этих объектов, их свойств, состояний, процессов, происходящих в них [Ерофеев, 1992]. В то же время, подчеркивая самостоятельность экологического права, исследователь указывает на условия, которые, по его мнению, обязательны для любой отрасли права:

- наличие государственного интереса в создании такой отрасли;
- четкое выражение специфики регулирования общественных отношений, составляющих предмет самостоятельного регулирования;
- потребность в особом методе правового регулирования;
- наличие либо потребность в особых источниках права.

Следующими элементами, характеризующими экологическое право, являются **методы правового регулирования** как соответствующий способ воздействия на участников общественных отношений. Как и предмет экологического права, методы правового регулирования играют немаловажную роль в разграничении отраслей права. Правда, среди ученых экологов-юристов нет единого мнения по определению методов экологического права. Некоторые авторы признают только один метод правового регулирования, другие полагают, что в одной отрасли права могут применяться несколько методов (административно-правовой, гражданско-правовой и экономический методы).

Административно-правовой метод регулирования сводится к установлению предписания, дозволения, запрета и обеспечения государственного принуждения к определенному поведению и исполнению правовых предписаний. Отличительной особенностью административно-правовых отношений в экологическом праве является деятельность специально уполномоченных органов государства. Административно-правовой метод используется для обеспечения порядка управления, и поэтому положения субъектов права неравные, так как эти отношения состоят из власти и подчинения. Наиболее четко данный метод проявляется в правоотношениях, возникающих между государственными органами управления и отдельными природопользователями - водопользователями, землепользователями. Стратегическое назначение этого метода состоит в том, чтобы обеспечить согласованное соотношение экономических и экологических интересов общества, сохранить прогрессивное развитие производственных отношений и улучшение окружающей среды.

Гражданско-правовой метод регулирования, как правило, основывается на равенстве сторон регулирования экологических отношений. Заключая договоры на право собственности, пользование, владение природными ресурсами, стороны исходят из своих интересов, определяя свои права и обязанности, закрепленные законодательством.

В настоящее время в России действует *экономический метод*, на основе которого установлена плата за пользование природными ресурсами, за загрязнение природной среды. Стимулирование отдельных предприятий, рационально ис-

пользующих природные ресурсы, также является экономическим методом регулирования природопользования.

Вопросы политики, экономики и экологии тесно взаимосвязаны и влияют друг на друга. Развитие науки зависит от тенденций в законодательстве и наоборот. Только при комплексном изучении всех этих вопросов одновременно можно дождаться положительного эффекта, исключения ошибок, расстановки правильных приоритетов. В рамках "Экологической доктрины Российской Федерации" (распоряжение Правительства РФ от 31 августа 2002 г. № 1225-р) отмечена задача *создания эффективного правового механизма обеспечения сохранения природной среды и экологической безопасности*, а также совершенствования правоприменительной практики в целях обеспечения адекватной ответственности за экологические правонарушения и ее неотвратимости, для чего необходимо устранить противоречия между природно-ресурсными и природоохранными нормами законодательства Российской Федерации, а также между законодательством в области охраны окружающей среды и нормами иных отраслей права.

Повторим:

1. Что представляет собой экоправо?
2. Кто заложил основы экологического права в России в соответствии с современным его пониманием?
3. Назовите этапы формирования экологического права (по Ерофееву, по Петрову...).
4. Чем отличаются экологические права граждан от экологических прав общественных организаций? (см.: [Боголюбов, 2010, с. 171-193]).

Темы для дискуссий:

- Наши права и обязанности при рациональном природопользовании сквозь призму экоправа.
- Статус министерства (комитета, агентства) по охране окружающей среды и природных ресурсов: региональный, при Правительстве, при Президенте РФ?
- Методы правового регулирования и их воздействия на участников общественных отношений.

Основные федеральные природоохранные нормативные и правовые акты России

- Конституция Российской Федерации: [принята всенародным голосованием 12.12.1993; с учетом поправок, внесенных законами РФ о поправках к Конституции РФ от 30.12.2008 № 6-ФКЗ, 30.12.2008 № 7-ФКЗ, 05.02.2014 № 2-ФКЗ, 21.07.2014 № 11-ФКЗ]. Доступ из справ.-правовой системы "Консультант Плюс". Статья 42: Каждый имеет право на благоприятную окружающую среду, достоверную информацию о ее состоянии и на возмещение ущерба, причиненного его здоровью или имуществу экологическим правонарушением.

- Экологическая доктрина Российской Федерации: [одобрена распоряжением Правительства РФ от 31.08.2002 № 1225-р]. Доступ из справ.-правовой системы "Консультант Плюс".
- Об охране окружающей среды: федер. закон от 10.01.2002 № 7-ФЗ: [ред. от 29.12.2015]. URL: <http://docs.cntd.ru/document/901808297>.
- Об охране атмосферного воздуха: федер. закон от 04.05.1999 № 96-ФЗ: [ред. от 13.07.2015]. URL: <http://docs.cntd.ru/document/901732276>.
- Об экологической экспертизе: федер. закон от 23.11.1995 № 174-ФЗ: [ред. от 29.12.2015]. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_8515.
- О санитарно-эпидемиологическом благополучии населения: федер. закон от 30.03.1999 № 52-ФЗ: [ред. от 28.11.2015]. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_law_22481.
- Об особо охраняемых природных территориях: федер. закон от 14.03.1995 № 33-ФЗ: [ред. от 13.07.2015]. URL: <http://base.garant.ru/10107990/#help>.
- О ратификации рамочной Конвенции ООН об изменении климата: федер. закон от 04.11.1994 № 34-ФЗ. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_15721.
- О защите населения и территорий от чрезвычайных ситуаций техногенного характера: федер. закон от 21.12.1994 № 68-ФЗ: [ред. от 30.12.2015]. URL: <http://base.garant.ru/10107960/#help>.
- О животном мире: федер. закон от 24.04.1995 № 52-ФЗ: [ред. от 13.07.2015]. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_law_6542.
- О радиационной безопасности населения: федер. закон от 09.01.1996 № 3-ФЗ: [ред. от 19.07.2011]. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_law_8797.
- Об отходах производства и потребления: федер. закон от 24.06.1998 № 89-ФЗ: [ред. от 29.12.2015]. URL: <http://docs.cntd.ru/document/901711591>.
- О недрах: федер. закон от 21.02.1992 № 2395-1: [в ред. Федер. закона от 03.03.1995 № 27-ФЗ от 01.01.2016]. URL: <http://docs.cntd.ru/document/9003403>.
- О континентальном шельфе: федер. закон от 30.11.1995 № 187-ФЗ: [ред. от 02.05.2015]. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_law_8560.
- Земельный кодекс Российской Федерации: федер. закон от 25.10.2001 № 136-ФЗ: [ред. от 01.01.2016]. URL : http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_33773.
- Водный кодекс Российской Федерации: федер. закон от 03.06.2006 № 74-ФЗ: [ред. от 01.01.2016]. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_60683.
- Лесной кодекс Российской Федерации: 04.12.2006 № 200-ФЗ: [ред. от 01.01.2016]. URL: http://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_64299.

6.3. Медицинская экология (экологическая медицина, или медицина окружающей среды) (лекция № 23)

6.3.1. Основные понятия

Медицинская экология (экологическая медицина) - новое направление медицинской науки, находящееся на стыке медицины и экологии; это "комплексная научная дисциплина, рассматривающая все аспекты воздействия окружающей человека среды на его здоровье" [Реймерс, 1990, с. 279] с центром внимания на средовых заболеваниях, изучающая общие закономерности взаимодействия окружающей среды с людьми в сфере их здоровья, а также взаимодействия между факторами риска внешней среды и здоровьем человека. **Медицинская экология** как синоним медицинских аспектов *антропоэкологии* [Агаджанян и др., 1995] - раздел антропоэкологии и направление в современной профилактической медицине, анализирующее зависимость общественного здоровья и его нарушений от факторов окружающей природной, социальной и техногенной среды¹.

Объект медицинской экологии составляют окружающая среда, пространственно-территориальные антропо(медико)-экологические системы.

Предметом медицинской экологии выступают как свойства медико-экологических систем, проявляющиеся в воздействии на здоровье, так и экологические предпосылки здоровья и болезней людей.

Целью медицинской экологии является разработка мероприятий, обеспечивающих сохранение (восстановление) оптимального для здоровья людей экологического баланса на конкретных территориях.

Круг вопросов (задач) медицинской экологии:

- показатели (параметры) различных функций и систем организма как критерии оценки качества окружающей среды;
- роль и место факторов окружающей среды в их совокупном воздействии на здоровье людей;
- оценка медико-экологического риска и медико-экологической емкости ландшафтов;
- разработка медико-экологических нормативов.

¹ URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Медицинская_экология.

Медицинская экология пытается установить причину заболеваний в непосредственной связи с окружающей средой, при этом учитывается большое разнообразие экологических факторов, нозологических форм заболеваний и генетических особенностей человека. Особенности образа жизни человека (злоупотребление алкоголем, курение и пр.) также могут быть включены в список факторов риска.

По существующим представлениям (см., например, [Стожаров, 2008]) - между традиционной и экологической медициной имеются значительные различия (табл. 6.11). К тому же, с точки зрения врачебного подхода, традиционная медицина направлена, главным образом, на идентификацию и лечение специфических острых заболеваний или симптомов хронических заболеваний. При этом процесс диагностики и лечения имеет определенную последовательность:

- сбор анамнеза (совокупность сведений, получаемых при медицинском обследовании путем расспроса самого обследуемого и / или знающих его лиц) заболевания;
- физическое обследование пациента;

Таблица 6.11

Основные различия между традиционной и экологической медициной

Фактор	Медицина	
	традиционная	экологическая
Понятие о здоровье человека	Расценивает здоровое состояние организма при отсутствии диагностируемого заболевания	Определяет здоровое состояние организма только в условиях оптимального функционирования органов и систем
Подход	Недостаточная индивидуальная направленность	Учет биохимической, иммунологической индивидуальности пациента
Влияние окружающей среды	Недоучет влияния экологических факторов	Учет влияния ксенобиотиков, физических факторов и пр.
Лечение	Использование унифицированных схем лечения	Строго индивидуализированное лечение

- лабораторные и инструментальные исследования;
- формулирование диагноза заболевания;
- лечение заболевания: медикаментозная терапия, хирургическое вмешательство, радиотерапия, психотерапия и пр.

Специалисты в области экологической медицины должны идентифицировать хронические состояния с учетом их причин и возможностей устранения. Алгоритм действия врача на первых порах такой же, но затем последовательность его действий отличается:

- собирается анамнез заболевания (хронологически с момента рождения);

- выясняются важнейшие сопутствующие развитию заболевания факторы (генетические, стрессовые);
- уточняется роль активаторов, т. е. триггеров, процесса: возможность действия ксенобиотиков, вирусов, бактерий, грибов, аллергенов, физических и социальных факторов, физической активности и др.;
- выясняется возможная роль медиаторов патологических процессов (например, свободных радикалов);
- проводится комплексное функционально-лабораторное исследование;
- устраняется влияние токсинов;
- проводится коррекция иммунной системы организма, дисфункциональной активности органов и систем (например, желудочно-кишечного тракта и др.);
- даются рекомендации по экологически правильному образу жизни.

В 1990-х гг. в Российской Федерации имелось две возможности изучения пространственного распределения заболеваемости. Первая - на основании данных государственной статистики, ставшей общедоступной с началом перестройки, в результате чего был опубликован ряд сборников, обзоров и атласов эколого-медицинского содержания; вторая - использование данных АГИС "Здоровье", полученных по отдельным городам, неблагоприятным в экологическом отношении. Эти сведения не дублировали, а дополняли друг друга - государственной статистикой было охвачено все население, а в рамках АГИС "Здоровье" изучались выборки групп населения, проживающего в "грязных" и относительно "чистых" зонах промышленных центров и профессионально не связанных с вредными производствами. Сегодня АГИС "Здоровье" не работает и доступной остается только официальная статистика. Несмотря на многочисленные недостатки медицинской статистики (в частности, отсутствие этиопатогенетической дифференциации заболеваемости), она все-таки более адекватно индицирует качество среды обитания, чем официальные данные о состоянии последней, полученные на основании инструментальной оценки состояния среды.

Данная уверенность основывается на том, что большая группа заболеваний связана непосредственно с *природной средой*, что и позволяет использовать их как показатель качества среды (причем разных ее аспектов). Прежде всего, это патологические состояния, обусловленные эндемичными геохимическими особенностями (пролиферативные поражения щитовидной железы, урвовская болезнь и пр.), климатическими факторами, региональными биоценологическими характеристиками (многие паразитарные болезни, гаффская болезнь), изменчивостью возбудителей инфекционных заболеваний во внешней среде (например, вируса гриппа) и т. д. Другая обширная группа патологических процессов ассоциирована с *производственной деятельностью*, с ограниченной зоной влияния и воздействием на небольшой контингент людей, непосредственно работающих

в неблагоприятных условиях. Третья группа заболеваний возникает под влиянием *социальных причин и внутривидового взаимодействия* (преимущественно это психогенная патология: сердечно-сосудистые, эндокринные заболевания, нарушения психической сферы). В качестве "патогенного" фактора могут выступать этнические (например, особенности питания, распространение сыроедения рыбы и мяса) и генотипические характеристики популяций (генетические отклонения в окислении алкоголя). Применительно к нарушениям здоровья, ассоциированным с этническими особенностями, обычно обсуждаются последствия дизадаптации в результате изменения образа жизни. Примером этому могут служить малые народности, проживающие в экстремальной социальной среде. Наконец, обширная группа заболеваний, а также повышение общей заболеваемости (нередко без достаточного фактологического обоснования) непосредственно связывается с *интенсивным загрязнением* воды, воздуха, почвы в результате производственной деятельности человека. Каждая из этих групп заболеваний характеризуется своими особенностями (пространственное распределение, распространенность в популяции, спектр нозологических форм), но все они каузально связаны с экологическими факторами.

Анализ экологически обусловленной патологии урбанизированных территорий осложняется:

- существенными колебаниями интенсивности влияния экологических факторов на ограниченных территориях (промышленные зоны);
- высокой миграционной активностью жителей в пределах города, сочетании воздействия профессиональных вредностей и загрязнения селитебной зоны;
- наличием многокомпонентного загрязнения среды, нередко с разнонаправленным действием отдельных факторов;
- недостаточной информацией о кумулятивных эффектах и проявлениях воздействия низких доз большинства поллютантов.

Приведенный далеко не полный перечень дан лишь для иллюстрации тех трудностей, которые возникают при анализе заболеваемости с экологических позиций: установление тех или иных ее особенностей в большинстве случаев *лишь повод для серьезного исследования*. Ряд трудностей в анализе заболеваемости может быть устранен при сравнении таковой у детского и взрослого населения. Наконец, можно привести соображения сугубо экологического плана. Человек находится на вершине трофической пирамиды и выступает в качестве хищника самого высокого порядка.

Так как антропогенные воздействия в первую очередь "выбивают" верхние этажи трофической пирамиды, состояние здоровья человеческой популяции может быть приемлемым индикатором качества окружающей среды.

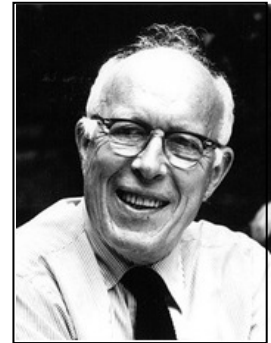
6.3.2. История возникновения и структура медицинской экологии

Термин "медицинская экология" был впервые употреблен выдающимся франко-американским микробиологом **Рене Дюбо**¹. Согласно его концепции, природные системы, если их изучить в полном объеме, предназначаются для многих из наших потребностей, в том числе и для лечения некоторых заболеваний.

Экологическая медицина сформировалась в качестве нового направления на границе медицинских дисциплин и экологии в середине 70-х гг. XX в., оформившись как самостоятельная научная дисциплина в июне 1986 г. на конференции в Кливленде (Cleveland, США). К настоящему моменту уже разработаны подходы к диагностике, лечению и профилактике многих экологически зависимых заболеваний.

Однако работы о связи заболеваемости населения с тем или иным видом антропогенного воздействия (загрязнения) появились значительно раньше (см., например, [Краснощеков, 2012]). Еще основатель научной медицины и медицинской географии **Гиппократ** (ок. 460 - между 377 и 356 гг. до н. э.) причины болезней разделил на два класса: *общие* (вредные влияния со стороны климата, почвы, наследственности) и *личные* (условия жизни и труда, питание, возраст и пр.). Швейцарский врач и естествоиспытатель **Парацельс** (1493-1541) исследовал профессиональные отравления людей, работавших среди "испарений вредных минералов", посвятив им работы о болезнях рудокопов в 1532 г. и литейщиков в 1534 г.

Документальное подтверждение описания вредного влияния промышленных выбросов на здоровье человека относится к 1890 г. и представлено в первом опыте экологического аудита в России: "Недостатки нашего законодательства относительно вредных для здоровья заводов" [Мусин, Есина, 2009]. К концу XIX в. относятся такие термины, как "вредные для здоровья заводы", "отбросы ядовитой жидкости", "заражение местности путем разноса ядовитой пыли", "противосанитарное содержание завода" (см., например, [Зборовская, 2012]). Экологическая инспекция того времени состояла из врачебного инспектора,



Рене Дюбо
René Jules Dubos;
1901 - 1982)

¹ Кстати, Р. Дюбо известен и как один (из возможных) авторов энвайронменталистской максимы 1972 г. "мыслить - глобально, действовать - локально". Заметим, что термин "медицинская география" предложен в 1700 г. итальянским врачом **Б. Рамаццини** (Bernardino Ramazzini; 1633-1714).

штатного фармацевта и исправника; брались пробы земли, воды из реки и ил со дна; губернскими земскими собраниями утверждались "Правила о порядке открытия и содержания заводов". Между тем случаи такого рода экологического "аудита" имели единичный характер, а его нормы и правила находились только на стадии становления (подробнее см., например, [Житин, 2014, с. 177]).



Рэйчел Кэрсон
(Rachel Louise Carson;
1907 - 1964)

Особо следует назвать ставшую классической работу американского морского гидробиолога и одного из основателей "зеленого движения" **Рэйчел Кэрсон** "Безмолвная весна" [Carson, 1962]; немного книг, изданных в XX в., могут сравниться с названной публикацией по глубине воздействия на общественное мнение. В этой книге была дана беспощадная картина негативных экологических последствий применения пестицидов: подробно описаны случаи массовой гибели животных от бесконтрольного использования химикатов, примеры заболеваемости людей и сделан вывод о надвигающейся для человека опасности.

До начала XIX в. доминирующими заболеваниями были острые инфекционные заболевания, травмы и несчастные случаи; в XX в. стала возрастать доля хронических заболеваний, которые в настоящий момент преобладают. К ним следует отнести онкологические заболевания, заболевания соединительной ткани, иммунной системы, нейродегенеративные, аутоиммунные заболевания, эффект хронического утомления и др. Причин этому находят несколько, главные из которых [Стожаров, 2008]:

- накопление в окружающей среде химических, чужеродных соединений (подсчитано, что в настоящий момент в окружающей среде находится примерно 60 тыс. различных химических соединений, и каждый год добавляется 2 тыс. новых; при этом в организме человека находится около одной тысячи различных токсических компонентов, которые способны оказывать то или иное воздействие на него);
- истощение систем, отвечающих за обезвреживание токсичных соединений (человеческий организм в процессе эволюции выработал лишь специальные механизмы, необходимые для обезвреживания (детоксикации) вредных факторов внешней и внутренней среды).

Структура *общей медицинской экологии* сегодня может быть представлена в следующем виде:

- теория и методология медицинской экологии (концепция, принципы, предмет, цели и задачи медицинской экологии; понятийно-терминологическая база медицинской экологии; положение медицинской экологии в системе наук;

методология медико-экологических исследований; основные закономерности медицинской экологии; глобальный и региональный подходы (аспекты) медицинской экологии; экологические факторы риска и предпосылки здоровья; экспериментальная медицинская экология);

- методы медицинской экологии (медико-экологическое наблюдение (мониторинг); диагностика; характеристика (описание) территорий (явлений); картографирование; районирование; моделирование; прогнозирование; другие современные информационные технологии в медицинской экологии);

- история развития медицинской экологии¹.

Частная (прикладная) медицинская экология состоит из таких подразделов: медицинская экология природных компонентов биосферы, природных зон, социума, техносферы, рекреации, региональная медицинская экология и страноведение (медицинская экология индустриальных стран, развивающихся стран, городов, сельских районов, неосвоенных территорий), путешествий и миграций; катастроф, военно-медицинская экология.

6.3.3. Что может стать причиной заболевания?

По современным представлениям [Неврология..., 2009], здоровье примерно на 50% зависит от образа жизни, на 20-25 % - от наследственности, на 20-25% - от действия факторов окружающей среды (включая профессиональную среду) и лишь на 5-10% от уровня развития здравоохранения. Эти цифры очень приблизительны и недостаточно обоснованны, так как базируются на экспертных оценках. Возможно, роль наследственности следовало бы увеличить за счет роли образа жизни, поскольку известно, что при благоприятной генетической базе порой даже очень нездоровый образ жизни долго не приводит к серьезным заболеваниям. На бытовом уровне человеку свойственно придавать преувеличенное значение медицине и лекарствам, возлагая ответственность за свое здоровье на медицину, и недооценивать значение своих вредных привычек и образа жизни. В то же время следует иметь в виду, что человек сам отвечает за свое здоровье, медицина лишь иногда способна исправить ошибки человека в отношении к своему здоровью.

Индуктором заболевания у человека могут быть различные причины. С одной стороны, как уже отмечалось, это генетические дефекты наследственного аппарата, проявляющиеся, например, в виде пигментной ксеродермы, синдрома Дауна и др. С другой стороны, средовые воздействия в сочетании с генетическими изменениями формируют огромное количество нозологических форм за-

¹ URL: <http://www.les-nn.ru/ekologiya/medic08.html>.

болеваний. На основе этого можно сделать вывод, что рост числа хронических заболеваний во многом определяется факторами окружающей среды (как абиотическими, так и биотическими). Согласно данным Всемирной организации здравоохранения (ВОЗ - WHO) за 2002 г., 75% всех ежегодных смертей в мире обусловлено действием окружающей среды и неправильным образом жизни, 90% всех злокачественных новообразований вызывается факторами окружающей среды и только 10% - факторами иной природы. Так, анализ причин, приводящих к ЗНО, показывает, что главные из них - экологически небезопасные продукты питания и курение.

Существует много определений моделей здоровья; приведем лишь одну, предложенную голландским ученым **К. Варкевиссером** [Varkevisser, 1995; цит. по: Келлер, Кувакин, 1998; рис. 6.8], которая весьма схематична, но дает представление о широте спектра подлежащих рассмотрению и оценке взаимодействий.

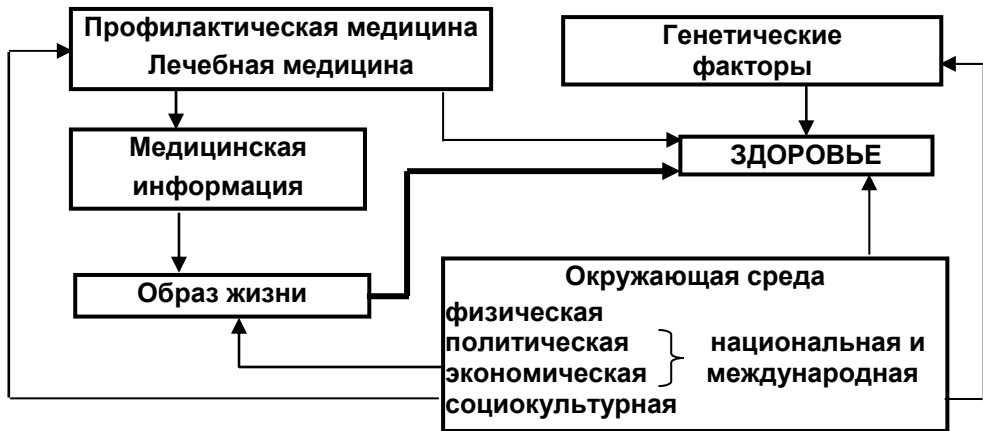


Рис. 6.8. Модель здоровья

Следует иметь в виду, что в понятие "физическая среда" в данную модель ее автором, как очевидно, включены не только природные, но и антропогенные физические и химические факторы. К сожалению, по ряду причин (определяемых уровнем современных знаний, состоянием экологической и медицинской статистики, степенью доступности необходимой информации и др.) не все эти взаимодействия могут быть исследованы и оценены с достаточной полнотой, прежде всего в количественном отношении.

Среди *этиологических факторов*, вызывающих заболевания у человека, чаще всего называют питание, курение, инфекции, алкоголь, геофизические факторы, промышленные выбросы, пищевые добавки, лекарства, медицинские процедуры и неизвестные причины (~ 3%). Развитие экологически зависимого забо-

левание индуцируется пролонгированным воздействием какого-либо фактора - физического, химического, биологического - или действием его на очень малом, подпороговом уровне. Хроническое воздействие внешних факторов способно инициировать патологический процесс путем включения определенных механизмов, в числе которых:

- декомпенсация процессов обезвреживания;
- повреждение иммунной системы;
- повреждение других систем организма;
- непосредственное повреждение органа-мишени.

6.3.4. Примеры решения проблем медицинской экологии

Медико-экологическое картографирование

Медико-географическое картографирование - одно из наиболее рано оформившихся направлений современного экологического картографирования [Келлер и др., 1993; Прохоров, 1996; Малхазова, 2001; Стурман, 2003]. Его основы были заложены еще в 60-е гг. XX в. Первым отечественным опытом в области картографирования распространения болезней, связанных с природными факторами, является нозогеографическая карта СССР "Болезни с природной очаговостью" масштаба 1 : 25 000 000, составленная в 1964 г. **Б.В. Вершинским**. На карте показана приуроченность комплексов болезней к определенным природным зонам. Использован способ качественного фона (для некоторых болезней насыщенность цвета соответствует уровню заболеваемости), а также ареалы и локализованные значки. За основу принята геоботаническая карта, поскольку характер растительного покрова определяется не только распространенностью эпидемически и эпизоотически важных видов животных, но и особенностями хозяйственного использования природных территориальных комплексов.

Одним из наиболее доступных и распространенных направлений составления компонентных медико-экологических карт служит картографическое оформление медицинской интерпретации существующих карт. При этом в проведении анализа различных аспектов влияния окружающей среды на здоровье человека приоритетное значение придается факторам риска, непосредственно ведущим к возникновению заболеваний. Следует отметить также, что недостаточность исходных данных, ведомственная разобщенность, неравномерность и неполнота медико-географической изученности различных территорий страны являются в настоящее время серьезным препятствием для развития медико-экологического картографирования.

Развитие компьютерных технологий перевело медико-экологическое (географическое) картографирование на новый уровень. Создание легко читаемых медико-экологических карт стало одним из этапов визуализации баз данных и составной частью ГИС-технологий.

В качестве примера медико-экологического картографирования рассмотрим одно из наиболее распространенных экпатологических состояний - **злокачественные новообразования**, занимающие (в разные годы) второе-третье место среди причин смертности. Хотя причины возникновения ЗНО еще недостаточно ясны, но связь с качеством окружающей среды вполне просматривается. Установлено, что на частоту развития рака влияют солнечная радиация, проникающее излучение, загрязнение атмосферы, особенно в сочетании с высокой влажностью (смог), плотность и урбанизированность населения, а также ряд этнографических и социальных факторов. Имеются многочисленные экспериментальные доказательства канцерогенного действия множества химических соединений как естественного, так и искусственного происхождения. Среди последних особая роль принадлежит 3-4-бенз(а)пирену, образующемуся при сгорании органического топлива (он накапливается, кстати, в продуктах питания при копчении, с чем связывают большую частоту злокачественных заболеваний в Прибалтийских странах). В последнее время среди канцерогенов особое внимание привлекают нитрозосоединения, предшественниками которых являются нитраты, содержащиеся в воде и пищевых продуктах (овощи, молоко, мясо) и восстанавливающиеся в организме до нитритов, в 20 раз более токсичных, чем исходные соединения. Канцерогенный эффект нитрозоаминов наступает при дозировке, измеряемой в микрограммах на 1 кг веса тела. Хотя количественная оценка влияния загрязнения среды на частоту возникновения рака затруднена из-за многочисленных методических ограничений, сам факт наличия такой связи не вызывает сомнений.

До 1990-х гг. существовали ограничения на публикацию сведений о заболеваемости раком. И лишь в 1989 г. появился первый статистический сборник "Злокачественные новообразования в СССР и союзных республиках". Приводимые ниже сведения касаются *относительной заболеваемости*, не стандартизированной по возрасту. Эти данные не учитывают изменения частоты рака в связи с увеличением контингента старших возрастных групп в популяции. Однако и этот показатель достаточно полно отражает существующие тенденции.

По данным на начало 1990-х г., ЗНО *взрослого населения* Волжского бассейна были наиболее распространены в Рязанской и Оренбургской областях (при средней по России для взрослого населения - 39 на 1000 чел.). Несколько ниже уровень ЗНО был в Пензенской и Нижегородской областях, в Москве, Мо-

сковской, Владимирской и Ярославской областях. Новообразования у *детей* наиболее часто встречались в начале 1990-х г. в Ярославской (3,6, при средней по России 1,3 на 1000 чел.), Тамбовской (2,6), Ивановской (2,4) и Рязанской (2,3) областях. В Поволжье наиболее высокая встречаемость этой патологии была отмечена в Самарской области (2,2). Более благополучная ситуация наблюдалась в Поволжских республиках - Татарстане и Башкортостане. На рис. 6.9 представлены медико-экологические карто-схемы из экспертной системы REGION, которая позволяет проводить модельно-статистический анализ взаимосвязи распределения ЗНО с антропогенными факторами [Розенберг, 2009].

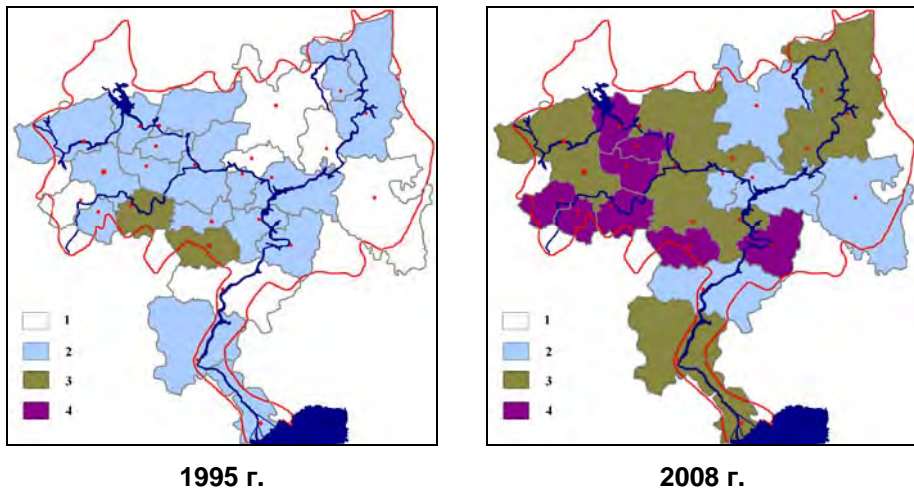


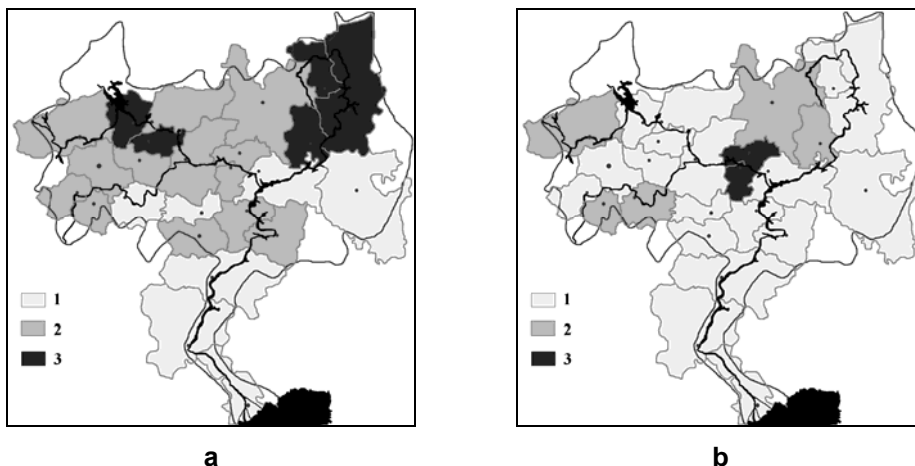
Рис. 6.9. Заболеваемость ЗНО в Волжском бассейне:

1 - до 6 случаев на 1000 чел.; 2 - до 6-8; 3 - до 8-10; 4 - более 10

К 2008 г. количество раковых заболеваний выросло абсолютно во всех областях и республиках бассейна. Наиболее резко ситуация изменилась в отрицательную сторону в Калужской области (на 125%), значительный рост ЗНО имел место в Ярославской, Владимирской, Пензенской и Самарской областях (около 50%).

На рис. 6.10 представлены картосхемы распределения по территории Волжского бассейна заболеваемости и смертности от болезней органов дыхания, а на рис. 6.11 - динамика смертности населения России от болезней органов дыхания [Розенберг, 2009].

В 2007 г. по сравнению с 1995 г. (см. [Розенберг, 2009, с. 341-343]) наблюдается явное улучшение по показателю смертности и происходит некоторое перераспределение заболеваемости по пространству, в результате чего "лидерами" стали Костромская и Ярославская области, Республика Удмуртия и Пермский край (средний показатель заболеваемости по России - 302 на 1000 чел.).



1 - до 300; 2 - до 300-370; 3 - более 370 1 - до 7; 2 - до 7-10; 3 - более 10

Рис. 6.10. Заболеваемость органов дыхания (на 1000 чел.; а) и смертность от заболеваний органов дыхания (на 10 000 чел.; б) в 2007 г.

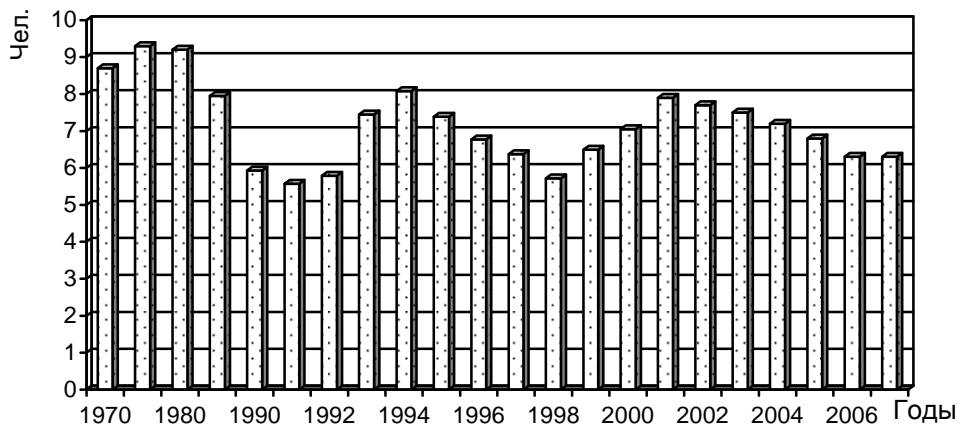


Рис. 6.11. Смертность населения России от болезней органов дыхания (на 10 000 чел.)

Анализ состояния репродуктивного здоровья населения Самарской области

Анализ демографических показателей Самарского региона за десятилетний период 1999-2008 гг. отражает тенденции, характерные для всей Российской Федерации: при стабильной численности населения области (3189 тыс. чел. зарегистрировано в 1999 г. и 3172,8 тыс. чел. - в 2008 г.) общий коэффициент рождаемости возрос на 41,9%, смертности - уменьшился на 6,1%. Коэффициент

естественного прироста населения изменился с -8,1 до -3,8 (рис. 6.12). Динамика коэффициента естественного прироста населения свидетельствует о положительной тенденции, с достоверным снижением в 2011 г. до -2,9, а в 2013 г. - до -2,1.

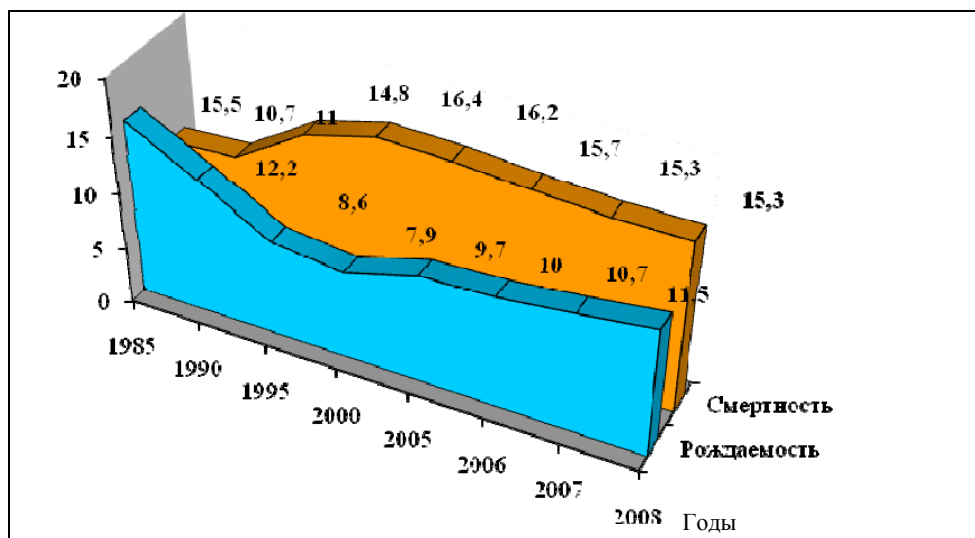


Рис. 6.12. Коэффициенты естественного движения населения Самарской области

На рис. 6.13. представлены картосхемы распределения рождаемости, а на рис. 6.14 - динамика смертности населения на территории Самарской области в 2008 г. [Основные показатели..., 2006, 2014].

Среди положительных тенденций в репродуктивном поведении женщин за интервал 1999-2008 гг. фигурирует значимое увеличение количества родов в регионе - на 7,8% - с возрастанием доли нормальных родов (с 32,3 до 64,1%) и количества вторых и третьих родов [Основные показатели..., 2006, 2014; Статистика здоровья..., 2009].

Коэффициент младенческой смертности снизился на треть (32,7%) и в 2009 г. составил 6,8‰, но отмечается умеренное повышение в 2012 г. до 7,0‰, что стабильно ниже в сравнении с показателем 8,6‰ по Российской Федерации. Основные причины младенческой смертности - заболевания перинатального периода, заболевания органов дыхания, инфекционные болезни. Перинатальная смертность уменьшилась на 38,2%. Материнская смертность стабилизировалась на уровне 12,6 и 11,0 на 100 000 тыс. детей, родившихся живыми. Характерно, что отмечается стабильное снижение этого показателя в 2012 г. до 7,7 и в 2013 г. до уровня 5,1 (в Российской Федерации в 2012 г. - 11,6).

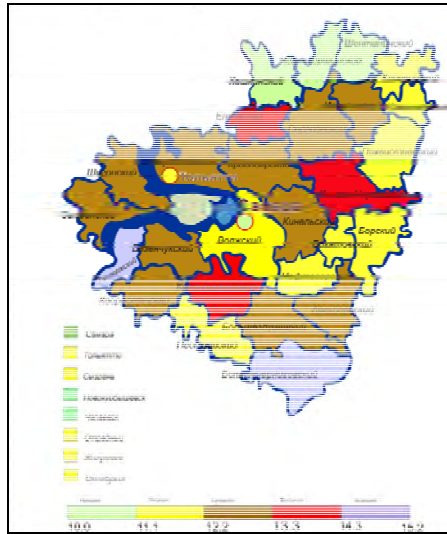


Рис. 6.13. Рождаемость в Самарской области в 2008 г.

Положительной тенденции изменения основных демографических показателей за исследуемое десятилетие 1999-2012 гг. сопутствовал умеренный рост показателей заболеваний, влияющих на реализацию репродуктивной функции девушек-подростков и женщин репродуктивного возраста. Данные статистики свидетельствуют о низком уровне репродуктивного потенциала региона, обусловленном возросшей экстрагенитальной заболеваемостью преимущественно у подростков: 1882,8 на 1000 населения соответствующего возраста против 2272 в когорте взрослого населения [Основные показатели..., 2006, 2014; Статистика здоровья..., 2009].

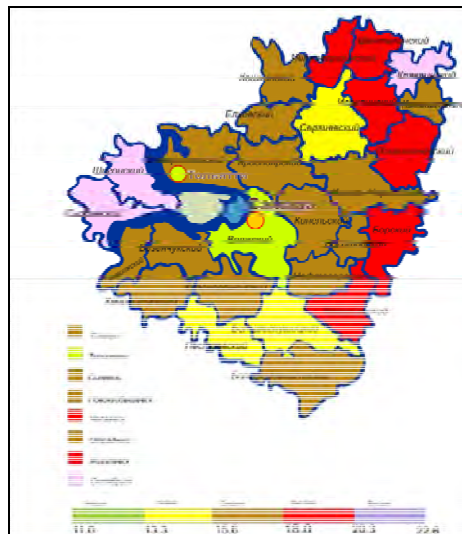


Рис. 6.14. Смертность в Самарской области в 2008 г.

Показатели распространенности *болезней эндокринной системы, расстройств питания и нарушений обмена веществ* у девушек-подростков несколько преобладали в сравнении с таковыми у взрослого женского населения (8153,1 и 8073,5 на 100 тыс. населения).

Динамика показателя *врожденных аномалий и хромосомных нарушений* отличается умеренным ростом как у подростков (от 2644,5 до 3091,1 на 100 тыс. населения), так и у взрослых женщин (от 165,2 до 194,9 на 100 тыс. населения); преобладают аномалии системы кровообращения: 93,1 - у подростков, 86,3 - у взрослых женщин. Показатели *болезней мочеполовой системы* у исследуемого контингента оказались сопоставимыми на уровне 2800-2900 на 100 тыс. населения. К 2008 г. численность случаев возросла: у подростков до 2845,8, у взрослых до 2851,7 (на 100 тыс. населения соответствующего возраста). *Гинекологическая заболеваемость* девушек-подростков Самарской области колебалась на уровне 168,9-171,1 (на 100 тыс. населения соответствующего возраста). Распространенность воспалительных болезней гениталий девушек-подростков составила 2777,7, что практически в 1,5 раза превышает соответствующий показатель в когорте женщин фертильного возраста - 1912,8 (на 100 тыс. населения). Максимальное значение данного показателя в когорте девочек-подростков пришлось на 2007 г. (3930,9), в последующем (к 2008 г.) - отмечено его постепенное снижение до 2777,7 (на 100 тыс. населения). В целом за десятилетний период наблюдения выявлен стремительный темп роста показателя в 6 раз.

Демонстрацией репродуктивного неблагополучия в регионе является статистика роста *ювенильных аборт*ов - у подростков 10-14 лет (в 1,3 раза), вариабельность с тенденцией к снижению их показателя у первобеременных (4,8 - в 2006 г., 3,8 - в 2008 г.; расчет на 1000 женщин 15-45 лет). В структуре осложненных беременностей (2008 г.) доминируют: анемия (38,3%), гестоз (20%), гестационный пиелонефрит (22,5%). Примечательна динамика отдельных осложнений беременности: частота анемии снизилась в 1,5 раза (на 32%), болезней кровообращения - в 1,5 раза (на 25,5%), незначительно (на 5%) возрос показатель распространенности болезней мочеполовой системы. Частота абдоминального родоразрешения увеличилась на 7%.

Анализируя риск развития пренатальной патологии плода и новорожденно-го, отметим преобладание среднего уровня (61,7%) его реализации: практически в 2 раза больше, чем высокого (23,6%), и в 4 раза - чем низкого (14,7%), что свидетельствует о средней степени риска неблагоприятного исхода беременности и родов.

Анализ роста числа умерших среди населения Самарской области в августе 2010 г.

В конце июля и августе 2010 г. в Волжском бассейне (да и на всей территории сначала Центрального и Приволжского федеральных округов, а затем и в других регионах России) возникла сложная пожарная обстановка из-за аномальной жары и отсутствия осадков. По данным департамента здравоохранения Моск-

вы, 9 августа 2010 г. смертность в городе достигла уровня примерно 700 чел./день, тогда как обычно она составляет 360-380; вызовы "скорой помощи" увеличились до 10 тыс. в день (в обычные дни - 7,5-8 тыс.); общее число госпитализаций увеличилось на 10%, госпитализаций детей - на 17%¹. Основные поводы обращений - сердечно-сосудистые патологии (при этом число инсультов выросло незначительно, а число инфарктов даже сократилось), бронхиальная астма, гипертоническая болезнь, проблемы с легкими. Число умерших в августе 2010 г. по всему Волжскому бассейну по сравнению со следующим августом 2011 г. увеличилось более чем в 2 раза, по Самарской области - почти в 3 раза [Лифиренко, 2011]; также резко выросло число летальных исходов в Нижегородской, Саратовской, Волгоградской и Московской областях.

Но протяжении последних лет основными причинами смерти населения как Российской Федерации, так и всех без исключения субъектов Волжского бассейна (в среднем 57% от общего числа смертных случаев) являются болезни системы кровообращения [Розенберг, 2009; Лифиренко, 2011]. Не стал исключением и 2010 г. Однако при рассмотрении причин смерти в августе 2010 г. по сравнению с аналогичным периодом прошлых лет (рис. 6.15) становится очевидным, что доля умерших от заболеваний этого класса болезней возросла особенно резко (до 70%).

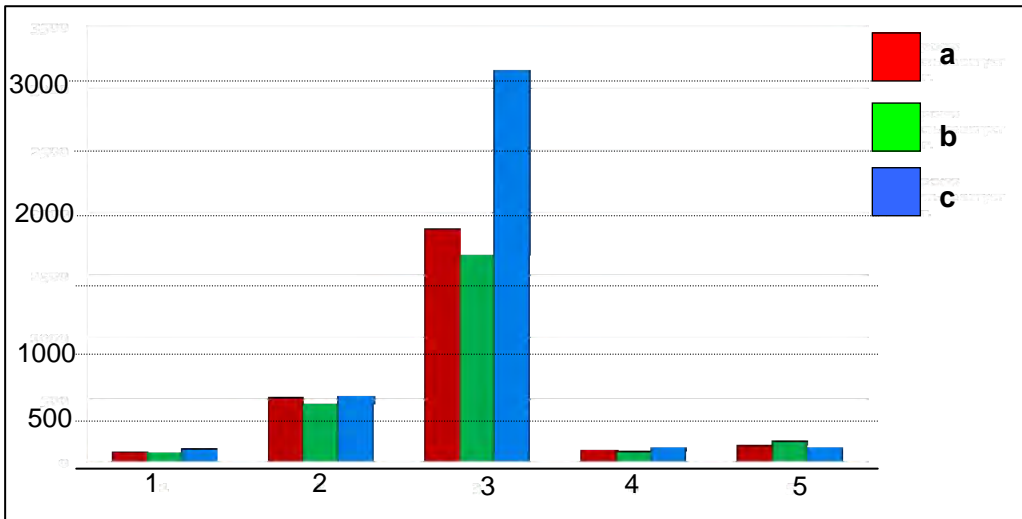


Рис. 6.15. Распределение причин смерти населения Самарской области (август):

а - 2008 г.; б - 2009 г.; в - 2010 г.

1 - инфекционные и паразитарные болезни; 2 - ЗНО; 3 - болезни системы кровообращения; 4 - болезни органов дыхания; 5 - болезни органов пищеварения

¹ URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Природные_пожары_в_России_в_2010_году.

Динамика числа умерших в Самарской области за 7 лет с 2005 г. в августе месяце демонстрирует более-менее стабильный характер (около 4 тыс. чел.) с достоверным ростом в 2010 г. (рис. 6.16).

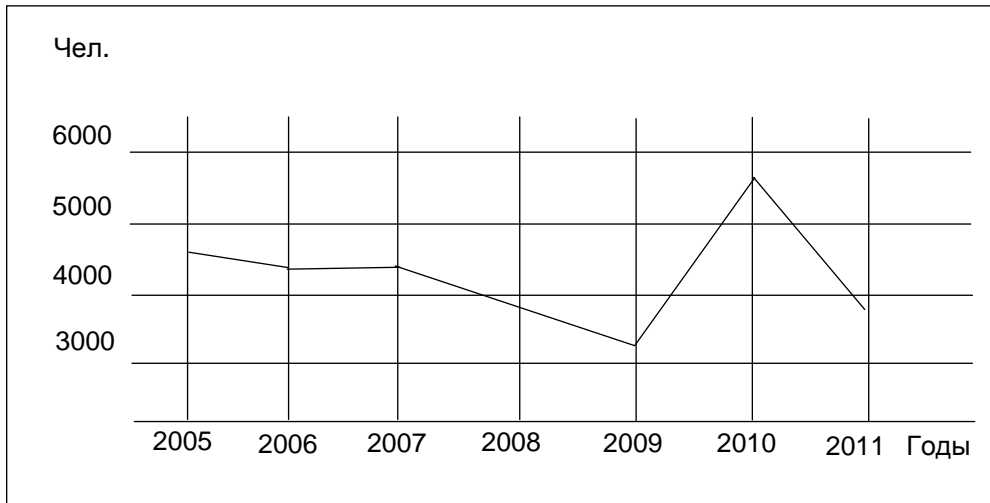


Рис. 6.16. Число умерших в Самарской области в августе

Сходный график (рис. 6.17) имеет и динамика средней температуры июля - августа в Самарской области (коэффициент линейной корреляции достоверен и равен 0,81).

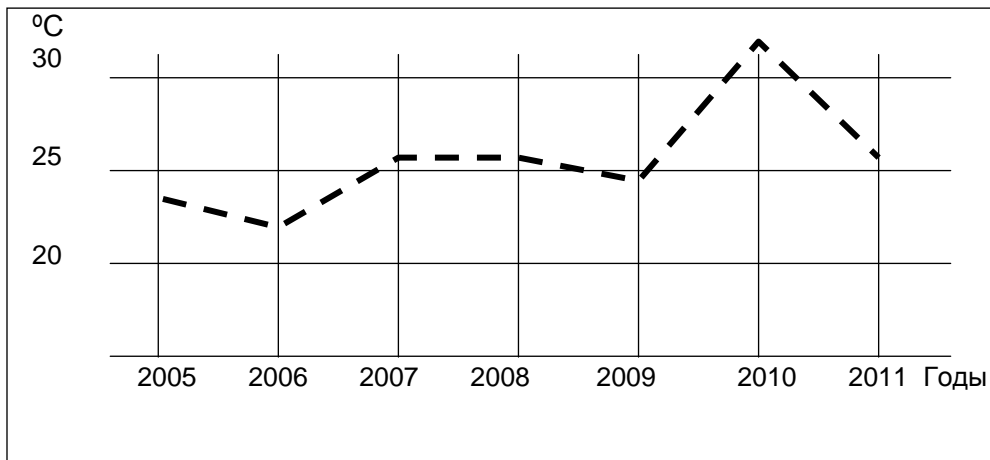


Рис. 6.17. Средняя температура воздуха в июле - августе в Самарской области

Физические факторы городской среды и их влияние на здоровье населения

Город Тольятти отличается наличием ряда крупных промышленных предприятий, высокоразвитой транспортной сетью и высокой плотностью жилой застройки. Эти и другие факторы оказывают значительное влияние на экологическую обстановку как на территории городского округа, так и на близлежащих территориях. За последние годы в условиях Тольятти резко выросло воздействие физических загрязнений - шума, вибрации, инфразвука, электромагнитных полей, ионизирующих излучений и др. Сотрудниками Тольяттинского государственного университета под руководством **А.В. Васильева** проведены комплексные исследования по мониторингу и воздействию на население Тольятти физических загрязнений [Васильев, 2002, 2005]. В частности, *основным источником шума* для Тольятти являются транспортные потоки. Установлен ряд шумоопасных зон со значительным превышением гигиенических требований. Большинство из них находятся в Центральном и Комсомольском районах. Проблема усугубляется тем, что ряд участков селитебной территории недопустимо близко примыкает к источникам звука и инфразвука. На рис. 6.18 показана карта уровней звука на территории района (поселка) Шлюзовой г. Тольятти¹. В ночное время значения почти во всех измеренных точках превышают нормативные, что говорит о крайне неблагоприятной акустической ситуации в это время.

Совместные исследования специалистов (Тольяттинского госуниверситета и ИЭВБ РАН [Васильев и др., 2005; Васильев, Розенберг, 2007]) позволили оценить влияние физических факторов на здоровье населения г. Тольятти. В частности, качественным методом прогнозирования (анкетно-экспертный прогноз) путем опроса жителей Комсомольского района Тольятти была оценена комфортность условий проживания в зависимости от возраста, пола респондентов, от шумового загрязнения (рис. 6.19 и 6.20).

По результатам анкетирования были сделаны следующие выводы:

- чем старше возраст жильцов, тем хуже воспринимается наличие акустического загрязнения;
- у женщин по сравнению с мужчинами чувствительность к шуму заметно выше;

¹ Легковой автомобиль при скорости 100 км/ч создает шум с интенсивностью порядка 80-90 дБА (децибел акустических).

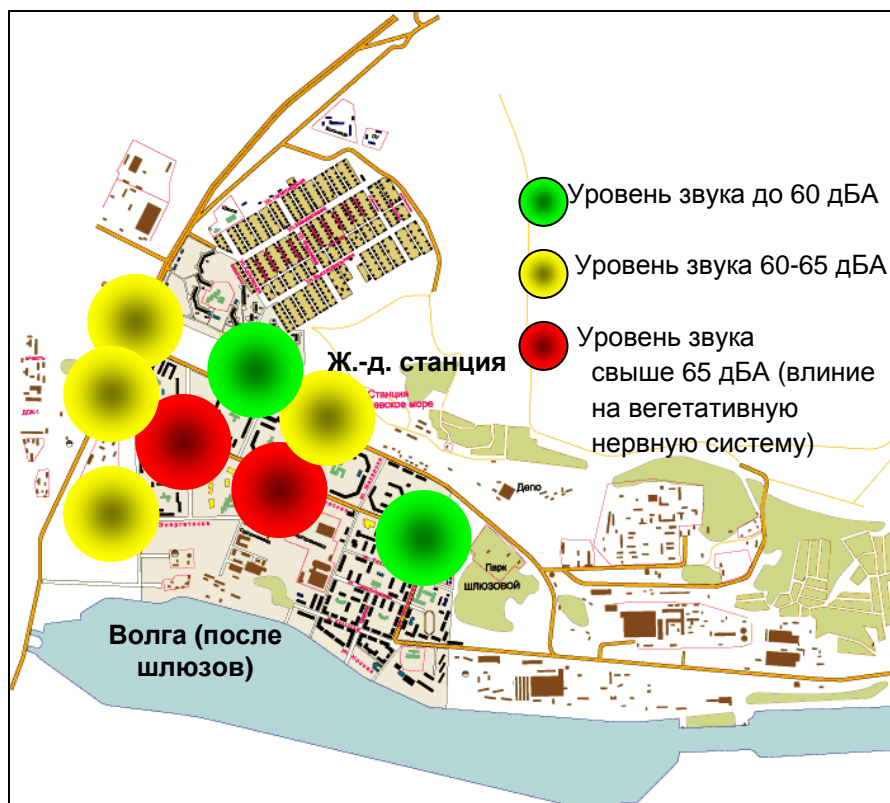


Рис. 6.18. Карта уровней звука на территории поселка Шлюзовой г. Тольятти

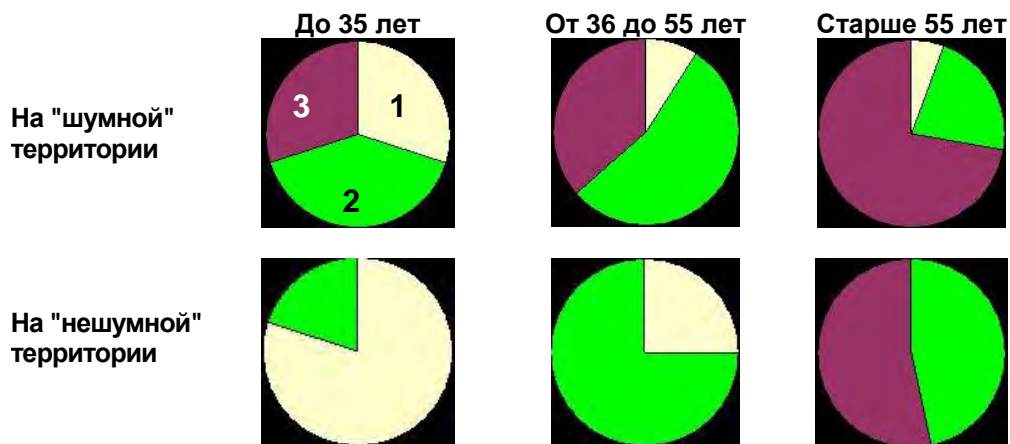


Рис. 6.19. Оценки комфортности проживания для возрастных групп:
1 - хорошая; 2 - удовлетворительная; 3 - плохая

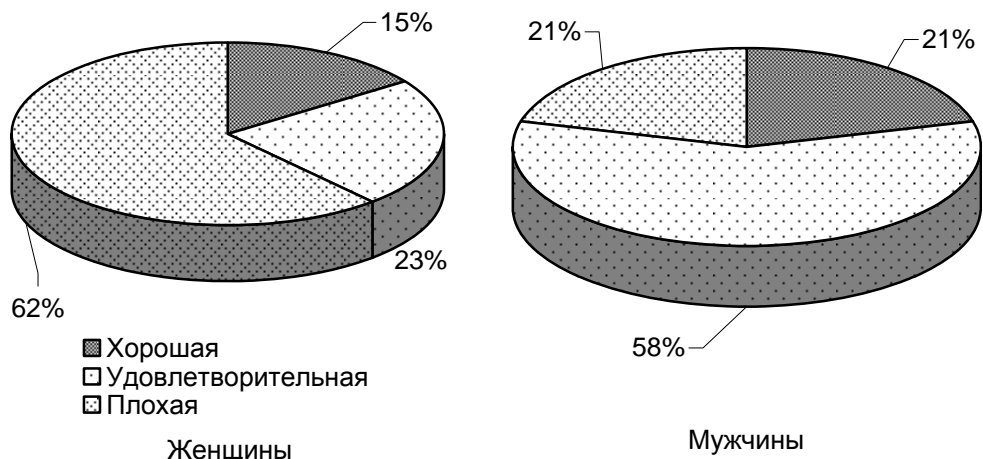


Рис. 6.20. Оценка условий комфортности проживания (половая структура)

- чем больше длительность проживания опрошенных жильцов на данных территориях, тем чаще уровень комфортности определяется ими как плохой или удовлетворительный;
- более негативно относятся к шумовому загрязнению респонденты с плохой оценкой собственного здоровья.

Кроме того, было показано [Васильев, 2002; Розенберг и др., 2007; Зибарев и др., 2012] влияние электромагнитного загрязнения в условиях г. Тольятти на здоровье населения.

6.3.5. Медицинская экология и экология человека

Экология человека - это наука о взаимоотношении людей со средой своего обитания в различных аспектах - в биологическом, социальном, экономическом, техническом и пр.; экология человека призвана определить оптимальные условия его существования, включая допустимые пределы воздействия на окружающую среду

Экология человека возникла и сформировалась на пересечении многих наук, с которыми она до сих пор тесно взаимодействует (прежде всего, собственно биология и экология, далее идут география, демография, социология, история, психология, медицина, экономика, гражданское строительство и пр. [Казначеев, 1983; Агаджанян, Трошин, 1994; Протасов, Молчанов, 1995; Акимова, Хаскин, 2001; Прохоров, 2003; Пивоваров, 2004; Ильиных, 2005; Агаджанян и др., 2008; Краснощеков, 2012]). Медицина в этой системе наук представлена общей и коммунальной гигиеной, организацией здравоохранения, эпидемиологией и др.

Экология человека появилась не на пустом месте. Еще **Геродот** (484-425 гг. до н. э.) объяснял черты характера людей и происходящие политические собы-

тия такими особенностями их местожительства, как ландшафт, климат и плодородие почв. **Платон** (427-347 гг. до н. э.) считал, что характер людей и политические события зависят от природных условий. Особенно глубоко взаимоотношения человека со средой его обитания исследовались в связи с сохранением здоровья и защитой от возникновения различных заболеваний. И здесь нельзя не упомянуть **Гиппократ** (460-377 гг. до н. э.), **Галена** (ок. 129-201 гг.), **Авиценну** (980-1037), **Парацельса** (1493-1541), **Л. Пастера** (1822-1895) и многих др.

В 1863 г. **Т. Гексли** (Thomas Henry Huxley; Великобритания) выпускает книгу "Место человека в природе"; в 1864 г. **Дж. Марш** (George Perkins Marsh; США) в книге "Человек и природа. Физическая география и ее изменение под воздействием человека" (рус. пер., 1866) приводит большое число примеров негативного воздействия человека на природу и, наоборот, измененной природы на здоровье человека; **Г. Спенсер** (Herbert Spencer; Великобритания) в 1870 г. выпускает книгу "Изучение социологии". В 1921 г. американские исследователи **Р. Парк** (Robert Ezra Park) и **Э. Бюргесс** (Ernest Watson Burgess) из Чикагского университета в монографии "Введение в науку социологии" [Park, Burgess, 1921] предложили термин "экология человека". В 1944 г. **В.И. Вернадский** публикует статью о ноосфере [Вернадский, 2004]. Эти исследования и стали "фундаментом" научных основ экологии человека.

Первая в отечественной научной литературе статья по экологии человека появилась в середине 60-х гг. прошлого века [Соколов, 1964]. Принципиальное значение для развития экологии человека имела книга **В.П. Казначеева** "Очерки теории и практики человека" 1983 г.; этапными стали работы **Н.А. Агаджаняна**, **Ю.П. Пивоварова**, **Б.Б. Прохорова** и других специалистов.

Здоровье человеческой популяции (населения) - популяционное здоровье - понятие статистическое, характеризующееся комплексом демэкологических показателей (подробнее см. главу 5.2.1), среди которых особое значение имеют следующие [Ильиных, 2005; Розенберг, 2009]:



**Влаиль Петрович
Казначеев**
(1924 - 2014)



**Николай
Александрович
Агаджанян**
(г. р. 1928)



**Юрий Петрович
Пивоваров**
(г. р. 1936)



**Борис Борисович
Прохоров**
(г. р. 1936)

- **рождаемость** - измеряется числом рожденных детей за один год на 1000 чел. населения (для Волжского бассейна: 1985 г. - 15,5; 2000 г. - 8,2; Россия: 1985 г. - 16,6; 2000 г. - 8,7; 2013 г. - 13,3);
- **смертность** (в том числе младенческая - смертность детей первого года жизни) - измеряется числом смертей за 1 год на 1000 чел. населения (для Волжского бассейна: 1985 г. - 11,3; 2000 г. - 17,0; Россия: 1985 г. - 11,3; 2000 г. - 15,6; 2013 г. - 13,1);
- **средняя ожидаемая продолжительность жизни** - число лет, которое в среднем предстоит прожить представителю конкретного поколения при предположении, что смертность представителей данного поколения при переходе его из одной возрастной группы в другую будет равна современному уровню смертности в этих возрастных группах; в истории человечества этот показатель возрос с 21-23 до 80 и более лет (для Волжского бассейна: 1985 г. - 69,8; 2000 г. - 65,1; Россия: 1985 г. - 69,4; 2000 г. - 65,3; 2013 г. - 70,8);
- **прирост популяции** (для Волжского бассейна: 1985 г. - +4,2; 2000 г. - -1,5; Россия: 1985 г. - +5,3; 2000 г. - -6,9; 2013 г. - +0,2);
- **возрастно-половая структура населения** (рис. 6.21)¹;

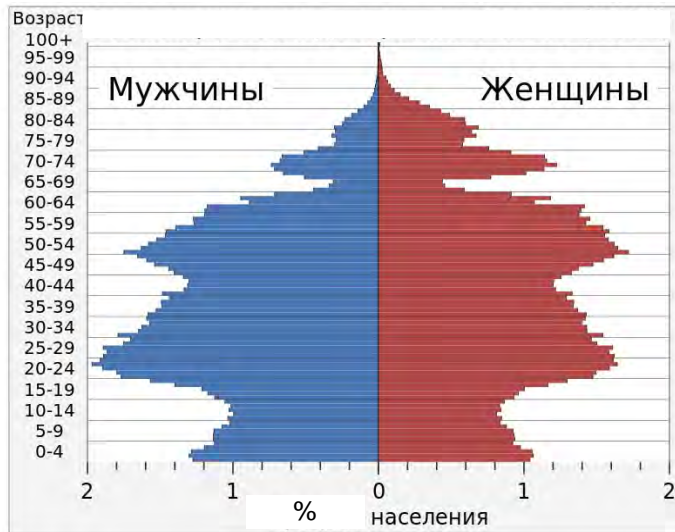


Рис. 6.21. Половозрастная диаграмма России 2010 г.

- **физическое развитие**;
- **заболеваемость** (за 1 год на 1000 чел. населения; Россия, 2012 г. - 1604,2; с диагнозом, установленным впервые, - 796,9);
- **инвалидность** (за 1 год на 1000 чел. населения; в 2012 г. для Волжского бассейна - 98,2; для России - 92,2).

¹ URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Возрастно-половая_пирамида.

* *

*

Подведем некоторые итоги рассмотрения проблем медицинской экологии в свете экологии человека. Экология человека как интегрирующая наука¹ включает в себя и медицину в части, касающейся *общественного (популяционного) здоровья*. Согласно В.П. Казначееву, общественное здоровье применительно к человеку определяется как "процесс социально-исторического развития психосоциальной и биологической способности населения в ряду поколений, повышения трудоспособности и производительности общественного труда, совершенствования психофизиологических возможностей человека" [Казначеев, 1989, с. 157]. Применительно к экологии понятие "популяционное здоровье", в первом приближении, можно определить как отсутствие массовых нарушений здоровья - эпидемий, эпизоотий или эпифитий. Массовые заболевания выступают одним из основных факторов избирательной смертности и в этом качестве служат *механизмом эволюции*, опосредующимся естественным отбором по вектору "устойчивость - чувствительность" к различным патогенным факторам среды. Данный механизм представляет собой один из путей реализации микроэволюционных процессов, что нашло отражение на Западе в формировании так называемой "дарвиновской медицины"². В этом плане популяционное здоровье является объектом изучения не столько медиков, сколько биологов и экологов. Напомним также, что выдающийся отечественный эколог и паразитолог (кстати, академик АМН СССР) **В.Н. Беклемишев** полагал, что инфекционная эпидемиология является не медицинской наукой, а разделом экологии (уточним, экологии человека).

Комплексный подход к изучению воздействия экологических явлений на здоровье людей всегда был отличительной чертой медицинской географии, от которой он перешел к медицинской экологии [Келлер, Кувакин, 1998]. Проявление

¹ В.И. Вернадский считал: "Рост научных знаний быстро стирает грани между отдельными науками. Мы все более специализируемся не по наукам, а по проблемам" [Вернадский, 1977, с. 54].

² Так, в редакционной статье к первому выпуску журнала "Evolution, Medicine, and Public Health" читаем [Day, Stearns, 2013, p. 7]: "Подобно физике и химии, эволюция - фундаментальная наука, которая проникает в медицину и позволяет получить объяснения всему, с чем мы в ней сталкиваемся. Эволюционная (или дарвиновская) медицина, тем самым, включает любую область, где эволюционная мысль проливает свет на медицинские и эпидемиологические проблемы".

нием дальнейшей экологизации медико-биологических наук служит возникновение и развитие таких дисциплин, как экологическая физиология, экологическая токсикология, экологическая эпидемиология, экологическая гигиена, экологическая психиатрия и геогигиена, названия которых уже фигурируют в отечественной и мировой научной литературе (см., например, [Слоним, 1971; Реймерс, 1990; Семке, 1994; Семке, Рудницкий, 2010 и др.]). Можно с уверенностью ожидать, что этот перечень будет расти.

Вслед за работой **Г.П. Краснощекова** 2012 г. популяционное здоровье (в экологическом понимании) можно рассматривать и как *синэкологический механизм* освобождения *экологических ниш* (изменение структуры заболеваемости; например, возникновение СПИДа как результат ликвидации традиционных эпидемических заболеваний - чумы, натуральной оспы, проказы [Супотницкий, 1997]), и как *регулятор биологического разнообразия* человеческих популяций (рост соматических заболеваний, среди которых стали превалировать "болезни цивилизации", возникающие в результате издержек научно-технической революции, индустриализации и урбанизации: раковые, психические, эндокринные, метаболические, болезни пищеварительной, дыхательной систем и др., а также нарушений в психоэмоциональной сфере [Чумаков, 2000]).

По мнению Краснощекова, "стремясь сохранить антропогенные системы, человек обречен на борьбу с жизнью во всех ее проявлениях¹. В XX в. для этих целей создана мощная индустрия производства ядохимикатов и противопаразитарных препаратов. Первоначально ситуация казалась очень простой и сводилась к уничтожению отдельных "вредных" видов. Но в середине XX в. было доказано, что у бактерий возможен горизонтальный перенос фрагментов хромосом от одной клетки к другой с изменением генетического кода клетки-реципиента. Этот механизм <...> обеспечивает несравненно более стремительное течение эволюционного времени прокариот. Экспериментальные данные подтверждаются распространением паразитов, резистентных к высокоэффективным в недавнем прошлом препаратам" [Краснощеков, 2012, с. 106].

В XXI в. все громче звучат голоса тех, кто говорит о возрастающей роли экологической медицины [Ecological Medicine., 2004] как особой отрасли здравоохранения (не причинять вреда окружающей среде и, в свою очередь, улучшать здоровье человека). Микробиолог Р. Дюбо (см. выше раздел 6.2.2) считал,

¹ В 1877 г. **Л. Пастер** доказал, что одни микробы могут тормозить рост других: "Жизнь мешает жизни - La vie empêche la vie". Это абсурдное для эколога утверждение имеет глубокий смысл с позиции антропоцентризма. Открытие Пастером мира микроорганизмов положило начало новой эры в обеспечении общественного здоровья.

что "роль биолога заключается в изучении природы "человеческого сырья" и механизмов, которые каждый человек использует, чтобы создать себя (собственную эмпирическую индивидуальность). Эта роль становится все более значимой, так как человеческая жизнь все более определяется глубоким влиянием технологий и, следовательно, все большим удалением от эволюционного опыта человека" [Dubos, 1965, p. 18]. Профилактика и осторожность - вот первая линия обороны экологической медицины.

Повторим:

1. Что является объектом, предметом и целью медицинской экологии?
2. Прокомментируйте самые распространенные в России "экологические недуги" (URL : <http://www.km.ru/zdorove/2012/09/14/>):
 - a) астма, вызванная высоким содержанием в воздухе химических веществ;
 - b) иммунная депрессия при отравлении тяжелыми металлами и диоксидами, свойственная жителям промышленных зон;
 - c) "киришский" синдром - тяжелая аллергия, вызываемая повышенным содержанием в воздухе белково-витаминных концентратов;
 - d) болезнь Юшко - следствие высокого содержания в организме полихлорированных бифенилов;
 - e) синдром хронической усталости - заболевание, вызванное ослаблением иммунной системы человека из-за ухудшающихся экологических условий.
3. Какие экологические факторы влияют на здоровье населения¹? Назовите 5-7 основных.

Темы для дискуссий

- Труды Т. Гексли, Дж. Марша, Г. Спенсера - фундамент научных основ экологии человека.
- ГИС-технологии при создании медико-экологических карт.
- Каково влияние глобальных климатических изменений на здоровье человека?

¹ Директор Европейского регионального бюро ВОЗ С. Якаб (Zsuzsanna Jakab), выступая на открытии обновленного Европейского центра по окружающей среде и охране здоровья (Бонн, Германия, 14 февраля 2012 г.), отметила, что "согласно проведенным оценкам, в среднем житель Европы теряет 8,6 месяца ожидаемой продолжительности жизни из-за уровней загрязнения воздуха, превышающих уровни, рекомендуемые ВОЗ. В соответствии со сделанными в Боннском офисе заключениями, шум, связанный с дорожным движением, обуславливает около одного миллиона потерянных здоровых лет жизни в Западной Европе ежегодно. Экспертами офиса было определено, что ненадлежащие жилищные условия обуславливают более 100 000 смертей в Европейском регионе ежегодно" (URL: <http://www.euro.who.int/ru/about-us/regional-director>).

6.4. Экономика и общество (лекции № 24-25)

6.4.1. Рост народонаселения

Великий французский писатель **Виктор Гюго** (Victor Marie Hugo; 1802-1885) как-то сказал: "Величие народа вовсе не исчисляется его численностью, как величие человека не измеряется его ростом"¹. Однако население Земли последние 150-200 лет растет экспоненциально, что позволяет говорить о *демографическом взрыве* (рис. 6.22 - 6.23).

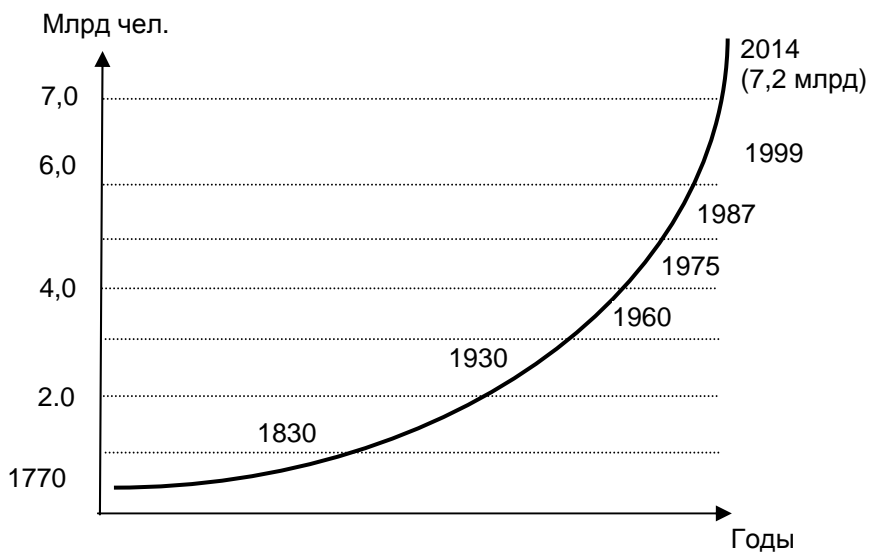


Рис. 6.22. Изменение численности населения Земли в XVIII-XXI вв.

В настоящее время население Земли каждую секунду увеличивается на 160 чел., в год - примерно на 110 млн чел. (за год и один квартал - на целую Россию!); на 1 января 2016 г., по оценкам отдела народонаселения при Секретариате ООН, численность населения Земли составляла 7 295 889 256 чел. Однако нынешние темпы прироста населения не могут сохраняться в обозримом будущем (табл. 6.12), так как они уже сегодня ставят под угрозу способность многих государств обеспечивать образование, здравоохранение и продовольственную безопасность своего населения (сегодня это происходит за счет снижения уровня жизни).

¹ URL: <http://wisdomstore.ru/37792>.

Таблица 6.12

Прогнозы роста населения Земли

Автор прогноза	Глубина прогноза, год	Прогнозируемая численность, млрд чел.
А. Левенгук, 1679 г. (по данным [Данилов-Данильян, Лосев, 2000, с. 57])		13,4
Т. Мальтус, 1798 г. (модель геометрического роста при $T_{1800} = 0,9 \cdot 10^9$, $\epsilon = 0,006 \cdot 10^9$, $t = 200$ лет)	2000	3
Т. Мальтус (модель геометрического роста при $T_{1900} = 1,6 \cdot 10^9$, $\epsilon = 0,05 \cdot 10^9$, $t = 100$ лет)	2000	240
К.Э. Циолковский [1928] (по критерию надежности)	1990	4
А.Д. Сахаров [1972] (по критерию доступности организованной площади)	2020	11
В.М. Котляков [1994] (по критерию нарушенной биоты суши)	1990	0,6-1
М.Е. Виноградов с соавторами [1994] (по критерию потребляемой продукции)	1990	3-4
А.В. Жирмунский, В.И. Кузьмин [1994] (по критерию критических уровней развития)	2003-2008	7,4-9,1
С.П. Капица [1995, 1999] (по критерию гиперболического роста $N = 186/[T_0 - T]$, где $T_0 = 2025$ г. от Рождества Христова - от критической даты)	2020	12-13
Статистический прогноз (по критерию метода наименьших квадратов по данным 1000-1985 гг.)	2000	6,5-7

Вклад разных стран в общую картину роста народонаселения далеко не одинаков: число жителей слаборазвитых стран (75% населения, 20% мировых богатств) растет значительно быстрее, чем в развитых странах (25% населения, 80% богатств). Так называемый суммарный коэффициент рождаемости (т. е. СКР - среднее количество детей, которых рождает каждая женщина в течение

жизни; СКР = 2 обеспечивает неизменную численность населения) в высокоразвитых странах составляет 1,9 (наблюдается тенденция сокращения населения), а в слаборазвитых странах - 4,8 (без Китая) или 4,1 (с его участием).



Рис. 6.23. Последствия демографического взрыва

URL: <http://www.playst.ru/news.php?readmore=180>;

URL: <http://www.bugaga.ru/interesting/1146737514>.

Причина быстрого роста народонаселения в XX в. - снижение детской смертности в слаборазвитых странах (из-за использования противоэпидемических прививок в детском возрасте) при сохранении прежних уровней рождаемости. При этом быстрорастущее население слаборазвитых стран ради повседневного выживания резко увеличивает свое давление на природу (*обнищавший народ будет истощать окружающую природную среду, а истощенная природная среда сможет поддержать только нищенское существование*).

Как и все алармные (внушающие опасения, тревогу) прогнозы, расчеты предельной численности населения имеют лишь относительную ценность. Достоверность их лимитирована уровнем знаний и технологий. Так, гипотеза о возможности автотрофного существования человека в будущем, высказанная **К.Э. Циолковским** и **В.И. Вернадским**, снимает, например, трофические лимиты численности, из которых исходил **Т. Мальтус**. К тому же экспоненциальный рост населения, как уже отмечалось, - явление непостоянное. С ростом численности можно бороться не только снижением рождаемости до уровня, соответствующего нынешней смертности (лицензированием деторождения), но и повышением материального благосостояния, культурного уровня населения и пр. Нынешний кризис биосферы можно преодолеть не только ограничением роста населения и его материального потребления, но и использованием новых источников энергии. Так, замена традиционных сегодня источников энергии (не беремся обсуждать реальность этой возможности) теоретически может снять проблему нарушения устойчивости биосферы вследствие ее загрязнения.

6.4.2. Экономические механизмы природопользования

Если экология - естественно-научная дисциплина, наука о собственном доме, то экономика - общественная дисциплина, наука об умении вести этот дом.

Экономика природопользования - раздел конкретной экономики, изучающей главным образом вопросы экономической (в ряде случаев и внеэкономической) оценки природных ресурсов и такой же оценки ущербов от загрязнения окружающей природной среды [Реймерс, 1990].

Академик **Т.С. Хачатуров** так определял основные задачи этого направления экономики: "Экономика природопользования освещает две группы связанных между собой проблем: во-первых, как наиболее экономически эффективно использовать необходимые в производстве и потреблении ресурсы и, во-вторых, каковы экономически наиболее целесообразные методы предотвращения или

ликвидации загрязнения окружающей среды. Эти вопросы должны решаться с учетом изменения потребностей - личных и общественных, потребительских и производственных - в ходе развития производительных сил и прогресса науки и техники" [Хачатуров, 1987, с. 14]. В этом определении явно просматривается примат экономики над экологией.

Противоположная точка зрения отстаивается экологами: "Экономика природопользования окажется бесплодным научным направлением, если не будет опираться на существующие законы экологии и не будет использовать специально организованную экологическую информацию о состоянии экосистем региона. <...> Таким образом, **основной задачей экономической экологии должна стать задача определения оптимальных соотношений антропогенных нагрузок и экологической емкости территории.** Причем эти соотношения не должны быть статичными (балансовыми, как это принято в экономике), а в соответствии с динамическими особенностями экосистем (флуктуациями, сукцессиями, эволюцией) следует говорить о достижении динамического равновесия в системе "Природа - Человек". **Другой не менее важной задачей должна стать разработка стратегии и тактики экономического управления природопользованием** (не отягощенных идеологическими запретами, а в строгом соответствии с экологическим знанием) для достижения этих оптимальных соотношений" [Розенберг, 1994, с. 12].

Практически любая хозяйственная деятельность человека так или иначе приводит к изъятию некоторой доли природных ресурсов и к загрязнению окружающей природной среды. Сегодня стало очевидным, что только с помощью увеличения платы за потребляемые ресурсы и инвестиций в охрану окружающей природной среды (что само по себе в условиях становления рынка в России весьма проблематично¹) экологических проблем не решить. Необходимо создать и привести в действие систему хозяйственных рычагов экологизации производства, развить рынок природоохранных (экологических) услуг. В настоящее время начинают внедряться меры экономического воздействия на сферу охраны природной среды (налоги, система платежей различного рода, экологический аудит и т. п.). Однако в силу некомплексного характера проводимых мероприятий и ряда других причин заметного стимулирующего действия на экологическую политику предприятий и территориальных органов управления пока не оказывается.

¹ В Кремле 20 ноября 2013 г. прошло заседание Совета безопасности РФ, на котором Президент **В.В. Путин** потребовал ускорить разработку стратегии экологической безопасности России, признав при этом, что "Если сказать честно, мы по процентам к ВВП достаточно мало тратим денег на все эти мероприятия... Скажу - 0,8 процента. Это ни в какое сравнение не идет со странами с развитой экономикой" (URL: <http://news.kremlin.ru/news/19655>).

Экологическое налогообложение сегодня у нас в стране направлено на взимание денежных средств с предприятий, загрязняющих окружающую природную среду (плата за выбросы и сбросы). Для служб государственного контроля, в известном смысле, данная ситуация соответствует принципу "*чем хуже, тем лучше*" - указанные службы "живут" с этих налогов. Думается, что более эффективным был бы противоположный механизм: платить предприятиям за сокращение выбросов и сбросов, за ввод новых природоохранных технологий, за строительство очистных сооружений и пр. В этом случае возрастает роль **экологического аудита** (совместно с налаженной системой экологического мониторинга [Кудинова, 2013; Юрина, 2013]).

Из всех известных на сегодня методов эколого-экономического регулирования наиболее гибкими являются "бэбл-принцип" и "торговля выбросами".

"Бэбл-принцип": предприятия, находящиеся в одном регионе, сами устанавливают объемы выбросов от отдельных источников загрязнения в пределах общего, регламентируемого муниципальными властями допустимого объема загрязнения. При таком подходе нет необходимости в каких-то единых требованиях к источникам загрязнения, что дает возможность группе предприятий выбирать различные способы достижения суммарного норматива выбросов (сокращение объемов выбросов, техническое перевооружение предприятий, закрытие наиболее "грязных" из них, снижение объемов производства и пр.; все это создает предпосылки уменьшения совокупных издержек на защиту среды от загрязнения).

"Бэбл-принцип" ориентирован на уже существующие предприятия и призван стимулировать определенное "разделение труда" внутри группы предприятий с учетом необходимости снижения уровня загрязнения с минимизацией экономических издержек на природоохранные мероприятия.

Так, например, "бэбл-принцип" позволил химическим предприятиям компании "Дюпон - DuPont" (США) направить средства на сокращение выбросов всего на 5 крупных источников вместо "размазывания" их по 205, что позволило снизить уровень загрязнения до необходимого и сэкономить около 12 млн долл. К 1985 г. в США было заключено 50 соглашений с предприятиями об использовании "бэбл-принципа" и находилось на рассмотрении еще более 500 заявок (с предполагаемой экономией в 700 млн долл.). Более того, оказалось, что 30 из первых 50 предприятий, подписавших соглашение, добились даже большего снижения уровня загрязненности, чем было предусмотрено. По оценкам американских экономистов, для достижения 60%-ного снижения уровня выбросов "бэбл-принцип" требует почти в 2 раза меньше средств по сравнению с традиционными методами контроля ("за каждой трубой").

Другой метод эколого-экономического регулирования - "*торговля выбросами*" - связан с прямыми сделками между предприятиями путем торговли в пределах "квот на загрязнение" [Голуб, Струкова, 1993]. Мотивы заключения сделок также могут быть весьма разными. Так, предприятие может покупать квоты на выброс с тем, чтобы уменьшить бремя платежей за сверхнормативные выбросы, создать определенный запас разрешений на выбросы в ожидании повышения цен на эти разрешения или для обеспечения предполагаемого развития, связанного с ростом загрязнения. Продавать квоты можно при переходе на новые, экологически чистые технологии и пр.

"Торговля выбросами" преимущественно касается новых или модернизируемых предприятий: введение новых мощностей должно компенсироваться сокращением выбросов на уже существующих источниках.

Данный способ, по-видимому, наиболее эффективен в условиях сложившейся и развитой экономики. Естественно, что оба эти подхода ("бабл-принцип" и "торговля выбросами") требуют налаженной и оперативной системы экологического мониторинга и контроля за выбросами предприятий.

Для России в ее современном состоянии реальная экологизация экономики возможна лишь при условиях:

- совершенствования административно-правового управления экологической ситуацией;
- введения экономических механизмов рационального природопользования;
- роста затрат на охрану окружающей природной среды (среднегодовые темпы роста капитальных вложений, по предварительным оценкам, должны составлять 107-108%, сейчас они около 102%);
- повышения доли затрат на охрану окружающей природной среды в валовом национальном продукте до 3-5% (сейчас - менее 1%).

Элементы "зеленой" экономики. В ходе подготовки к международному саммиту ООН в Рио-де-Жанейро в 2012 г. (Рио + 20) увидел свет новый Доклад ЮНЕП - Программы ООН по окружающей среде¹ (UNEP, United Nations Environment Programme). В "Предисловии" к этому Докладу [Навстречу "зеленой"..., 2011, с. 7] один из его инициаторов - исполнительный директор ЮНЕП, заместитель Генерального секретаря ООН **А. Штайнер** [Achim Steiner, Германия] - подчеркивает, что доклад находится "среди ключевых вкладов ЮНЕП в

¹ Программа, способствующая координации охраны природы на общесистемном уровне, учреждена на основе резолюции Генеральной Ассамблеи ООН № 2997 от 15 декабря 1972 г. (A/RES/2997(XXVII)); основная цель ЮНЕП - организация и проведение мер, направленных на защиту и улучшение окружающей среды во благо нынешнего и будущих поколений; девиз Программы - "Окружающая среда в интересах развития".

процесс "Рио + 20" и в общие цели решения проблем бедности и формирования устойчивого 21-ого столетия". Доклад весьма объемён (он состоит из "Введения", трех частей и "Выводов"), готовился в течение двух лет (с 2009 г.) и в его написании были задействованы (если судить по спискам благодарностей) более 650 специалистов, ученых, представителей бизнеса, общественных организаций (сразу заметим, что, к сожалению, следов участия российских представителей мы не нашли). Основную функцию Доклада его авторы видят в развенчивании двух главных мифов: о неизбежном компромиссе между экологической устойчивостью и экономическим прогрессом, и о том, что "зеленая" экономика является роскошью, которую могут себе позволить только богатые страны. Обсудим указанный Доклад несколько подробнее, чем это принято в учебниках, так как он дает наиболее полное представление о новом направлении в экономике природопользования.

ЮНЕП определяет "зеленую" экономику как экономику, которая приводит к "улучшенному благосостоянию людей и социальному равенству, значительно уменьшая экологические риски и экологические дефициты" [Green Economy..., 2010, p. 7].

Таким образом, главный вывод, который можно сделать после знакомства с проблемой, состоит в том, что "зеленая" экономика признает целью устойчивого развития "улучшение качества жизни людей в пределах ограничений окружающей среды, которые включают борьбу с глобальным изменением климата, за обеспечение энергетической безопасности и устранение экологического дефицита. Однако "зеленая" экономика не может быть сосредоточена исключительно на устранении проблем охраны окружающей среды и дефицита. Она также должна способствовать снятию озабоченностей, связанных с проблемами устойчивого развития и справедливостью с точки зрения разных поколений и искоренения бедности" [Навстречу "зеленой"..., 2011, с. 21-22].

Первая часть доклада "Инвестиции в природный капитал" состоит из четырех глав, в которых описываются отрасли, извлекающие выгоду из природного капитала: "Сельское хозяйство", "Рыболовство", "Вода (водное хозяйство)" и "Лес (лесное хозяйство)". Эти главы содержат много интересной и полезной информации (глобальные и сравнительные оценки для разных стран тех или иных параметров, связанных с "зеленой" экономикой). Здесь можно указать на некоторые результаты, которые могли бы быть включены в этот доклад, будь среди его авторов отечественные исследователи и специалисты.

Одним из направлений "озеленения" экономики сельского хозяйства должна стать оптимизация агроландшафтов [Миркин, Хазиахметов, 2000а, б]. Об этом писал еще в XIX в. патриарх отечественной агроэкологии **А.Т. Болотов** [1988,

с. 121]: "Соблюдение должной пропорции между скотоводством и хлебопашеством есть главнейший пункт внимания сельского хозяйства. Сии две вещи так между собою связаны, что если одна упущена будет, то неминуемо нанесет вред и другой".

За последние десятилетия из сельскохозяйственного оборота Российской Федерации было выведено свыше 26 млн га земель, что составляет 22% посевных площадей (примерно территория поднятой когда-то целины). С экологической точки зрения, это позитивный процесс, особенно в степных и лесостепных районах страны; однако его стихийное течение снижает экономическую и природоохранную эффективность. Естественно, что составляющие соотношения "пашня : сенокосы : пастбища" должны различаться в зависимости от природно-климатических зон (а может, и еще более "тонко"). Такого рода анализ проводился для территории Волжского бассейна [Розенберг, 2009, с. 409-414]. В результате были сделаны следующие выводы: *во-первых*, в Волжском бассейне при существующей структуре агроландшафтов в целом имеет место "перевыпас" крупного рогатого скота (КРС) на 21,6% (весьма заметная величина). *Во-вторых*, лишь на 7 территориях из 41 имеется возможность незначительно увеличить стадо КРС - это, прежде всего, Республика Башкортостан (за счет высокой доли сенокосов), Рязанская и Астраханская области (за счет пастбищ). *В-третьих*, имеется группа территорий (Республики Татарстан, Мордовия, Удмуртия, Чувашия, Саратовская, Самарская, Московская области), где для поддержания даже существующего количества голов КРС необходимо за счет пашни увеличивать долю сенокосов и пастбищ. Все это позволяет оптимизировать структуру сельскохозяйственных территорий, что и работает на "зеленую" экологию.

Одной из главных причин нарушения нормального функционирования водных экосистем и ухудшения качества вод в нашей стране является несовершенство системы нормирования антропогенной нагрузки. В частности, в качестве критериев нормирования применяются одинаковые для всей территории России предельно допустимые концентрации (ПДК), которые зависят только от вида водопользования и не учитывают региональных особенностей формирования природных вод. В результате устанавливаются ошибочные приоритеты управления антропогенной нагрузкой. Таким образом, экологическое нормирование является ключевой проблемой в формировании и экологической безопасности, и принципов "зеленой" экономики. Более чем два десятилетия назад в России был поставлен вопрос о необходимости определения допустимых экологических нагрузок и адекватных ограничений (нормирования) существующих антропогенных воздействий с учетом всей совокупности возможного вредного воздей-

ствия многих факторов и природной специфики объектов [Израэль, 1984]. В этом контексте представляется целесообразным ввести региональные нормативы качества вод или бассейновые допустимые концентрации (БДК) для нормирования антропогенной нагрузки для веществ двойного генезиса (формирующихся под действием природных и антропогенных факторов) [Селезнёв, Селезнёва, 1998; Селезнёва, 2007; Селезнёва, Селезнёв, 2010]. Разработка и внедрение БДК позволит исправить ситуацию, когда ПДК, с одной стороны, необоснованно завышены (для Куйбышевского и Саратовского водохранилищ на Волге, например, по нитратам и фосфатам), а с другой - занижены (по меди и цинку) и не могут быть соблюдены в силу естественных причин, обусловленных природными особенностями водных объектов.

Вторая часть "Инвестиции в энерго- и ресурсоэффективность" обсуждаемого Доклада состоит из семи глав - "Возобновляемая энергетика", "Промышленность", "Отходы", "Строительный комплекс", "Транспорт", "Туризм", "Городское (коммунальное) хозяйство". Здесь обсуждаются те отрасли, которые могут быть охарактеризованы как "созданный капитал" и традиционно считаются "коричневыми" отраслями экономики. Именно для них в Докладе отмечаются большие возможности для сбережений ресурсов и энергии. В частности, показано, что эти сбережения могут стать ведущим элементом экономического роста и повышения занятости, а также в некоторых случаях иметь важные последствия для искоренения бедности. Эффективность использования ресурсов является многоаспектной темой, поскольку она охватывает энергоэффективность производств и мест обитания, эффективность материалов в производстве и улучшение управления отходами.

Ярким примером "зеленой" экономики может служить *экологический туризм*. Для жителей Европы, Японии и Америки путешествия по охраняемым природным территориям давно стали одним из самых популярных видов отдыха, а принципы экологического туризма - незыблемыми правилами поведения на природе. Слово "экотуризм" стало синонимом слова "эковоспитание". Возрастающий спрос в этом секторе туризма приводит к созданию новых особо охраняемых природных территорий, в первую очередь национальных и природных парков. Экотуризм как отрасль экономики оказывает существенное влияние на развитие регионов. Он позволяет увеличить поступления в бюджет, создать дополнительные рабочие места и в результате обеспечить улучшение экономической ситуации, что ведет к снижению бедности. Большое значение экотуризма заключается и в том, что он способствует росту финансовых инвестиций в поддержание и развитие природных экосистем региона. Все эти положительные моменты, которые уже действуют в туристически развитых странах (например,

граждане США совершают внутри страны приблизительно 800 млн туристических поездок в год; из них более 300 млн поездок - это посещение национальных парков США [Дегтярёв и др., 2003]), должны найти свое место и в "зеленой" экономике России. Однако сегодня уровень развития туризма в России не соответствует ни потребностям населения в рекреационных услугах, ни возможностям экономики. На туризм в начале нового века приходилось лишь 0,4% ВВП и 1,8% экспорта страны [Природные ресурсы., 2001]. Причем основную часть иностранцев, приезжающих в Россию с частными, деловыми и туристическими целями, дают страны СНГ. Что касается внутреннего туризма, то за последние годы популярность его снизилась, чему способствовало расширение предложений зарубежных поездок, которые сравнимы по стоимости с поездками по стране (а в некоторых случаях - дешевле и с несравненно более качественным набором услуг). И в этой сфере "зеленой" экономики необходимо провести *инвентаризацию, районирование* и создать общероссийский *атлас рекреационных услуг* (пример такого рода атласа имеется [Атлас туристических..., 2007]).

Некоторым методическим подходам посвящена последняя, третья часть Доклада "Поддержка перехода к глобальной "зеленой" экономике", которая состоит из трех глав: "Моделирование глобальных "зеленых" инвестиционных сценариев", "Благоприятные условия" и "Финансы". Можно сделать несколько замечаний по последней главе и ответить на сакраментальный вопрос: "Где деньги, Зин?" В главе "Финансы" подчеркивается, что глобальный переход к "зеленой" экономике потребует значительных финансовых ресурсов. При этом финансовые инвестиции (по данным Международного энергетического агентства, субсидии на ископаемое топливо в мире в 5 раз больше, чем на возобновляемые источники энергии), банковское дело и страхование представляются главными каналами финансирования "зеленой" экономики (рост и все нарастающее "позеленение" капитала, появление новых рыночных инструментов ("углеродное" финансирование, "зеленые" стимулирующие фонды, банки "зеленых" инвестиций, "зеленые" облигации и пр.) открывают возможности для крупномасштабного финансирования глобального "зеленого" экономического преобразования). Иными словами, очевидна роль новых приоритетов в формировании финансовых потоков для обеспечения "зеленой" экономики [Захарова, 2011]. Авторы доклада подчеркивают, что государственная поддержка выступает только в качестве "пускового механизма" такого экономического преобразования.

Между 2007 г. и серединой 2010 г. около 557 млрд долл. (\approx 160 млрд долл. в год) было использовано только на глобальном рынке возобновляемой энергетики (произошло 4-кратное увеличение ежегодных инвестиций [Навстречу "зеленой"..., 2011, с. 696]). Для сравнения: ежегодная "стоимость" Государственной

программы "Энергосбережение и повышение энергетической эффективности на период до 2020 года" составляет приблизительно 30 млрд долл. [Доклад "О реализации...", 2012, с. 53], и если учесть, что, по официальной отчетности, возобновляемая энергетика (атомная и гидроэнергетика) для России составляют треть производства всей электроэнергии, то отечественный рынок возобновляемой энергетики должен быть оценен примерно в 10 млрд долл. в год (чуть более 6% всех ежегодных затрат в этом сегменте экономики). Цифра вполне разумная, была бы политическая воля ее достичь...

Председатель Правительства Российской Федерации **Д.А. Медведев** выступил 21 июня 2012 г. на третьей сессии пленарного заседания Конференции ООН по устойчивому развитию "Рио + 20". Среди десяти тезисов его краткого выступления один пункт затрагивал вопросы "зеленой" экономики: "Что касается модели "зеленого роста", считаем, что нет никакого смысла делать этот процесс бюрократическим. Каждое из государств вольно следовать своим собственным планам, но важно, чтобы эти планы были публично заявлены, чтобы их совокупность была достаточна для достижения целей глобального устойчивого развития, чтобы существовали механизмы постоянного обмена наилучшими практиками и технологиями в рамках "зеленого развития". Организация Объединенных Наций в лице форума высокого уровня и международные институты развития здесь должны играть главную, лидирующую роль"¹ (выделено нами; напомним, что главная задача такого рода конференций ООН именно выработать согласованные и единоподчиненные правила поведения в условиях беспрецедентных и катастрофических изменений биосферы. - *Ремарка наша*).

Моделирование и анализ перехода к "зеленой" экономике показали, что "уровень необходимых дополнительных инвестиций составляет 1-2,5% глобального ВВП ежегодно до 2050 г." [Навстречу "зеленой"..., 2011, с. 729]. Такие средства вполне можно привлечь при условии реализации продуманной государственной политики и использования инновационных механизмов финансирования. Собрать, поделить и эффективно израсходовать их - цель следующего десятилетия под флагом "Будущее, которое мы хотим" [Розенберг, Кудинова, 2012].

6.4.3. Концепция устойчивого развития и ноосфера

Основа рационального природопользования была заложена в начале XX в. учением о биосфере **В.И. Вернадского** и о ее трансформации под влиянием деятельности человека. Осознание глобальности экологических катастроф пришло

¹ URL: <http://www.ria-pobeda.ru/print.php?type=txt&ID=5412>.

значительно позже и ассоциируется с работами **Р. Кэрсона** "Безмолвная весна" [Carson, 1962], **П. Эрлиха** "Популяционная бомба" [Ehrlich, 1968], **Г. Хэрдина** "Общая трагедия" [Hardin, 1968], **Б. Коммонера** "Замыкающийся круг: Природа, человек, технология" [Commoner, 1971] и ряда других специалистов, с моделированием последствий ядерной войны американскими и под руководством академика **Н.Н. Моисеева** советскими учеными. Также выявлены другие отрицательные эффекты научно-технического прогресса, не ограничивающиеся территориями отдельных государств: техногенное изменение климата, разрушение озонового слоя, опустынивание, воздействие кислотных дождей и т. п.



Морис Стронг
(Maurice F. Strong;
г. р. 1929)

Тревога ученых за будущее человечества как биологического вида дошла до политиков и общественных деятелей. В июне 1972 г. в Стокгольме (Швеция) прошла Конференция ООН по вопросам охраны природы, в которой приняло участие 113 стран. Декларация об охране окружающей среды была принята **5 июня (Международный день охраны окружающей среды)**. Генеральный секретарь этой конференции **М. Стронг** (Канада) впервые сформулировал понятие "экоразвитие" - экологически ори-



ентированное социально-экономическое развитие. На этой же конференции была создана специальная структура - Программа ООН по окружающей среде (ЮНЕП) с целью разработки рекомендаций по наиболее острым проблемам экологического кризиса.

В 1983 г. по инициативе Генерального секретаря ООН и в соответствии с резолюцией 38/161 Генеральной Ассамблеи ООН была создана Международная комиссия ООН по окружающей среде и развитию (МКОСР), которую возглавила премьер-министр Норвегии **Г.Х. Брундтланд** (Gro Harlem Brundtland). Эта комиссия была призвана вскрыть проблемы, объединяющие экологическую и социально-экономическую озабоченности в разных регионах мира. В 1987 г. был опубликован доклад МКОСР "Наше общее будущее" - "Our Common Future (The Brundtland Report)". В составлении и обсуждении этого доклада приняло участие 823 специалиста и 84 организации. Среди приглашенных специалистов больше всего было канадцев (30%), бразильцев (9%) и россиян (6,5%). Среди отечественных ученых были академики **В.Е. Соколов** (член МКОСР), **Н.Н. Моисеев**, **В.А. Легасов**, **Р.З. Сагдеев**, **Ю.А. Израэль** и др. [Наше общее..., 1989].



**Валерий Алексеевич
Легасов (1936 - 1988)**



**Роальд Зиннурович
Сагдеев (г. р. 1932)**



**Юрий Антониевич
Израэль (1930 - 2014)**

Через доклад [Our Common., 1987] в обиход вошло понятие "sustainable development". В 1989 г. указанный документ был издан у нас в стране [Наше общество., 1989] и понятие "sustainable development" перевели как "устойчивое развитие". Сразу заметим, что данный перевод весьма неудачен. Правильнее было бы перевести этот термин как "допустимое развитие", "неистощающее развитие" или "развитие, сохраняющее целостность".

Один из выводов доклада гласит:

"Человечество способно придать развитию устойчивый и долговременный характер с тем, чтобы оно отвечало потребностям ныне живущих людей, не лишая будущие поколения возможности удовлетворять свои потребности. Концепция устойчивого развития действительно предполагает определенные ограничения в области эксплуатации природных ресурсов, но эти ограничения являются не абсолютными, а относительными и связаны с современным уровнем техники и социальной организацией, а также со способностью биосферы справляться с последствиями человеческой деятельности. <...> Устойчивое и долговременное развитие представляет собой не неизменное состояние гармонии, а скорее процесс изменений, в котором масштабы эксплуатации ресурсов, направление капиталовложений, ориентация технического развития и институциональные изменения согласуются с нынешними и будущими потребностями. Мы не утверждаем, что данный процесс является простым и беспрепятственным. Болезненная процедура выбора неизбежна. Таким образом, в конечном счете в основе устойчивого и долговременного развития должна лежать политическая воля" [Наше общество., 1989, с. 20].

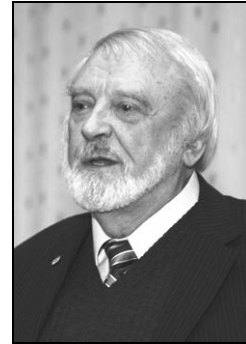
Существенную роль в становлении экологического самосознания населения сыграли публицистические работы российских философов (А.Д. Урсул, Э.В. Гирусов), экономистов (М.Я. Лемешев, В.И. Данилов-Данильян, С.Н. Бобылев), математиков (Н.Н. Моисеев), химиков (В.А. Коптюг), географов (К.С. Лосев, К.Я. Кондратьев), литераторов (Л.М. Леонов, К.Г. Паустовский, С.П. Залыгин, В.А. Солоухин) и, конечно, экологов (Г.И. Галазий, А.В. Яблоков, А.Л. Яншин, Г.В. Добровольский и многие другие).



**Аркадий Дмитриевич
Урсул**
(г. р. 1936)



**Эдуард Владимирович
Гирусов**
(г. р. 1932)



**Михаил Яковлевич
Лемешев**
(г.р. 1927)



**Сергей Николаевич
Бобылев**
(г. р. 1952)



**Гурий Иванович
Марчук**
(1925 - 2013)



**Валентин Афанасьевич
Коптюг**
(1931 - 1997)



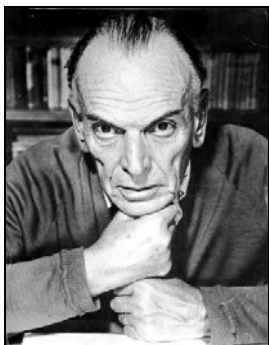
Ким Семенович Лосев
(г.р. 1931)



**Кирилл Яковлевич
Кондратьев**
(1920 - 2006)



**Леонид Максимович
Леонов**
(1899 - 1994)



**Константин Георгиевич
Паустовский**
(1892 - 1968)



**Сергей Павлович
Залыгин**
(1913 - 2000)



**Владимир Алексеевич
Солоухин**
(1924 - 1997)



**Григорий Иванович
Галазий**
(1922 - 2000)



**Александр Леонидович
Яншин**
(1911 - 1999)



**Глеб Всеволодович
Добровольский**
(1915 - 2013)

В июне 1992 г. в Рио-де-Жанейро (Бразилия) прошла Конференция ООН по окружающей среде и развитию, на которой представителями 172 стран были приняты "Декларация по окружающей среде и развитию" и "Повестка дня на XXI век - программа перехода к устойчивому развитию". Таким образом, была документально оформлена и официально закреплена существовавшая на протяжении двух десятков лет тенденция перехода от национальных программ охраны природы отдельных стран к охране биосферы в глобальном масштабе усилиями большей части человечества; идеи устойчивого развития пронизывают все документы этой Конференции. Президент России **Б.Н. Ельцин** 1 апреля 1996 г. (надо иметь отчаянную смелость, чтобы в День смеха принимать столь судьбоносное для страны решение) подписал Указ № 440 об утверждении концепции перехода нашей страны к устойчивому развитию. Эта концепция вызвала широкую и неоднозначную

реакцию со стороны общественности и научных кругов. Так, к началу работы Всероссийского съезда по охране природы было предложено около 40 вариантов концепций устойчивого развития России, представленных почти всеми основными политическими движениями, отдельными исследователями и группами ученых (см. обзоры: [Розенберг и др., 1996, 1998]). Если отбросить в сторону "политический окрас" многих из этих работ и желание политиков использовать принципы устойчивого развития в своих интересах, наиболее важным является вопрос о практической реализации принципов устойчивого развития как в отдельных странах, так и в глобальном масштабе.

Уже неоднократно подчеркивалось, что Россия, как ни одна другая страна в мире, подготовлена к началу реализации концепции устойчивого развития **учением о ноосфере** В.И. Вернадского, которое стало достоянием мировой науки в 1944 г. И даже предлагается положить данное учение в основу стратегии человечества взамен достаточно неопределенного "устойчивого развития". Но как представляется, этого делать не следует. Более того, целесообразно вообще отказаться от понятия ноосферы в том смысле, который подразумевается ее сторонниками в отечественной литературе.

В трудах Вернадского, возможно сознательно, "нет законченного и непротиворечивого толкования сущности материальной ноосферы как преобразованной биосферы" [Баландин, 1988, с. 94]. Оно обычно трактуется как новое состояние биосферы (направленно измененное в интересах человека), при котором разумная деятельность становится глобальным, определяющим фактором развития. Нередко возникновение ноосферы представляется как результат *коэволюции* природы и общества [Моисеев, 1990].

Ошибочность такой интерпретации очевидна. *Коэволюция - это не параллельное развитие, а прежде всего взаимная адаптация.* Человек наконец пришел к выводу, что он должен соизмерять свою деятельность с законами природы, чтобы сохранить себя как биологический вид. Это еще как-то можно назвать адаптацией. Но никаких признаков адаптации Природы к человеческой деятельности просто нет. Единственный ее ответ - деградация (см. *постулаты видового обеднения*, раздел 5.4). Даже при большом желании разрушение невозможно превратить в эволюцию. Следует учитывать и еще один немаловажный факт. Антропогенные системы имеют примитивную структуру, устойчивость их по сравнению с естественными мала. Без постоянной заботы человека такие системы в лучшем случае замещаются естественными экосистемами (например, поглощение брошенной железной дороги через бразильскую сельву). Речь идет, конечно, не об эволюционном переходе биосферы в новое качественное состояние,

а о замещении биосферы техносферой: "Наша идеальная ноосфера более походит на символ веры, чем на объект научных исследований" [Баландин, 1988, с. 95].

Концепция ноосферы и ее "материалистическое обоснование" развивались Вернадским в основном в конце 30-х - начале 40-х гг. XX в. Это учение стало, возможно, в большей степени стараниями интерпретаторов Вернадского, научным обеспечением сталинского плана великого преобразования природы. Оправдание такой "переделки" природы лежит в сущности концепции ноосферы по Вернадскому. Такое видение ноосферы не приемлемо в настоящее время, когда мир в общем осознал необходимость сохранения резервной части биосферы в естественном состоянии, как и необходимость ограничения общего пресса на биосферу в пределах, не нарушающих ее целостности. Интересно, что еще в 1959 г. такую же "крамольную" мысль о ноосфере Вернадского как об опасной философии высказал **Ю. Одум**, а в 1970 г. ее поддержал **М.М. Камшилов**.

Впрочем, имеется и иное мнение о сущности представлений Вернадского о ноосфере. Палеонтолог и писатель-фантаст **И.А. Ефремов** [1990, с. 84] в фантастическом романе "Час быка" пишет: "Человек погружен в неощутимый океан мысли, накопленной информации, который великий ученый Вернадский назвал ноосферой. В ноосфере все мечты, догадки, вдохновенные идеалы тех, кто давно исчез с лица Земли, разработанные наукой способы познания, творческое воображение художников, писателей, поэтов всех народов и веков". Такое понимание ноосферы, оставаясь материалистическим (а в то время оно и не могло быть иным), близко и к первоначальному определению,



**Иван Антонович
Ефремов**
(1908 - 1972)

которое в 1927 г. дал французский математик и философ **Э. Леруа**, и к учению о ноосфере, разработанному **П. Тейяр де Шарденом** в 20-30-х гг. XX в. Учение описывает психогенез, зарождение и эволюцию разума, глобальное распространение его, образование, наряду с биосферой, тонкой пленки разума (собственно ноосферы), превращение мыслительной деятельности в один из наиболее существенных факторов развития на Земле. Сущность концепции Тейяр де Шардена - эволюция духа; такие представления, естественно, были не приемлемы для коммунистической идеологии. Но как раз с этих позиций, переход к устойчивому развитию - свидетельство крупных сдвигов в ноосфере.

Пожалуй, впервые (если не считать движений против ядерного оружия и за разоружение) разум выступает (по крайней мере, пытается) в качестве планетарной созидательной силы, стремясь сохранить свою среду обитания, избежать самоубийства, сохранить человека как биологический вид. Не беремся судить, каким путем дальше пойдет развитие человечества - эскалацией техногенеза или психогенеза, предвестником которого считается распространение экстрасенсорных и других аномальных явлений. Но хотелось бы надеяться, что эра безоглядного покорения Природы более или менее безболезненно завершена.

Назовем основные проблемы на пути достижения целей устойчивого развития.

1. Рост населения.
2. Продовольствие для населения Земли (проблема производства продуктов питания тесно связана с ростом населения и с проблемами, перечисленными ниже; действительно, вторая, третья и четвертая проблемы практически могут считаться разделами проблемы поддержания существования населения Земли).
3. Сохранение почвы.
4. Охрана водных ресурсов Земли.
5. Защита лесов.
6. Защита атмосферы Земли.
7. Управление отходами, образуемыми в процессе человеческой деятельности (отходы являются результатом жизнедеятельности всех живых организмов, но *Homo sapiens* - единственный вид, твердые, жидкие и газообразные отходы деятельности которого подвергают опасности экосистемы и биосферу в целом).
8. Эффективное использование энергии (опасность, которая угрожает человечеству при дальнейшем широкомасштабном использовании ископаемых видов топлива, настолько очевидна, что нельзя больше откладывать переход на использование экологически чистых источников энергии).
9. Развитие промышленности и экологизация технологий.
10. Устойчивость экосистем.
11. Сохранение биологического разнообразия.
12. Ответственность и значение отдельных личностей за экологически обоснованный выбор и достижение поставленных целей.

Концепция устойчивого развития интегрирует в себе экологическую, экономическую и социальную сферы (рис. 6.24), являясь, прежде всего, политическим документом, для успешной реализации которого должно быть последовательно проведены демократизация управления и соблюдение следующих принципов.

1. Принцип иерархической организации. Основываясь на рассмотрении биосферного пути развития мира (сохранение биоты в объеме, необходимом для реализации устойчивого развития), можно выделить следующие уровни:

- **крупные и средние города** - минимальные эколого-экономические системы, способные самостоятельно решать проблемы устойчивого развития в рамках урбоэкосистем (например, в г. Тольятти разработана и принята городской думой в сентябре 1995 г. "Концепция экологической безопасности и устойчивого развития г. Тольятти");



Рис. 6.24. Схема устойчивого развития, которая предлагается в "Википедии"
(URL: http://ru.wikipedia.org/wiki/Устойчивое_развитие)

- **область, автономия** - минимальная административная единица, включающая в себя разнообразные по ландшафтам, степени антропогенной трансформации, характеру использования территории (как правило, в пределах одной экологической зоны) и обеспечивающая удовлетворение основных потребностей населения за счет собственных ресурсов (например, федеральная целевая программа "Социально-экологическая реабилитация территории Самарской области и охрана здоровья ее населения", принятая в ноябре 1996 г.);

- **регион** - объединение нескольких областей на основе добровольного сотрудничества в использовании ресурсов, организующегося преимущественно на определенном единстве природных условий (прежде всего - бассейн крупной

реки или его часть, природно-климатическая зона, морское побережье); в качестве примера может служить федеральная целевая программа «Оздоровление экологической обстановки на реке Волге и ее притоках, восстановление и предотвращение деградации природных комплексов Волжского бассейна "Возрождение Волги"», принятая в ноябре 1995 г. [Розенберг, Краснощеков, 1996];

- **государство, федерация** - совокупность территорий, объединенных единством законодательной, экономической, нормативной баз для реализации принципов устойчивого развития (например, Указ Президента РФ "Об утверждении концепции перехода Российской Федерации к устойчивому развитию", апрель 1996 г.);

- **планета Земля** - общие ("рамочные") принципы устойчивого развития цивилизации в пределах биосферы (см., например, [Программа действий, 1993]).

Каждый уровень иерархической организации территории решает задачи в пределах своей компетенции, в основном за счет собственных сил и средств, оказывая методическую и консультативную помощь нижележащим уровням и представляя интересы последних перед более высокими уровнями иерархии.

2. Принцип единства целей. Деятельность всех уровней иерархии объединяется единством целей, которые в общем виде могут быть сформулированы в следующем виде:

- обеспечение мира и безопасности (в том числе социальной и экологической), здоровья и полноценного воспроизводства населения на своей и сопредельной территории;

- рациональное, экологически сбалансированное природопользование для удовлетворения основных материальных, духовных и иных потребностей всех членов сообщества данной территории с учетом потребностей последующих поколений и без ущерба окружающей среде за пределами ее границ; город, область, страна должны компенсировать причиняемый ими ущерб соседним территориям;

- рациональное использование естественных и антропогенно измененных, но еще устойчивых ландшафтов, охрана разнообразия растительного и животного мира, эталонных природных систем, реконструкция нарушенных ландшафтов для поддержания сохранения устойчивого состояния биосферы в целом.

Конечной целью развития территорий любого уровня иерархии является достижение принципов устойчивого развития, сформулированных в Рио-де-Жанейровской Декларации по окружающей среде и развитию; в процессе достижения этих принципов отклонения должны по возможности компенсироваться на следующем уровне иерархии. Работа в этом направлении реализуется органами самоуправления территорий, контроль ее эффективности обеспечивается не ведомственными или центральными структурами власти, а населением территории.

3. Принцип последовательной экологизации всех сфер жизнедеятельности. Ресурсы каждой территории находятся в собственности и распоряжении ее жителей и используются для удовлетворения основных материальных, духовных, эстетических потребностей, обеспечения здоровья населения, полноценного его воспроизводства и достижения целей устойчивого развития - это является основой экологизации всех сфер жизнедеятельности территории. Естественные природные ландшафты объявляются национальным достоянием, и в них устанавливается специальный режим природопользования. Использование их для иных целей допускается в исключительных случаях: при отсутствии альтернативных (даже более дорогих) возможностей.

4. Принцип "управление - для населения" (максимин). Управление территориями строится на принципе передачи местным органам максимально возможных, а центральной власти - минимально необходимых полномочий в принятии решений, а также на основе достижения общественного согласия по наиболее существенным вопросам, затрагивающим интересы всего населения или отдельных групп.

Органы управления территориями имеют все полномочия для прекращения независимо от форм собственности деятельности предприятий и производств, представляющих угрозу для здоровья населения, а также для применения "отлагательного вето" на решения вышестоящих органов управления, способных нанести ущерб окружающей среде, до проведения дополнительных и независимых экспертиз. Проекты с неясными или непредсказуемыми экологическими последствиями не принимаются к реализации до получения убедительных доказательств их осуществления без ухудшения среды обитания. Принятие в качестве приоритетного критерия оценки деятельности руководителей всех уровней в пределах их компетенций *характера изменения экологической ситуации в территории.*

5. Принцип единого контроля и доступности информации. Существующая сегодня ведомственная разобщенность контролирующих природоохранных организаций приводит к невозможности системного анализа экологической обстановки территории любого масштаба, а также к дублированию (особенно на муниципальном уровне) контроля и управления природоохранной деятельностью. Необходимо создание на территориях комплексных, автоматизированных, межведомственных информационно-управляющих систем экологического мониторинга (МИУСЭМ), обеспечивающих сопряжение федеральных, региональных, муниципальных и производственных служб контроля окружающей среды и безвозмездное предоставление информации для обеспечения нужд органов самоуправления, бюджетных организаций и общественных объединений. В крупных городах ("каркас устойчивых городов" [Розенберг и др., 1997]) в рамках МИУСЭМ должны быть созданы информационно-аналитические центры. Насе-

ление имеет право получать любую информацию, касающуюся экологической обстановки; органы управления не могут препятствовать получению и распространению информации, а также участию населения в решении проблем устойчивого развития территории. Любой род деятельности открыт для служб экологического контроля всех уровней.

6. Принцип финансирования программ устойчивого развития. Этапность выполнения программ устойчивого развития территорий любого масштаба следует напрямую связать с выделением в защищенных разделах бюджетов территорий (страны, области, города) отдельной строкой расходов на охрану окружающей природной среды в объемах:

- этап I - не менее 3% расходной части бюджета (этот пункт первыми и пока единственными в России постулировали и выполнили еще в 1994 г. в Самарской области и городах Самаре и Тольятти; потом бюджеты регионов были "обезличены");
- этап II - не менее 5% расходной части бюджета;
- этап III - не менее 7% расходной части бюджета.

Необходима работа всех органов управления, направленная на развитие системы *независимых внебюджетных экологических фондов*, на внедрение системы *обязательного экологического страхования, экологических займов*, на создание благоприятных условий для инвестирования в экологизацию технологий и реконструкцию экологически особо опасных предприятий. Требуется разработка экологически инициированной кредитной и налоговой политики, включая инновационные программы создания экологически чистой техники и технологий, производства экологически чистых продуктов питания. Все налоги территорий, признанных зонами чрезвычайных экологических ситуаций, остаются на территории и направляются на ее экологическую реабилитацию.

7. Принцип осуществимости программ устойчивого развития. На каждом иерархическом уровне для достижения устойчивого развития необходима реализация следующих систем обеспечения таких программ:

- законодательно-правовой и нормативной;
- экономической;
- контрольно-информационной (мониторинговой);
- научной;
- просветительно-образовательной;
- материально-технической и кадровой;
- организационной.

Причины наших экологических бедствий лежат гораздо глубже, чем это представляется на первый взгляд, и связаны с игнорированием обществом и его

лидерами фундаментальных и объективных законов экологии, принципов и правил природопользования, изложению которых и посвящено настоящее пособие.

Для поддержания квазиустойчивого состояния человечеству необходимо в пределах характерных биологических времен согласовывать свое развитие с фундаментальными экологическими законами.

Из признания данного факта следуют еще, по крайней мере, *три руководящих принципа* (подробная аргументация в поддержку этих принципов вряд ли необходима в силу их аксиоматичности):

8. Принцип признания развития человеческой цивилизации составной частью биосферных процессов.

9. Принцип экологического реализма и научности в природопользовании.

10. Приоритет доступности, обязательности и всеобщности экологического образования.

Не вызывает сомнений тот факт, что сопряжение практической деятельности с фундаментальными научными законами, в том числе и экологическими, возможно только в обществе образованных людей. Поэтому именно экологическое образование всех слоев общества и, в первую очередь, подрастающего поколения должно стать главным инструментом формирования мотивационной среды деятельности человека и обеспечить конструктивный подход к реализации идей устойчивого развития.

Приведенные десять руководящих принципов (как *десять заповедей*) должны быть дополнены другими (частными), охватывающими все аспекты функционирования системы "Человек - Природа".

К сожалению, в рамках доктрины "фронтальной экономики"¹ не учитывались такие фундаментальные положения, как *закон падения природно-ресурсного потенциала* и *закон снижения энергетической эффективности природопользования*. Игнорирование *закона константности Вернадского*, гласящего, что количество живого вещества биосферы (для данного геологического периода) есть константа, привело к тому, что под действием антропогенного прессы подорвано биоразнообразие планеты и, как неминуемое следствие, вытекающее из *правила обязательного заполнения экологических ниш* и *принципа конкурентного исключения Гаузе*, резко возросла численность видов-синантропов, что поставило человечество в драматическую ситуацию. Преодоление ее под наив-

¹ Сущность этой концепции-доктрины не вызывала возражений вплоть до самого последнего времени, что вполне объяснимо: почти неограниченный экономический рост в силу относительно низкого уровня развития производительных сил и убежденность в наличии больших возможностей саморегуляции у биосферы не предполагали глобальных экологических изменений.

ным лозунгом радикального крыла "зеленого движения" - "*Назад к природе*" - нереально, так как этот призыв противоречит закону исторической необратимости: общественно-экономическое развитие невозможно повернуть вспять (кроме как через деградацию цивилизации). В полной мере это справедливо и применительно к природным системам (*правило необратимости эволюции Долло*).

Не менее (а может, и более) опасным представляется и лозунг "*Вперед к природе*", особенно если это сопровождается активным вмешательством в процессы эволюционного развития жизни (последний пример - клонирование животных и возможность клонирования человека).

Экологический реализм, предполагающий научное понимание характера и силы экологических воздействий хозяйственной деятельности человека на природную среду, требует гармонизации взаимоотношений общества и природы, и поэтому лозунгом переходного периода к квазиустойчивому развитию должен стать лозунг "*Вместе с природой*".

6.5. Показатель "экологического следа" и другие индексы устойчивого развития

Почти во всех областях науки при сопоставлении каких-либо данных, характеризующих явление или процесс во времени и в пространстве, широкое употребление находят *индексы* - относительные статистические величины, показывающие, насколько уровень изучаемого явления в данных условиях отличается от уровня того же явления в других условиях. Индексы олицетворяют попытку "поверить алгеброй гармонию" - относительно просто и практически целенаправленно рассчитать и соизмерить сложные объекты или системы, состоящие из непосредственно несопоставимых элементов. Полученные на основе индексного метода расчетные показатели могут использоваться в более сложных математических моделях для характеристики развития анализируемых процессов во времени или по территории, для выявления структуры, взаимосвязей и роли отдельных факторов в динамике сложных систем. Проблема индикаторов и индексов устойчивого развития признана в настоящее время столь важной, что ряд стран (США, Великобритания, Бельгия, Кения и др.) открыли специальные институты, занимающиеся разработкой и обоснованием таких показателей.

При изучении сложных систем большинство исследователей сходится в том, что сложные свойства нельзя измерить одним показателем (действует *принцип множественности моделей* - см. раздел 3.5). Выходом из этой ситуации является подбор *системы индексов*, которые могли бы описать эмерджентные свойства социо-эколого-экономических систем (СЭЭС). Но следует учесть и такой факт, что среди известных

систем индикаторов устойчивого развития практически нет таких, которые бы удовлетворяли требованию полноты информации. Выбор индикаторов и индексов всегда своеобразный компромисс между "что хочу" и "что могу". Это открывает возможности оптимизации таких систем индексов и их согласования по цепочке "местный - региональный - федеральный - международный уровни". Одной из форм такого рода оптимизации является "построение интегрального, агрегированного индикатора, на основе которого можно судить о степени устойчивости социально-экономического развития" [Наше общее..., 1989, с. 218].

В 1992 г. канадским экологом и экономистом **В. Ризом** были сформулированы представления об "экологическом следе" территории (ecological footprint - *EF* [Rees, 1992]) - о мере воздействия человека на среду обитания, которая позволяет рассчитать размеры территории, необходимой для производства потребляемых нами ресурсов и хранения отходов. "Экологический след" человечества отражает антропогенное давление на биосферу, это площадь биологически продуктивной территории / акватории, необходимой для производства используемых человеком ресурсов и услуг (продовольствие, древесина, морепродукты, земля для строительства и пр.) и для ассимиляции отходов (что оценивается, в первую очередь, по поглощению диоксида углерода и измеряется в *глобальных гектарах на человека* (гга/чел.; гга - гектар со средней способностью к производству ресурсов и ассимиляции отходов).



Вильям Риз
(William E. Rees;
г. р. 1943)

Так, в 2007 г. глобальный "экологический след" составил почти 18 млрд гга, или 2,7 гга / чел., в то время как общая площадь продуктивных территорий и акваторий планеты (ее биоёмкость) составила около 12 млрд гга, или 1,8 гга / чел. (см. рис. 6.25).

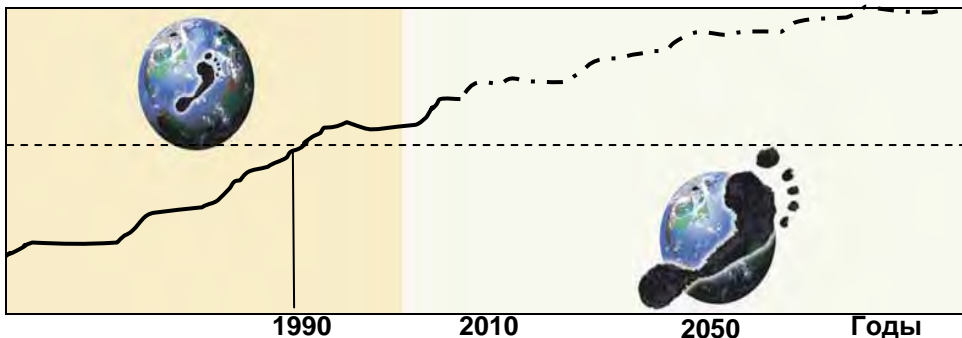


Рис. 6.25. Использование природного капитала и деградация экосистем: изменение "следа человечества" на Земле за 60 лет с 1990 г., когда природный капитал Земли был использован на 100% (к 2050 г. прогнозируется 2-кратное превышение)

В качестве примера приведем расчет "экологического следа" для некоторых территорий и в целом для Волжского бассейна [Костина и др., 2014а] в сравнении с некоторыми странами мира по статистической отчетности 2010 г.:

Московская область	15,0
Самарская область	12,2
Чувашская Республика	11,0
Тульская область	10,8
ОАЭ	10,68
Катар	10,51
Республика Татарстан	10,4
Владимирская область	10,4
Республика Башкортостан	8,3
Дания	8,26
Бельгия	8,00
США	8,00
Эстония	7,88
Волжский бассейн	7,7
Канада	7,01
Республика Марий Эл	6,9
Австралия	6,84
Ирландия	6,29
Нидерланды	6,19
Финляндия	6,16
Саратовская область	5,9
Швеция	5,88
Чехия	5,73
Россия	4,4
Мир в целом (2007 г.)	2,7

Легко заметить, что *EF* уже превышает биологическую емкость Земли (1,8 гга / чел.) в среднем в 1,5 раза; в России - почти в 2,5 раза, а в самом напряженном и антропогенно нагруженном регионе страны - в Волжском бассейне - в 4,3 раза. На рис. 6.26 представлено распределение параметра "экологический след" по территории Волжского бассейна; оно весьма наглядно и не требует подробного комментария.

Кратко обсудим небольшое количество (из почти 200) индексов устойчивого развития, которые будем сравнивать с "экологическим следом" [Костина и др., 2014а, б].

- *ИРЧП* - индекс развития человеческого потенциала (Human Development Index - *HDI*); предложен британским экономистом **М. Десаи** (Meghnad J. Desai; г. р. 1940); отражает базовые возможности, которыми люди должны располагать для активного участия в жизни общества: доступ к ресурсам, необходимым для достойного уровня жизни (региональный ВВП на душу

населения (X_1) в долларах США по паритету покупательной способности (ППС)), возможность здоровой и продолжительной жизни (ожидаемая продолжительность жизни (X_2)), возможность и способность иметь знания (уровень образования) (X_3). Каждый из компонентов *ИРЧП* является результатом взаимосвязанных показателей социально-экономического развития и обладает собственной качественной характеристикой [Хасаев и др., 2015].

- G - индекс соотношения "антропогенной нагрузки" и "экологической емкости" дает общее представление о соотношении, с одной стороны, относительной интенсивности хозяйственного воздействия ("антропогенная нагрузка", выраженная в 10-балльной шкале, рассмотрена лишь по двум компонентам природной среды: по воздушному и водному бассейнам) и, с другой стороны, "экологической емкости" регионов (представлена также двумя показателями: обеспеченностью водными ресурсами и лесистостью).

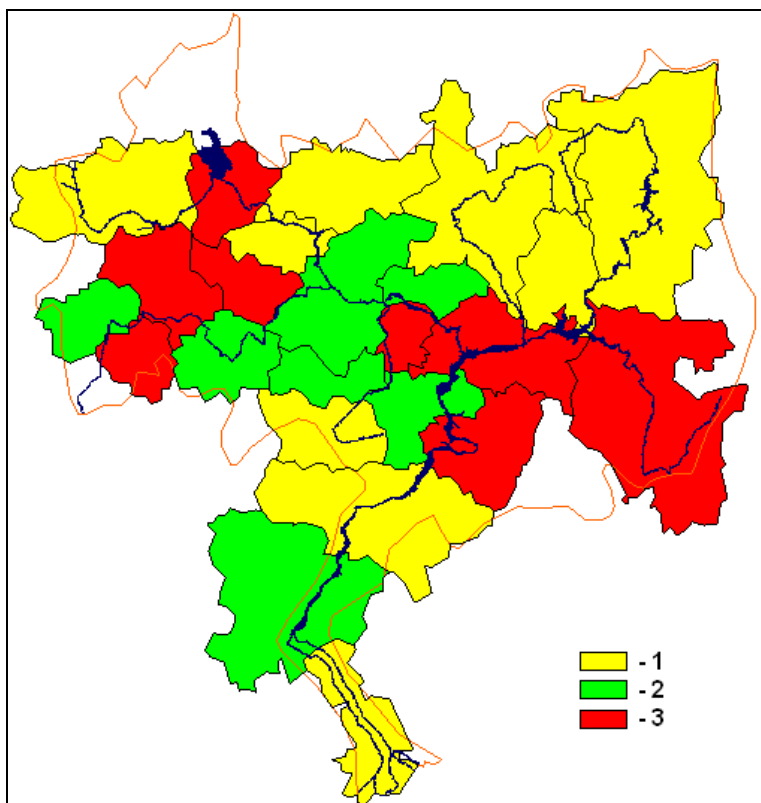


Рис. 6.26. Распределение показателя "экологического следа" по территории Волжского бассейна:
1 - $EF < 6,8$; 2 - $EF = [6,8 \div 9,7]$; 3 - $EF > 9,7$

- $I_{an} = \sum R_i S_i$ - индекс антропогенной преобразованности территории (здесь R_1 - ранговый показатель ($R_1 = 1$ для дорог, $R_2 = 2$ - с.-х. угодий, $R_3 = 3$ - пастбищ, $R_4 = 4$ - сенокосов, $R_5 = 5$ - лесов), S_i - доля площади земельного фонда территории под хозяйственной деятельностью i). Можно несколько модифицировать этот показатель и добавить в сумму еще один член $R_6 S_i / S$, где $R_6 = 10$ - ранговый показатель для ООПТ региона. Чем выше I_{an} , тем меньше антропогенная преобразованность (с учетом ООПТ максимум I_{an} может быть равен 10, если вся территория субъекта федерации отнесена к ООПТ). Тот факт, что "чем выше I_{an} , тем меньше антропогенная преобразованность территории", делает этот показатель не очень удобным (не логичным); более корректным будет, например, $I_{an} = 10 - I_{an}$. Тогда все встает на свои места: минимальное (максимальное) значение I_{an} будет соответствовать минимальной (максимальной) преобразованности территории.

- X_2 - ожидаемая продолжительность предстоящей жизни населения (специальный показатель, используемый для оценки состояния здоровья населения; выражается числом лет, которое в среднем предстоит прожить определенной группе лиц, родившихся или достигших одного возраста в данном календарном году, при условии, что на всем протяжении их жизни смертность в каждой возрастной группе будет такой же, как в этом году).

- PM - заболеваемость населения (на 1000 чел. населения): зарегистрировано больных с диагнозом, установленным впервые в жизни.

К рассмотренным выше показателям (в первую очередь, для информации и с надеждой на их более подробное изучение и использование) можно добавить следующие¹:

- *экологически ориентированный чистый внутренний продукт* (environmentally adjusted net domestic product) - данный показатель получается путем вычитания экологических издержек от чистого внутреннего продукта и его деления на численность населения соответствующей территории;

- *индекс физического качества жизни* (physical quality of life index - сокр. PQLI) **М. Морриса** (Morris D. Morris, 1921-2011 - американский экономист); по своей логике близок ИРЧП;

- *индекс антропогенного воздействия на окружающую среду* **П. Эрлиха** (Paul R. Ehrlich - американский биолог, энтомолог, демограф; г. р. 1932);

- *индекс социально-экономической дисгармонии в обществе* **М. Китинга** (Michael Keating - шотландский политолог; г. р. 1950);

- *истинный показатель прогресса* (Genuine Progress Indicator, GPI; разработан Общественным некоммерческим институтом Redefining Progress);

¹ URL: http://ru.wikipedia.org/wiki/Индекс_человеческого_развития.

- индекс развития с учетом неравенства полов (Gender-related Development Index, GDI);
- индекс гендерного неравенства (Gender Inequality Index, GII);
- измерение наделенности полномочиями по полам (Gender Empowerment Measure, GEM);
- план благосостояния **Вандерфорда-Райли** (Vanderford-Riley well-being schedule);
- индекс качества жизни по версии журнала "Economist Intelligence Unit" (The Economist Intelligence Unit's quality-of-life index; у индекса качества жизни и у ИРЧП разные задачи, поэтому различны и рейтинги стран по ним);
- валовое национальное счастье (ВНС; Gross National Happiness, GNH) - попытка определить жизненный стандарт через психологические и холистические (системные) ценности; термин и индекс GNH появились в противопоставление Gross National Product (это понятие ввел четвертый король Бутана **Джигме Сингье Вангчук** (Jigme Singye Wangchuck; г. р. 1955) в 1972 г.; "Счастье народа важнее процентов валового внутреннего продукта", - сказал король);
- индекс недолговечности государства (Index of the fragility of the state; ISF);
- индекс восприятия коррупции (Corruption perception index; CPI);
- индекс качества жизни, разработанный международной организацией International Living;
- индекс роста конкурентоспособности (разработан организаторами Всемирного экономического форума; этот показатель ежегодно определяется более чем для 120 стран мира и издается в виде так называемого "Global Competitiveness Report");
- индекс экономической свободы, разработанный Heritage Foundation;
- коэффициент **Джини** (Corrado Gini - итальянский экономист, статистик; 1884-1965) - мера статистической дисперсии, обычно используемой как показатель неравенства в распределении доходов и неравенства распределения богатства (по своей логике близок *индексу социально-экономической дисгармонии в обществе* М. Китинга).

Для Волжского бассейна наиболее тесная корреляционная связь **EF** наблюдается с индексом соотношения "антропогенной нагрузки" и "экологической емкости" (**G**) и отсутствие связи с *общей заболеваемостью населения* (**PM**), что не позволяет использовать **EF** в качестве индикатора этой важной составляющей устойчивого развития. Это еще раз подтверждает необходимость подбора *системы индексов*, которые могли бы описать эмерджентные свойства (в том числе и устойчивое развитие) социо-эколого-экономических систем.

Завершая рассмотрение индексов устойчивого развития территорий, прежде всего следует отметить, что само понятие "экологический след" очень наглядно (см., например, рис. 6.27) и сразу вызывает множество ассоциаций¹.

Во-вторых, в Интернете можно найти несколько анкет-программ², которые позволяют человеку подсчитать свой собственный *EF*, узнать, как его стиль жизни влияет на устойчивость развития Земли и задуматься над тем, что можно сделать для уменьшения рассматриваемого индекса.



Рис. 6.27. Один из символов "экологического следа"

В-третьих, индекс *EF* прост в вычислительном отношении; информация для него доступна по статотчетности.

Наконец, как было показано на примере Волжского бассейна, "экологический след" хорошо встраивается в систему индексов устойчивого развития территорий, что позволяет рекомендовать его к более широкому использованию у нас в стране.

6.6. Деятельность международных общественных природоохранных организаций

Сегодня в мире существует достаточно много международных общественных природоохранных организаций, которые основной своей целью ставят сохранение, воспроизводство, совершенствование и реабилитацию природной

¹ URL: <http://forisma.livejournal.com/383031.html>.

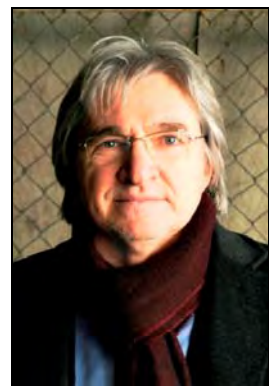
² URL: <http://jalajalg.positium.ee/?lang=RU>.

окружающей среды. Особое внимание проявляется к антропогенному воздействию на природу: прежде всего, загрязнению, сохранению биологического разнообразия, контролю затрат, переработке отходов, глобальному изменению климата, генной инженерии и пр. В этом разделе назовем некоторые из них (в алфавитном порядке и, в основном, по материалам "Свободной энциклопедии - Википедии") и кратко прокомментируем деятельность этих организаций.

"Беллона" (*Bellona*) - международное экологическое объединение (Bellona Foundation - BF; основано норвежскими природоохранными активистами **Ф. Хаугом** (Frederic Hauge) и **Р. Халэндом** (Rune Haaland); начало свою работу как неправительственная организация 16 июня 1986 г.; центральный офис находится в столице Норвегии - в г. Осло). В конце 1980-х гг. "Беллона" получила широкую известность благодаря акциям, организованным против ряда промышленных компаний, имеющих серьезные экологические нарушения. Почти за 30 лет работы "Беллона" стала крупной экологической экспертной организацией, основная цель которой - борьба с разрушением окружающей среды, с угрозами для здоровья человека, вызываемыми загрязнениями, как и с негативными экологическими последствиями тех или иных стратегий мирового экономического развития.



В 1996 г. название "Беллона" прогремело на весь мир, когда после публикации доклада "Северный флот - потенциальный риск радиоактивного загрязнения региона" о радиационных опасностях на Северо-Западе России. Доклад вызвал недовольство российских спецслужб, по подозрению в шпионаже был арестован сотрудник (эксперт) организации "Беллона", капитан I ранга в отставке **А.К. Никитин**. Правозащитная организация "Международная амнистия" (Amnesty International) признала его узником совести; дело Никитина закончилось полным снятием всех обвинений Верховным судом РФ.



**Александр
Константинович
Никитин**
(г. р. 1952)

Несмотря на то, что многие усилия "Беллоны" сосредоточены на вопросах ядерной безопасности, глобальные экологические проблемы также не остаются вне поля зрения организации. В России с 1998 г. действует Мурманская региональная общественная организация "Беллона-Мурманск", основным направлением деятельности которой была и остается проблема ядерной и радиационной безопасности на Кольском полуострове. В апреле 1998 г. была учреждена Санкт-Петербургская обществен-

ная организация «Экологический правозащитный центр "Беллона"», которая является петербургским офисом ВФ. Деятельность организации основана на убеждении, что права человека жить в благоприятной окружающей среде и иметь достоверную экологическую информацию - это фундаментальные права каждого человека, поскольку они касаются самого ценного - здоровья и жизни людей. Веб-сайт организации - bellona.no.

"Бёрд-лайф" (англ. BirdLife International; ранее - International Council for Bird Preservation) - международная организация по защите птиц и сохранению их среды обитания. Представляет собой товарищество сотрудничающих неправительственных природоохранных организаций. Основана в 1922 г. американскими орнитологами **Т. Пирсоном** (Thomas Gilbert Pearson) и **Ж. Делакуром** (Jean Théodore Delacour). После Второй мировой войны организация приостановила работу; ее деятельность была возобновлена в 1983 г. Организация базируется в Кембридже (Великобритания), однако имеет региональные отделения на всех других континентах; российским представителем BirdLife International с 1995 г. выступает Союз охраны птиц России. Президентом организации сегодня является Ее Императорское Высочество **Такамадо Хисако**, принцесса Японии. В 2007 г. BirdLife International запустила масштабную кампанию по спасению вымирающих видов птиц. Стоимость проекта составила около 40 млн долл.

Всемирный фонд дикой природы (англ. *World Wildlife Fund* - WWF; в настоящее время официально называется "Всемирный фонд природы" - World Wide Fund for Nature; только в США и Канаде сохранено старое название) - международная благотворительная общественная организация, работающая в сферах, касающихся сохранения, исследования и восстановления окружающей среды. Фонд основан 11 сентября 1961 г. британскими биологами **Дж. Хаксли** (Sir Julian Sorell Huxley), **М. Николсоном** (Edward Max Nicholson), **П. Скоттом** (Sir Peter Markham Scott; кстати, автор логотипа WWF с пандой). Штаб-квартира находится в г. Гланд (фр. *Gland*; Швейцария). Это крупнейшая в мире независимая природоохранная организация с более чем 5 млн сторонников, работающая в более чем 100 странах, поддерживающая около 1300 природоохранных проектов во всем мире. Главная цель Фонда - сохранение биологического разнообразия Земли. Веб-сайт организации - wwf.org.



Первые проекты Всемирного фонда дикой природы в России начались еще в 1988 г., а в 1994 г. открылось Российское представительство WWF. С тех пор WWF успешно осуществил более 150 полевых проектов в 40 регионах России, в частности: *работа на особо охраняемых природных территориях* (создание в приоритетных экорегионах систем охраняемых природных территорий - заповедников, национальных парков, заказников и др., гарантирующих долгосрочное сохранение биологического разнообразия); *охрана редких видов* (проекты по сохранению видов животных, стоящих на грани исчезновения: дальневосточного леопарда, амурского тигра, зубра, снежного барса, сибирского белого журавля стерха); *лесная программа* (сохранение биологического разнообразия лесов России на основе перехода к устойчивому управлению лесами и их охраны и др.). Вложив более 30 млн долл. в работу по сохранению и приумножению природных богатств нашей страны, в 2004 г. WWF стал Российской национальной организацией. По состоянию на начало 2011 г. фонд имел более 17 тыс. индивидуальных сторонников в России, которые вносят регулярные пожертвования.

С 2010 г. WWF возглавляет представительница Эквадора И. **Какабадзе** (Yolanda Kakabadse).

"Гринпис" (Greenpeace International - GPI) - международная независимая неправительственная экологическая организация, состоящая из головной организации (штаб-квартира в Амстердаме, Нидерланды) и 30 региональных отделений в 47 странах (работают в значительной степени автономно под руководством GPI; рис. 6.28).

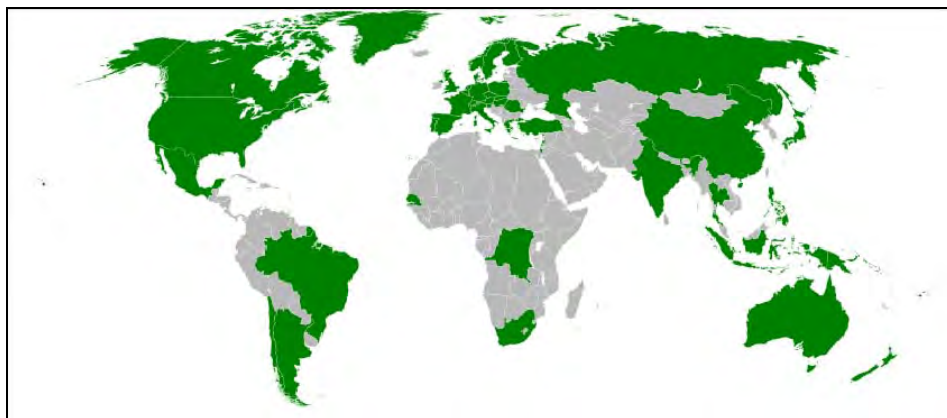
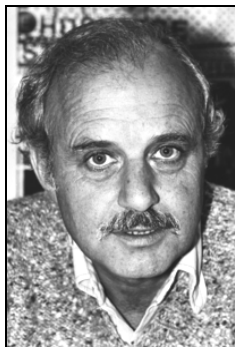
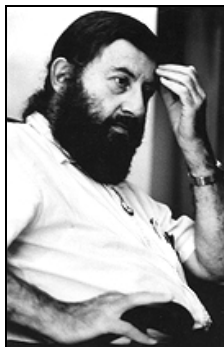


Рис. 6.28. Страны, в которых присутствуют представительства "Гринпис"

"Гринпис" была основана 15 сентября 1971 г. в Ванкувере (Канада) Д. Мактаггартом, Дороти и Ирвингом Стоу, Р. Хантером. Штат организации состоит из более 2,5 тыс. сотрудников и 14,5 тыс. добровольцев по всему миру.



**Дэвид Мактаггарт
(David Fraser
McTaggart;
1932 - 2001)**



**Ирвинг Стоу
(Irving Harold
Stowe;
1915 - 1974)**



**Дороти Стоу
(Dorothy Anne
Stowe
[Rabinowitz];
1920 - 2010)**



**Роберт Хантер
(Robert [Bob]
Lorne Hunter;
1941 - 2005)**

Главным руководящим органом является Совет "Гринпис", состоящий из представителей всех региональных отделений. Совет ежегодно собирается для обсуждения дальнейшей деятельности организации, разработки ежегодного бюджета и избрания правления, которое, в свою очередь, избирает своего председателя и назначает исполнительного директора, ответственного за каждодневную работу организации. Нынешний директор GPI - **Куми Найду** - южноафриканский общественный деятель и борец с апартеидом. Веб-сайт организации - greenpeace.org.



**Куми Найду
(Kumi Naidoo;
г. р. 1965)**

Главные цели деятельности "Гринпис" - защита окружающей среды, экологическое просвещение и пропаганда экологичного образа жизни. В поле зрения организации находятся такие экологические проблемы, как глобальное изменение климата, сокращение тропических и бореальных лесов, чрезмерный промышленный вылов рыбы, коммерческий китобойный промысел, развитие генной инженерии, радиационная опасность и сравнительно новое направление работы - сохранение Арктики.

"Гринпис", использующий прямые действия (акции и протесты), лоббирование и научные исследования для достижения своих целей, руководствуется принципами, сформулированными его основателями:

- **независимость.** "Гринпис" существует только на пожертвования граждан и частных благотворительных фондов¹. Организацию финансово поддерживают более 3 млн чел. и множество благотворительных фондов по всему миру;

- **ненасильственность.** "Гринпис" не приемлет никаких форм насилия в качестве метода достижения целей. Все акции - выражение мирного протеста (даже если эти действия выглядят неоднозначными); "Гринпис" никогда не отвечает на агрессию тем же, даже когда сталкивается с запугиванием или угрозой;

- **протест действием.** "Гринпис" верит в то, что протестные акции смогут изменить отношение людей и организации к природе.

Среди наиболее заметных акций "Гринпис" можно назвать следующие:

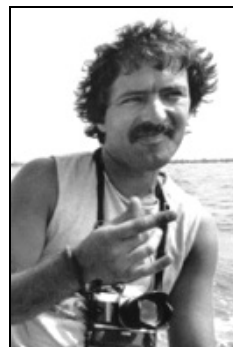
- 15 сентября 1971 г. только что созданный комитет Don't Make a Wave ("Не создавайте волну") направил зафрахтованное судно "Phyllis Cormac" (впоследствии переименованное в "Greenpeace") по маршруту от Ванкувера до Амчитки (Аляска) для выражения протеста против ядерных испытаний в сейсмоопасных районах. Протесты экологов заставили правительство США прекратить испытания в районе Амчитки, и к концу 1971 г. остров стал птичьим заповедником;

- следующая акция протеста прошла в 1975 г. возле атолла Муруроа в южной части Тихого океана, где Франция проводила атмосферные ядерные испытания. Акцию проводил Д. Мактаггарт, который в 1979 г. стал главой GPI. Благодаря действиям "Гринпис" Франция также прекратила свои испытания;

- в 1970-е гг. проведено множество кампаний против коммерческой охоты на китов. Первая экспедиция "Гринпис" отправилась из Ванкувера, чтобы провести акцию протеста возле советских китобойных кораблей. Активисты, прикрывая китов своими телами, маневрировали на небольших надувных лодках между кораблями и животными, на которых были направлены гарпуны. Впервые в истории китобойной индустрии охотники на китов столкнулись с противостоянием против их промысла. Подобная тактика протеста продолжалась против исландских, испанских и японских охотников на китов. В 1982 г. "Гринпис" добилась рассмотрения Международной китобойной комиссией моратория на коммерческую охоту на китов, который с 1986 г. вступил в силу; в 1994 г. зона антарктических морей была объявлена заповедником для китов;

¹ Хотя в разнообразных СМИ муссируется мнение о том, что некоторые акции "Гринпис" финансируются теми компаниями, против которых они направлены. Предполагается, что "Гринпис" используется и в политических целях.

- в мае 1985 г. корабль "Гринпис" Rainbow Warrior ("Воин радуги") провел эвакуацию жителей тихоокеанского атолла Ронгелап. Более 95% населения атолла пострадали от радиационного заражения после взрыва атомной бомбы на американском полигоне. Экипаж "Воина радуги" планировал в скором времени осуществить акцию протеста против новых испытаний, которые собиралась проводить Франция на атолле Муруроа. Накануне акции (10 июля 1985 г.) агенты французских спецслужб подорвали корабль; погиб датский фотограф "Гринпис" **Ф. Перейра**;



Фернандо Перейра
(Fernando Pereira;
1950 - 1985)

- в 1990-х гг. привлекалось внимание общественности к проблеме загрязнения воздуха и разрушения озонового слоя. Поскольку научные доказательства того, что озоновый слой разрушается углеводородами групп CFC и HFC, игнорировались политиками и крупными промышленными магнатами, проводились акции на заводах известных фирм, на которых происходил выброс углеводородов. В 1992 г. по инициативе "Гринпис" немецкие ученые разработали технологию Greenfreeze, которую можно использовать в производстве экологических безопасных охлаждающих автоматов. В 2000 г. компания Coca-Cola использовала подобные установки на Олимпиаде в Сиднее (Австралия);

- одной из крупнейших побед гринписовцев можно назвать отказ от затопления содержащей много токсичных веществ нефтяной платформы Brent Spar (*Brent Spar*) британской компании Shell в 1995 г. Нескольким активистам удалось подобраться на плоту к платформе и приковать себя к ней. Бурная реакция СМИ и общественности привела к осуждению соседними государствами затопления, к падению котировок Shell и к попыткам бойкота этой компании. Несмотря на это, парламент Великобритании разрешил компании Shell данную процедуру, но руководство компании все же приняло решение отменить затопление и поступить так, как и рекомендовали им активисты: разобрали платформу по частям на берегу;

- в 2007-2008 гг. проведена широкомасштабная кампания по поводу неэкологичности строительства объектов к Олимпиаде 2014 г. в Сочи;

- дело "Arctic Sunrise" - уголовное дело, возбужденное Следственным комитетом России (СКР) против активистов экологической организации "Гринпис", которые 18 сентября 2013 г. пытались проникнуть на российскую нефтедобывающую платформу на Приразломном месторождении в Печорском море. По версии Гринпис, активисты пытались провести на нефтедобывающей платформе мирную акцию протеста против добычи нефти в Арктике в рамках программы "Защитим

Арктику". Первоначально СКР квалифицировал действия гринписовцев как "пиратство", потом - как "хулиганство". Через два месяца задержанных стали выпускать под залог; после подписания закона об амнистии к 20-летию Конституции РФ все члены команды судна "Arctic Sunrise" получили от СКР постановления о прекращении уголовного дела по амнистии, и к 29 декабря 2013 г. все иностранные члены экипажа "Arctic Sunrise" покинули Россию.

В СССР отделение "Гринпис" появилось в 80-х гг. В марте 1989 г. в СССР вышел двойной альбом под названием "Гринпис. Прорыв. - Greenpeace Breakthrough", в записи которого участвовали группы U2, Eurythmics, REM, INXS, SHADE, **Б. Ферри** (Bryan Ferry) и другие музыканты. Альбом вышел тиражом более 3 млн экземпляров и стал не только самой тиражной пластинкой западных музыкантов, выпущенной в СССР, но и первым альбомом, который появился в СССР и в разных странах мира одновременно. К 15 мая 1989 г. общее количество проданных альбомов достигло миллиона. Доходы от продажи альбома были направлены на учреждение отделений "Гринпис" в Москве и Киеве, а также на поддержку проектов по охране окружающей среды в СССР. В июле 1989 г. на пресс-конференции на борту корабля "Rainbow Warrior II", принадлежавшего "Гринпис", А.В. Яблоков (в то время заместитель председателя Комитета по экологии Верховного Совета СССР) официально объявил отделение "Гринпис" в СССР "первой независимой организацией в Советском Союзе".

В 1992 г. образовался "Гринпис" России с официальными представительскими в Москве и Санкт-Петербурге. Направления работ в "Гринпис" называются "проектами"; в российском отделении действуют 10 проектов: энергетический (за отказ от ядерной энергетики), лесной, токсический (против химического загрязнения), волонтерский, байкальский, генетический, проекты по раздельному сбору мусора, "Всемирное наследие", "Экодом" и "Чистая Нева".



Инициатива "Хартия Земли" (*Earth Charter Initiative - ECI*) - название глобального сообщества людей, организаций и учреждений, принимающих участие в продвижении "Хартии Земли" и практически реализующих ее принципы. Заявленная миссия ECI - способствовать переходу к устойчивому образу жизни и глобальному обществу с единой этической основой, включающей в себя почтение и внимание к сообществу жизни, экологическую безопасность, всеобщие права человека, уважение разнообразия, экономическую справедливость, демократию и культуру мира¹. Цели Инициативы [Международный совет..., 2008]:

- повышать по всему миру осведомленность о "Хартии Земли" и способствовать пониманию ее инклюзивного этического видения;

¹ Веб-сайт сообщества: www.earthcharter.org.

- добиваться признания и поддержки Хартии Земли отдельными лицами, организациями и ООН;
- способствовать использованию Хартии Земли в качестве этического руководства и реализации ее принципов гражданским обществом, деловыми и правительственными кругами;
- способствовать признанию и использованию Хартии Земли в качестве документа мягкого права;
- поощрять и поддерживать образовательное использование Хартии Земли в школах, университетах, религиозных сообществах, местных общинах, и многих других средах.

"Хартия Земли" - международная декларация основополагающих принципов и ценностей для создания справедливого, устойчивого и мирного глобального общества в XXI в. Идея Хартии Земли появилась в 1987 г., в 1992 г. о необходимости написания хартии говорил Генеральный секретарь ООН **Бутрос Бутрос-Гали** (Boutros Boutros-Ghali) на саммите в Рио-де-Жанейро. В 1994 г. М. Стронг и М.С. Горбачёв через организации, которые каждый из них основал (Совет Земли и Международный Зелёный Крест), при помощи правительства Нидерландов запустили процесс написания Хартии Земли как инициативу гражданского общества. Текст был создан в процессе всемирного обсуждения (1994 - 2000 гг.) под наблюдением независимой Комиссии, которая была создана Стронгом и Горбачёвым с целью выработки всеобщего консенсуса о ценностях и принципах устойчивого будущего. Официально "Хартия Земли" была оглашена 29 июня 2000 г. на церемонии во Дворце мира в Гааге (Нидерланды).

Документ состоит из приблизительно 2,5 тыс. слов, разделен на секции, начиная с преамбулы, 16 основных принципов, 61 вспомогательного принципа и заключения, озаглавленного "Путь вперед". Четыре столпа и шестнадцать принципов "Хартии Земли":

I. Уважение живого сообщества Земли и забота о нём

1. Уважать Землю и жизнь во всем её многообразии.
2. Заботиться о живом сообществе, относиться к нему с пониманием, состраданием и любовью.
3. Создавать справедливые, открытые для сотрудничества, устойчивые и миролюбивые демократические сообщества.
4. Сохранять богатство и красоту Земли для настоящего и будущих поколений.

II. Экологическая целостность

5. Защищать и сохранять целостность экосистем Земли, уделяя особое внимание биологическому разнообразию и природным процессам поддержания жизни.

6. Использовать в качестве лучшего метода защиты окружающей среды стратегию "предотвращения вреда", а при недостатке информации - стратегию "предосторожности".

7. Применять такие модели производства, потребления и воспроизводства, которые сохраняют регенеративные возможности Земли, права человека и благополучие сообществ.

8. Развивать исследования в области экологической устойчивости и осуществлять открытый обмен информацией и её повсеместное применение на практике.

III. Социальная и экономическая справедливость

9. Рассматривать искоренение нищеты как этический, социальный и экологический императив.

10. Следить за тем, чтобы экономическая деятельность и экономические институты на всех уровнях способствовали развитию человека справедливым и устойчивым образом.

11. Поддерживать справедливость и равенство в отношениях между полами как предпосылку устойчивого развития и обеспечить всеобщий доступ к образованию, здравоохранению и возможностям экономического процветания.

12. Поддерживать права всех без исключения людей на природное и социальное окружение, поддерживающее человеческое достоинство, здоровье и духовное благополучие, уделяя особое внимание правам коренных народов и различных меньшинств.

IV. Демократия, ненасилие и мир

13. Укреплять демократические институты на всех уровнях, обеспечивать прозрачность и подотчетность в их управлении, включая участие в принятии решений и доступ к правосудию.

14. Вводить в системы формального и неформального образования знания, ценности и навыки, необходимые для устойчивого развития.

15. Относиться ко всем живым существам с уважением и вниманием.

16. Создавать культуру толерантности, ненасилия и мира.

Штаб-квартира Earth Charter Initiative располагается в Сан-Хосе (Пуэрто-Рико); официальный представитель ЕСИ в России - Общероссийская общественная организация "Центр экологической политики и культуры".

Хартия была официально поддержана тысячами организаций, включая ЮНЕСКО, Международный союз охраны природы, национальные и международные университетские ассоциации, сотни городов в десятках стран мира. Так, например, идеи "Хартии Земли" нашли поддержку всех ветвей власти Республики Татарстан (Россия), которая стала первым в мире регионом, где

"Хартия Земли" нашла практическое применение. По словам председателя Государственного совета Республики Татарстан **Ф.Х. Мухаметшина**, "Хартия Земли здесь просто обречена на успех".



Дейв Формен (Dave Foreman; г. р. 1947)

Earth First! (Земля прежде всего!) - международное движение по защите окружающей среды радикального толка. Создано 4 апреля 1980 г. американцами **Д. Форменом** (Dave Foreman; г. р. 1947) и его друзьями (Mike Roselle, Howie Wolke, Bart Koehler и Ron Kezar). Слоган движения - "Никаких компромиссов в защите Земли-матери - No compromise in the defense of Mother Earth!".



В своем манифесте¹ лидеры "Earth First!" пишут: "Вы устали от мямлей (хлюпиков)² экологических групп? Вы устали от экологических налогов, которыми пользуются бюрократы и промышленники? Вы стали бесправными в силу редуционизма специалистов-экологов и ученых? Тогда "Earth First!" - для вас! Мы эффективны! Наша линия фронта - прямое активное действие <...> Мы преуспели в тех случаях, когда другие экологические группы сдались..." Самую удачную свою компанию "Earth First!" провели летом 1990 г.³, когда сотни активистов приковали себя к деревьям в Рэдвудском лесу⁴ и таким образом остановили лесозаготовительные работы на северо-западе тихоокеанского побережья США. Под знаменами "Earth First!" в 1994 г. прошли компании протеста против строительства скоростной автострады в Южной Калифорнии, против лесозаготовительных работ в национальном лесу (штат Айова) и строительства дамбы в Квебеке. Активисты движения за саботаж, вандализм и преступное причинение ущерба неоднократно подвергались арестам и получали реальные сроки. В настоящее время существуют различные региональные движения "Earth First!". Веб-сайт движения - earthfirst.org.

Международный Зеленый Крест (МЗК; Green Cross International) - международная экологическая организация, основанная **М.С. Горбачёвым** в 1993 г. после саммита ООН в Рио-де-Жанейро (Бразилия, июнь, 1992 г.). Штаб-квартира

¹ URL: <http://www.earthfirst.org/about.htm>.

² В 1725 г. английский поэт **Генри Кэрри** (Henry Carey) написал стихотворение-пародию "Nambu Pamby"; термин "хлюпик Памби" вошел в массовый обиход для описания любой бессмысленной деятельности.

³ URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Earth_First!

⁴ Национальный парк "Редвуд" в штате Калифорния (Redwood National and State Parks).

МЗК расположена в Женеве (Швейцария), филиалы имеются в 30 странах; президент-учредитель МЗК - М.С. Горбачёв, действующий президент - **А.А. Лихоталь**.



**Михаил
Сергеевич
Горбачёв** (г. р. 1931)

**Александр
Александрович
Лихоталь** (г. р. 1950)



**Роланд Виедеркехр
(Roland Wiederkehr;**
г. р. 1943)

В своем обращении к "Глобальному форуму по окружающей среде и развитию" (Москва, январь, 1990 г.) Президент СССР М.С. Горбачёв вынес на обсуждение идею о том, чтобы создать организацию наподобие Международного Красного Креста, которая будет заниматься экологическими проблемами, выходящими за рамки национальных границ. Развивая эту мысль, в 1992 г. Горбачёв на саммите Земли в Рио-де-Жанейро объявил о создании им такой организации. В то же время депутат Швейцарского национального совета **Р. Виедеркехр** основал экологическую организацию "Мир Зеленого Креста - World Green Cross". Обе эти организации объединились в 1993 г. и сформировали Международный Зеленый Крест. Первый набор национальных организаций официально присоединился к МЗК весной 1994 г. - это были Зеленые Кресты Японии, Нидерландов, России, Швейцарии и США. Организация имеет консультативный статус при ЮНЕСКО и ЭКОСОС (Экономический и социальный совет ООН).

Главные цели создания Международного Зеленого Креста - принятие мер, направленных на обеспечение устойчивого и безопасного будущего планеты, экологическое просвещение, воспитание чувства ответственности за последствия влияния цивилизации на окружающую среду. Направления деятельности МЗК:

- предотвращение и разрешение конфликтов, возникающих в результате ухудшения экологической обстановки;
- оказание помощи людям, пострадавшим от экологических последствий военных действий и конфликтов;
- выработка юридических и этических норм, которые в дальнейшем станут основой и мотивацией для действий государства, бизнеса и общества в целях создания экологически безопасного мира.

Международный союз охраны природы (МСОП; фр. *Union internationale pour la conservation de la nature*, IUCN) - международная некоммерческая организация, занимающаяся освещением проблем сохранения био-разнообразия планеты; представляет новости, конгрессы, проходящие в разных странах, списки видов, нуждающихся в особой охране в разных регионах планеты. Организация имеет статус наблюдателя при Генеральной Ассамблее ООН, консультативный статус при ЮНЕСКО, ЭКОСОС, ФАО. Веб-сайт организации - iucn.org.



Организация основана в 1948 г. по инициативе ЮНЕСКО; ее штаб-квартира расположена в г. Гланде (Швейцария). Союз объединяет 82 государства (в том числе и Российскую Федерацию), 111 правительственных учреждений, более 800 неправительственных организаций и около 10 000 ученых и экспертов из 181 страны мира. Высший орган - Генеральная Ассамблея; с 1979 г. официальный Программный документ МСОП - "Всемирная стратегия охраны природы" (выработана в 1978 г.).

С 1963 г. МСОП ведет международный список видов животных и растений, находящихся под угрозой (Красная книга). В нем различаются степени угроз для биологических видов (рис. 6.29).

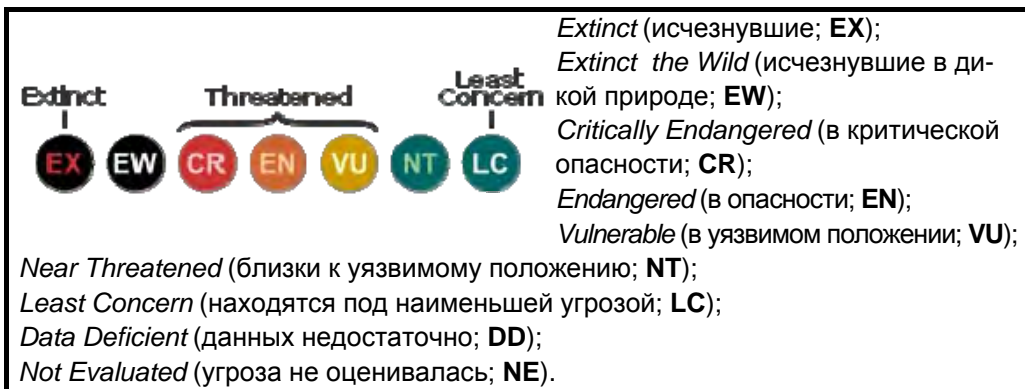


Рис. 6.29. Степени угроз для биологических видов

С 1978 г. МСОП ввел, а в 1994 г. усовершенствовал систему, по которой все охраняемые территории Земли были классифицированы [2003 United Nations List., 2003; Дежкин, 2006]:

- **категория I (a и b): строгий природный резерват** (Strict Nature Reserve [SNR] и Wilderness Area [WA]) - участок с нетронутой природой, полная охрана и охрана, главным образом, дикой природы;
- **категория II: национальный парк** (National Park [NP]) - охрана экосистем, сочетающаяся с туризмом;
- **категория III: памятник природы** (Natural Monument [NM]) - охрана природных достопримечательностей;

- **категория IV: заказник** (Habitat / Species Management Area [H/SMA]) - сохранение местообитаний и видов через активное управление;
 - **категория V: охраняемые наземные и морские ландшафты** (Protected Landscape / Seascape [PL/S]) - охрана наземных и морских ландшафтов и отдых;
 - **категория VI: охраняемые территории с управляемыми ресурсами** (Managed Resource Protected Area [MRPA]) - щадящее использование экосистем.
- МСОП издает серийные выпуски (например, "Список национальных парков и эквивалентных резерватов").

Совет Земли (Earth Council Alliance - ECA) - неправительственная экологическая организация, созданная по инициативе М. Стронга (совместно с **Т. Шортом** [Tommy E. Short]) в 1992 г. сразу после конференции



ООН в Рио-де-Жанейро. Усилия ECA направлены на продвижение идей устойчивого развития, сформулированных в трех основных документах: это "Хартия Земли", "Повестка дня на 21 век" [Программа действий..., 1993] как один из основных документов, принятых на Конференции ООН в Рио-де-Жанейро в 1992 г., и Программа ООН "Цели развития тысячелетия - Millennium Development Goals (MDGs)" [Декларация тысячелетия..., 2000]. Совет Земли зарегистрирован в Женеве (Швейцария) и имеет офисы в Сан-Диего (Калифорния, США) и Пекине (Китай).

Повторим:

1. Укажите, какая демографическая ситуация наиболее благоприятна для человечества:

- а) рождаемость и смертность высокие, уравновешенные;*
- б) рождаемость и смертность низкие, уравновешенные;*
- в) рождаемость и смертность низкие, с преобладанием смертности;*
- г) рождаемость и смертность низкие, с преобладанием рождаемости;*
- д) рождаемость высокая, смертность низкая, неуравновешенные;*
- е) рождаемость низкая, смертность высокая, неуравновешенные;*

2. Назовите основные механизмы экономического регулирования природопользования.

3. Объясните, почему считается, что люди, экономно расходующие воду, электроэнергию, газ, пищу и пр., реально охраняют природу.

4. Назовите и обоснуйте 10 принципов ("Десять заповедей") реализации концепции устойчивого развития.

Темы для дискуссий

- Концепция устойчивого развития и ноосфера: миф, утопия, реальность?
- Государство - ученые - общественность: роли в стратегии устойчивого развития.
- Народные экологические традиции и религиозные воззрения - основа экологической этики? (По работам А. Швейцера, О. Леопольда, Х. Ролстона, В. Борейко, 2004 г.)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современная экология - это комплекс наук, исследующих различные аспекты отношений живых организмов (в том числе человека) и условий среды [Наумова, Миркин, 2009, с. 210]. Это отражает представленная схема (рис. 6.30).



Рис. 6.30. Составляющие современной экологии

Завершая курс лекций, уместно вспомнить слова нашего современника - эколога **Н.Ф. Реймерса** [Реймерс, 1994, с. 325]:

"Общество следует законам развития, даже если пытается эти законы игнорировать. Это знал и пропагандировал еще Ф. Бэкон. И чем ярче идея крутого социального переустройства, тем она утопичнее, а попытка ее осуществления кровавей. Научные рецепты в общественном развитии, как и национальные конструкции, должны закреплять достигнутое или явно достижимое, чем рекомендовать нечто новое, но призрачное".

В мировосприятии человечества ключевыми должны стать слова, вынесенные в название книги британца **Ф. Доддса** (Felix Dodds), американца **М. Штрауса** [Michael Strauss] и канадца **М. Стронга**: "**Только одна Земля**" [Dodds et al., 2012]...

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск : Наука, 1988. 333 с.

Агаджанян Н.А., Григорьев А.И., Черешнев В.А. [и др.]. Экология человека : учебник. М. : Изд-во ГЭОТАР-Медиа, 2008. 240 с.

Агаджанян Н.А., Никитюк Б.А., Полунин И.Н. Интегративная антропология и экология человека: области взаимодействия. М. ; Астрахань : АГМИ, 1995. 134 с.

Агаджанян Н.А., Трошин В.И. Экология человека : избр. лекции. М. : ММП "Экоцентр" ; КРУК, 1994. 255 с.

Агаджанян Н.А., Ушаков И.Б., Торшин В.И. [и др.]. Экология человека : словарь-справочник. М. : ММП "Экоцентр" ; КРУЕС, 1997. 208 с.

Акжигитов Г.Н., Мазур И.И., Маттис Г.Я. [и др.]. Англо-русский экологический словарь / English-Russian Ecological Dictionary. М. : Рус. яз., 2001. 608 с.

Акимова Т.А., Хаскин В.В. Экология. Человек - Экономика - Биота - Среда. М. : ЮНИТИ-ДАНА, 2001. 566 с.

Александрова В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л. : Наука, 1969. 275 с.

Алёхин В.В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии // Советская ботаника. 1935. № 5. С. 21-34.

Алимов А.Ф. Разнообразие в сообществах животных и его сохранение // Успехи биологических наук. 1993. Т. 113, № 6. С. 652-658.

Антология экологии / сост. и коммент. чл.-кор. РАН Г.С. Розенберга. Тольятти : ИЭВБ РАН, 2004. 394 с.

Арманд Д.Л. Наука о ландшафте (Основы теории и логико-математические методы). М. : Мысль, 1975. 287 с.

Артамонов В.И. Зеленые оракулы. М. : Мысль, 1989. 273 с.

Атлас туристических ресурсов Республики Башкортостан / под ред. А.Н. Дегтярёва. Уфа : Изд-во Уфим. гос. акад. экон. и сервиса, 2007. 275 с.

Ащепкова Л.Я., Кузеванова Е.Н. О некоторых закономерностях многолетних колебаний биомассы фито- и зоопланктона оз. Байкал // Изменчивость природных явлений во времени. Новосибирск : Наука, 1983. С. 163-168.

- Базилевич Н.И., Родин Л.Е., Розов Н.Н.** Сколько весит живое вещество планеты // Природа. 1971. № 1. С. 46-53.
- Базыкин А.Д.** Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М. : Наука, 1985. 181 с.
- Баландин Р.К.** Путь исканий (полемиические заметки) // Природа. 1988. № 2. С. 94-98.
- Бачинский Г.А.** Социоэкология: теоретические и прикладные аспекты. Киев : Наукова думка, 1991. 152 с.
- Беклемишев В.Н.** Об общих принципах организации жизни // Бюллетень МОИП, отделение биологии. 1964. Т. 69, вып. 2. С. 22-38.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю.** География стрекоз (Odonata) Бореального фаунистического царства. Новосибирск : Наука, 1981. 232 с.
- Бернштейн Н.А.** Новые линии развития в физиологии и их отношения с кибернетикой // Вопросы философии. 1962. № 3. С. 35-42.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.** Экология: Особи, популяции, сообщества: в 2 т. М. : Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
- Блинов Л.Н.** Химико-экологический словарь-справочник. СПб. : Лань, 2002. 272 с.
- Бобылев С.Н., Ходжаев А.Ш.** Экономика природопользования. М. : УЕИС, 1997. 272 с.
- Боголюбов А.Г.** О принципе конкурентного исключения и механизмах поддержания видового разнообразия сообществ // Биологические науки. 1989. № 11. С. 5-18.
- Боголюбов С.А.** Экологическое (природоресурсное) право : учеб. для юрид. вузов. М. : Контракт ; Волтерс Клувер (Wolters Kluwer), 2010. 528 с.
- Боголюбов С.А., Галиновская Е.А., Емельянова В.Г. [и др.].** Экология : юридический энциклопедический словарь. М. : Норма, 2000. 442 с.
- Болотов А.Т.** Избранные труды. М. : Агропромиздат, 1988. 416 с.
- Большаков В.Н., Качак В.В., Коберниченко В.Г. [и др.].** Экология : учебник. Изд. 2-е. М. : Логос, 2005. 504 с. (Новая университетская библиотека).
- Большаков В.Н., Креницин С.В., Кряжмский Ф.В., Мартинес Рика Х.П.** Проблемы восприятия современным обществом основных понятий экологической науки // Экология. 1996. № 3. С. 165-170.
- Борейко В.Е.** Краткий курс экологической этики. Киев : Киев. экол.-культ. центр, 2004. 72 с. (Охрана дикой природы. Вып. 40).
- Борейко В.Е., Морохин Н.В.** Словарь по гуманитарной экологии. Киев : Киев. экол.-культ. центр, 2001. 94 с. (Природоохранная пропаганда. Вып. 17).
- Борзенков В.Г.** Биология и физика. М. : Знание, 1982. 64 с.
- Бородин О.В.** Итоги орнитологического обследования аэродрома "Ульяновск" // Орнитологические исследования в Среднем Поволжье : межвуз. сб. Куйбышев : Изд-во Куйбышев. гос. ун-та, 1990. С. 65-78.

Брусиловский П.М. Становление математической биологии. М. : Знание, 1985. 62 с.

Брусиловский П.М. О математическом обеспечении задач прогнозирования временных рядов // Прогнозирование экологических процессов. Новосибирск : Наука, 1986. С. 12-17.

Брусиловский П.М. Коллективы предикторов в экологическом прогнозировании. Саратов : Изд-во Сарат. гос. ун-та, 1987. 104 с.

Брусиловский П.М., Розенберг Г.С. О возможности построения модели, удовлетворительно описывающей колебания в одной реальной системе "хищник - жертва" // Динамика эколого-экономических систем. Новосибирск : Наука, 1981. С. 84-91.

Брусиловский П.М., Розенберг Г.С. Модельный штурм при исследовании экологических систем // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44, № 2. С. 266-274.

Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Схема усложнения биологической иерархии в случайной среде // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117, вып. 1. С. 18-32.

Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем. М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2013. 522 с.

Булатов В.И. 200 ядерных полигонов в России. География радиационных катастроф и загрязнений. Новосибирск : ЦЭРИС, 1993. 88 с.

Булатов В.И. Российская экология: дифференциация и целостность: аналит. обзор. Новосибирск : ГПНТБ ; ИВЭП СО РАН, 2001. 116 с. (Экология. Вып. 61).

Бучаченко А.Л. Редукционизм - критерий истины, но не путь к храму // Вестник РАН. 2013. Т. 83, № 12. С. 1100-1103.

Быков Б.А. Экологический словарь. Алма-Ата : Наука, 1988. 212 с.

Вайнер (Уинер) Д. Экология в Советской России. Архипелаг свободы: заповедники и охрана природы. М. : Прогресс, 1991. 396 с.

Валова (Копылова) В.Д. Основы экологии. М. : Дашков и К^о, 2001. 220 с.

Вальтер Г. Общая геоботаника. М. : Мир, 1982. 264 с.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л. : Наука, 1969. 232 с.

Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. М. : ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 7-83.

Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л. : Наука, 1983. 248 с.

Василевич В.И. Взаимоотношения ценопопуляций растений в фитоценозах и их количественная оценка // Популяционные проблемы в биогеоценологии. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. VI. М. : Наука, 1988. С. 59-82.

Василевич В.И. Экологическая ниша, стратегия жизни и конкурентоспособность растений // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Вторые Люблишевские чтения). Тольятти : Интер-Волга, 1995. С. 72-79.

Васильев А.В. Физические факторы среды обитания : учеб. пособие. Тольятти : Изд-во ВУиТ, 2002. 60 с.

Васильев А.В. Анализ шумовых характеристик селитебной территории г. Тольятти // Экология и промышленность России. 2005. № 4. С. 20-24.

Васильев А.В., Лифиренко Н.Г., Костина Н.В., Розенберг Г.С. Шумовое загрязнение и его оценка как фактора риска заболеваемости населения // Экология и здоровье человека : тр. X Всерос. конгресса, 11-13 окт. 2005 г. / Самар. обл. Дом науки и техники. 2005. Самара, С. 49-51.

Васильев А.В., Розенберг Г.С. Мониторинг акустического загрязнения селитебной территории г. Тольятти и оценка его влияния на здоровье населения // Безопасность в техносфере. 2007. № 3. С. 9-12.

Вернадский В.И. Биосфера. Л. : Науч. хим.-техн. изд-во, 1926. 146 с.

Вернадский В.И. Биогеохимические очерки. М. ; Л. : АН СССР, 1940. 147 с.

Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М. : Наука, 1965. 191 с.

Вернадский В.И. Размышления натуралиста. Кн. 2. Научная мысль как планетарное явление. М. : Наука, 1977. 191 с.

Вернадский В.И. Проблемы биогеохимии // Тр. Биолого-геохимической лаборатории / Ин-т геохимии и аналит. химии им. В.И. Вернадского АН СССР, 1980. Вып. 16. 320 с.

Вернадский В.И. Несколько слов о ноосфере // Антология экологии. Тольятти : ИЭВБ РАН, 2004. С. 379-392.

Викторов Г.А. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс // Журнал общей биологии. 1965. Т. 26, № 1. С. 43-55.

Вильямс В.Р. Почвоведение. Избранные сочинения : в 2 т. М. : Гос. изд-во с.-х. лит., 1949. Т. 1. 447 с.; Т. 2. 539 с.

Виноградов М.Е., Михайловский Г.Е., Мониин А.С. Вперед к природе // Вестник РАН. 1994. Т. 64, № 9. С. 810-817.

Володин В.А., Ананьева Е.Г., Вильчек Г.Е. Энциклопедия для детей. Т. 19: Экология / гл. ред. М. Аксенова. М. : Аванта : Астрель, 2008. 448 с.

Воронков Н.А. Экология общая, социальная, прикладная : учеб. для студентов высших учеб. заведений : пособие для учителей. М. : Лгар, 1999. 424 с.

Вронский В.А. Прикладная экология : учеб. пособие. Ростов н/Д : Феникс, 1996. 512 с.

Вронский В.А. Экология : словарь-справочник. 2-е изд. Ростов н/Д : Феникс, 2002. 576 с.

Вронский В.А. Экология и окружающая среда : словарь-справочник. 2-е изд. Ростов н/Д : МарТ, 2011. 432 с.

Высоцкий Г.Н. О лесорастительных условиях района Самарского удельного округа. Почвенно-ботанико-лесоводческий очерк // СПб. : Тип. С.-Петербур. градоначальства, 1909. Ч. 2. 426 с.

- Гейвандов Э.А.** Экология: словарь-справочник для школьников и студентов : в 2 т. М. : Культура и традиции, 2002. Т. 1. С. 1-384; Т. 2. С. 385-798.
- Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С. [и др.].** Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Н. Новгород : Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2013. 370 с.
- Геодакян В.А.** О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов // Проблемы кибернетики. М. : Физматгиз, 1967. Вып. 13. С. 187-199.
- Геодакян В.А.** О структуре эволюционирующих систем // Проблемы кибернетики. М. : Физматгиз, 1972. Вып. 25. С. 81-91.
- Георгиевский А.Б.** Проблемы преадаптации. Л. : Наука, 1974. 234 с.
- Гиляров А.М.** Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи современной биологии. 1978. Т. 85, № 3. С. 431-446.
- Гиляров А.М.** Методологические проблемы современной экологии. Смена ведущих концепций // Природа. 1981. № 9. С. 96-103.
- Гиляров А.М.** Предисловие редактора перевода // М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. Экология. Особи, популяции и сообщества : в 2 т. М. : Мир, 1989. Т. 1. С. 5-6.
- Гиляров А.М.** Популяционная экология : учеб. пособие. М. : Изд-во Моск. гос. ун-та, 1990. 191 с.
- Гиляров А.М.** Экология в поисках универсальной парадигмы // Природа. 1998. № 3. С. 73-82.
- Голованов В.** Большой пластиковый суп, или Добро пожаловать в ад // Медведь. 2009. № 133. С. 46-52.
- Голованов Я.** Этюды об ученых. 2-е изд. М. : Молодая гвардия, 1976. 415 с.
- Голуб А.А., Струкова Е.Б.** Экономические методы управления природопользованием. М. : Наука, 1993. 136 с.
- Голуб В.Б.** Эколого-флористические основы мониторинга антропогенных изменений растительности (на примере низовий Волги) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1986. 31 с.
- Голубчиков С.** Полигон // Энергия. 1992. № 2. С. 19-22; № 3. С. 2-5.
- Горелов А.А.** Социальная экология. М. : ИФ РАН, 1998. 262 с.
- Горчаковский П.Л., Рябинина З.Н.** Степи южной части Оренбургской области (Урало-Илекское междуречье) // Растительные сообщества Урала и их антропогенная деградация. Свердловск : УНЦ АН СССР, 1984. С. 3-64.
- Горшков В.Г.** Структура биосферных потоков энергии // Ботанический журнал. 1980. Т. 65, № 11. С. 1579-1590.
- Горшков В.Г.** Энергетика биосферы. Л. : Изд-во ЛПИ, 1982. 350 с.
- Горшков В.Г.** Устойчивость биогеохимических круговоротов // Экология. 1985. № 2. С. 3-12.
- Горшков В.Г.** Пределы устойчивости окружающей среды // Доклады АН СССР. 1988. Т. 301, № 4. С. 1015-1019.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области за 2012 год. Вып. 23 / Правительство Самар. обл. Самара, 2013. 397 с.

Граф Л., Линстов О. Паразитизм и паразиты / пер. с нем. П.Ю. Шмидта. СПб. : Брокгауз-Ефрон, 1910. 211 с.

Груздев В.В. Анализ прогнозов численности полевых мышевидных грызунов // Бюллетень МОИП. Серия биологическая. 1980. Т. 85, № 1. С. 25-30.

Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. Л. : Гидрометеиздат, 1990. 640 с.

Дажо Р. Основы экологии. М. : Прогресс, 1975. 415 с.

Данилов-Данильян В.И. Предисловие // Э.В. Гирусов, С.Н. Бобылев, А.Л. Новоселов, Н.В. Чепурных. Экология и экономика природопользования. М. : ЮНИТИ, 1998. С. 5-6.

Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С. Экологический вызов и устойчивое развитие : учеб. пособие. М. : Прогресс-Традиция, 2000. 416 с.

Дегтярев А.Н., Усманов Ю.И., Солодилова Н.З., Матвеева Л.Д. Природный комплекс Южного Урала как туристический ресурс: эколого-экономические аспекты // Известия Самарского НЦ РАН. 2003. Т. 5, № 2. С. 240-248.

Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев : Гл. ред. Молдав. сов. энциклопедии, 1990. 408 с.

Дежкин В.В. Территориальная охрана природы в мире и в России // Россия в окружающем мире: 2005 (Аналитический ежегодник) отв. ред. Н.Н. Марфефин. М. : Модус-К - Этерна, 2006. 320 с.

Декларация тысячелетия Организации Объединенных Наций. 2000. URL: http://www.un.org/ru/documents/decl_conv/declarations/summitdecl.shtml.

Делятицкий С., Зайонц И., Чертков Л., Экзарьян В. Экологический словарь. М. : Конкорд Лтд, 1993. 208 с.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М. : Мир, 1988. 184 с.

Доклад "О реализации принципов устойчивого развития в Российской Федерации. Российский взгляд на новую парадигму устойчивого развития. Подготовка к "Рио + 20"/ М-во природ. ресурсов и экологии РФ. М., 2012. 80 с.

Докучаев В.В. Лекции о почвоведении // Хуторянин (Полтава). 1900. № 25-30. С. 363-445.

Домбровский Ю.А., Ильичев В.Р., Остроух В.Н. Математические аспекты исследования биотического круговорота озера Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1979. С. 148-149.

Домбровский Ю.А., Маркман Г.С. Пространственная и временная упорядоченность в экологических и биохимических системах. Ростов н/Д : Изд-во Рост. гос. ун-та, 1983. 118 с.

Дьяков Ю.П. О влиянии некоторых биотических и абиотических факторов на численность поколений западнокамчатских камбал (Pleuronectidae) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2010. Вып. 17. С. 30-47.

Енджиевский Л.В., Терешкова А.В. История аварий и катастроф. Красноярск : Изд-во Сиб. федер. ун-та, 2013. 439 с.

Ерофеев Б.В. Экологическое право : учеб. для вузов по специальности "Правоведение". М. : Высш. шк., 1992. 397 с. (5-е изд. М. : ИНФРА-М; ФОРУМ, 2013. 400 с.)

Ефимов В.М., Галактионов Ю.К. О возможности прогнозирования циклических изменений численности млекопитающих // Журнал общей биологии. 1983. № 3. С. 343-352.

Жерихин В.В. Эволюционная биоценология: Проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М. : Недра, 1994. С. 13-20.

Жигальский О.А. Исследование влияния внешних и внутренних факторов на динамику популяции. Имитационное моделирование // Журнал общей биологии. 1984. Т. 65, № 4. С. 450-455.

Жирмунский А.В., Кузьмин В.И. Критические уровни роста численности населения мира // Известия РАН. Серия биологическая. 1994. № 5. С. 839-842.

Житин Р.М. Социально-экономические аспекты модернизации хозяйственного комплекса крупного имения на микроуровне (по материалам Ново-Покровского имения гр. А.В. Орлова-Давыдова) : дис. ... канд. ист. наук. Тамбов, 2014. 317 с.

Жужиков Д.П. Термиты СССР. М. : Изд-во Моск. гос. ун-та, 1979. 224 с.

Жученко А.А. Проблемы адаптации в современном сельском хозяйстве // Сельскохозяйственная биология. Серия "Биология растений". 1993. № 5. С. 3-35.

Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-генетические основы). М. : РУДН, 2001. Т. 1. 783 с.

Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. М. : Агрорус, 2008, 2009. Т. 1. 814 с.; Т. 2. 1098 с.; Т. 3. 958 с.

Заде Л. Основы нового подхода к анализу сложных систем и процессов принятия решений // Математика сегодня. М. : Знание, 1974. С. 5-49.

Залыгин С. Партия "зеленых" в багровых тонах // Известия. 1992. 3 июня. С. 5.

Захаров В.М., Трофимов И.Е. Экология сегодня. Экология как мировоззрение. Человек и природа / Департамент природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы. М., 2015а. 102 с.

Захаров В.М., Трофимов И.Е. Здоровье среды. Человек и природа / Департамент природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы. М., 2015б. 96 с.

Захарова Т.В. "Зеленая" экономика как новый курс развития: глобальный и региональный аспекты // Вестник Томского государственного университета. 2011. № 4 (16). С. 28-38.

Зборовская О. Экологическая обстановка - стабильная // Северные ведомости. 2012. № 36.

Зданович В.В., Криксунов Е.А. Гидробиология и общая экология : словарь терминов. М. : Дрофа, 2004. 192 с.

Зибарев А.Г., Кудинова Г.Э., Лифиренко Д.В. [и др.]. Экологический атлас, ТерКСООС, экоаудит территории и рекомендации к действию для мэра города Тольятти // Известия Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14, № 1. С. 32-42.

Зимбалева Л.Н. Экологические группировки фауны зарослей Днепра // Гидробиологический журнал. 1966. Т. 11, № 5. С. 34-41.

Зимбалева Л.Н. Структура и сукцессия литоральных биоценозов днепровских водохранилищ. Киев, 1987. 203 с.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений : учеб.-метод. пособие. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 1989. 146 с.

Злобин Ю.А. Мутуализм и комменсализм у растений // Бюллетень МОИП, отделение биологии. 1994. Т. 99, вып. 1. С. 57-63.

Иванов Н.Н. Атмосферное увлажнение тропических и сопредельных стран земного шара. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1958. 311 с. (Записки Геогр. об-ва СССР, т. 18).

Иванова А.В., Костина Н.В. Исследование флористической неоднородности Сокского бассейна (Самарская область, Заволжье) // Вестник Удмуртского государственного университета. Ижевск, 2013. № 6-3. С. 29-34.

Иванова А.В., Костина Н.В., Сенатор С.А. Самоподобие изменения некоторых параметров флоры // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23, № 3. С. 43-57.

Ивантер Э.В. Основы зоогеографии. Петрозаводск : Изд-во Петрозавод. гос. ун-та, 2012. 500 с.

Ивахненко А.Г., Кротов Г.И., Чеберкус В.И. Многорядный алгоритм самоорганизации долгосрочных прогнозов (на примере экологической системы оз. Байкал) // Автоматика. 1980. № 4. С. 28-47.

Ивлев В.С. Некоторые вопросы пищевой конкуренции животных // Успехи современной биологии. 1947. Т. 24, вып. 6. С. 417-432.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М. : Пищепромиздат, 1955. 252 с.

Израэль Ю.А. Об оценке состояния биосферы и обосновании мониторинга // Доклады АН СССР. 1976. Т. 226, № 4. С. 955-957.

Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. М. ; Л. : Гидрометеиздат, 1984. 560 с.

Израэль Ю.А., Анохин Ю.А., Остромогильский А.Х. [и др.]. Имитационно-балансовая математическая модель режима оз. Байкал как инструмент всестороннего анализа, долгосрочного прогнозирования и определения допустимых нагрузок воздействия народнохозяйственной деятельности на качество окружающей среды и состояние экологических систем // Всесторонний анализ окружающей природной среды : тр. II Советско-американского симпозиума. Л. : Гидрометеиздат, 1976. С. 246-265.

Ильинский А.П. Опыт формирования подвижного равновесия в сообществах растений // Известия Главного ботанического сада. 1921. Т. 20. С. 37-49.

Ильинский А.П. Растительность земного шара. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1937. 458 с.

Ильиных И.А. Экология человека : курс лекций. Горно-Алтайск : РИО ГАГУ, 2005. 136 с. URL : <http://e-lib.gasu.ru/euposobia/iliinyh/iliinyh.pdf>.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология : учебник. СПб. : Изд-во СПб. гос. ун-та, 1997. 316 с.

Кавтарадзе Д.Н., Фридман В.С. [Рецензия] // Самарская Лука. 2001. № 11. С. 361-363. Рец. на кн.: Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии : учеб. пособие. 1999.

Казаков Б.Е. О половой структуре раздельнополых гельминтов // Вопросы популяционной биологии паразитов / Ин-т паразитологии РАН. М., 1996. С. 74-85.

Казначеев В.П. Очерки теории и практики экологии человека. М. : Наука, 1983. 260 с. (Современные проблемы биосферы).

Казначеев В.П. Учение В.И. Вернадского о биосфере и ноосфере. Новосибирск : Наука, 1989. 246 с.

Калыгин В.Г. Промышленная экология : курс лекций. М. : Изд-во МНЭПУ, 2000. 240 с.

Кальвин М. Химическая эволюция. М. : Мир, 1971. 240 с.

Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М. : Наука, 1974. 254 с.

Капица С.П. Модель роста населения Земли // Успехи физических наук. 1995. Т. 26, № 3. С. 111-128.

Капица С.П. Общая теория роста человечества: Сколько людей жило, живет и будет жить на Земле. М. : Наука, 1999. 136 с.

Кафанов А.И. Правило "age and area" Дж. Виллиса и широтная гетерохронность морской биоты // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48, № 1. С. 105-114.

Кашапов Р.Ш., Миркин Б.М., Мухаметшина В.С. Степи Тэвшрулеха (опыт количественного анализа // Статистические методы классификации растительности и оценка ее связи со средой. Уфа : БФАН СССР, 1975. С. 38-167.

Кашкаров Д.Н. Целесообразные структуры, как частный случай общего физического закона и правила Le Chatelier // Бюллетень Средне-Азиатского государственного университета. 1926. № 14. С. 65-77.

Кашкаров Д.Н. Содержание и пути советской экологии // Советская ботаника. 1934. № 3. С. 10-18.

Кашкаров Д.Н. Основы экологии животных. М. ; Л. : Изд-во мед. лит., 1938. 602 с.

Келлер А.А., Кувакин В.И. Медицинская экология. СПб. : Петроградский и К⁰, 1998. 256 с.

Келлер А.А., Щепина О.П., Чаклина А.В. Руководство по медицинской географии. СПб. : Гиппократ, 1993. 352 с.

Кирсанов А.Т. Теория Митчерлиха, ее анализ и практическое применение. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1930. 200 с.

Коваленко Е.Г. Англо-русский экологический словарь / English-Russian Ecological Dictionary. М. : ЭТС, 2001. 784 с.

Ковда В.А. Минеральный состав растений и почвообразование // Почвоведение. 1956. № 1. С. 6-38.

Колбасов О.С. Экология: политика - право. Правовая охрана природы в СССР. М. : Наука, 1976. 230 с.

Коломыц Э.Г. Ландшафтные исследования в переходных зонах. М. : Наука, 1987. 120 с.

Коломыц Э.Г. Ландшафтная текстура бореального экотона Волжского бассейна и ее чувствительность к изменениям климата. Тольятти ; Н. Новгород : ИЭВБ РАН, 1994. Ч. I. 60 с.; Ч. II. 69 с.

Коломыц Э.Г. Бореальный экотон и географическая зональность: атлас-монография. М. : Наука, 2005. 390 с.

Кононов К.Е., Розенберг Г.С. Количественный анализ мозаичности пойменных лугов // Экология и ценология лугов Центральной Якутии. Якутск : Изд-во Якут. гос. ун-та, 1978. С. 170-174.

Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биологические науки. 1991. № 8. С. 7-20.

Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л. : Наука, 1976. Т. 5. С. 7-320.

Костина Н.В., Розенберг А.Г., Розенберг Г.С., Хасаев Г.Р. Показатель "экологического следа" и его взаимосвязь с другими индексами устойчивого развития // Вестник Самарского государственного экономического университета. 2014а. № 9 (119). С. 34-41.

Костина Н.В., Розенберг Г.С., Хасаев Г.Р., Шляхтин Г.В. Статистический анализ индекса развития человеческого потенциала (на примере Волжского бассейна) // Известия Саратовского университета. Серия "Химия, биология, экология". 2014б. Т. 14, вып. 3. С. 54-70.

Котляков В.М. Сохранение биосферы - основы устойчивого развития общества // Вестник РАН. 1994. Т. 64, № 3. С. 217-220.

Крапивин В.Ф. О теории живучести сложных систем. М. : Наука, 1978. 248 с.

Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. 140 с.

Краснощеков Г.П. [Рецензия] // Известия Самарского НЦ РАН. 2000а. Т. 2, № 2. С. 380-382. Рец. на кн.: Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии : учеб. пособие. 1999.

Краснощеков Г.П. Становление экоправа в России // Известия Самарского НЦ РАН. 2000б. Т. 2, № 2. С. 191-199.

Краснощеков Г.П. Экоправо. Термины и определения : справ. пособие. Тольятти : Изд-во ВУиТ, 2003. 118 с.

Краснощеков Г.П. Идеи и основоположники: экология человека, популяционное здоровье. Тольятти : Кассандра, 2012. 108 с.

Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С. Экоправо - понятие и содержание // Проблемы региональной экологии. Вып. 8. Томск : СО РАН, 2000. С. 240-241.

Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С. Экология "в законе" (теоретические конструкции современной экологии в цитатах и афоризмах). Тольятти : ИЭВБ РАН, 2002. 250 с.

Крестин С.В., Розенберг Г.С. Об одном механизме "цветения воды" в водохранилищах равнинного типа // Биофизика. 1996. Т. 44, вып. 3. С. 650-654.

Крестин С.В., Розенберг Г.С. Двухмерная модель "цветения воды" в водохранилище равнинного типа // Известия Самарского НЦ РАН. 2002. Т. 4, № 2. С. 276-279.

Криволицкий Д.А. Понятие "жизненная форма" в экологии животных // Журнал общей биологии. 1967. Т. 28, № 2. С. 153-162.

Криволицкий Д.А. Зональное распределение панцирных клещей (Oribatei) в почвах СССР // Бюллетень МОИП, отделение биологии. 1968. Т. 73, вып. 6. С. 29-34.

Круть И.В., Забелин И.М. Очерки истории представлений о взаимоотношении природы и общества. М. : Наука, 1988. 416 с.

Кудинова Г.Э. Устойчивое развитие экономико-экологических систем региона. Тольятти : Кассандра, 2013. 130 с.

Кулагин Ю.З. Преадаптации и экологический прогноз // Журнал общей биологии. 1974. Т. 35, № 2. С. 223-227.

Куркин К.А. Системный подход в экологических исследованиях // Системные исследования. М. : Наука, 1977. С. 195-211.

Кусакин О.Г. Предисловие // Н.К. Христофорова. Основы экологии : учеб. для биол. и экол. фак. ун-тов. Владивосток : Дальнаука, 1999. С. 5-8.

Лавренко Е.М., Дылис Н.В. Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР // Ботанический журнал. 1968. Т. 43, № 2. С. 155-167.

Лапо А.В. Следы былых биосфер, или Рассказ о том, как устроена биосфера и что осталось от биосфер геологического прошлого. 2-е изд. М. : Знание, 1987. 208 с.

Лебедев Ю.М. [Рецензия] // Биология внутренних вод. 2001. № 4. С. 90-93. Рец. на кн.: Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии : учеб. пособие. 1999.

Лиена И.Я. Математическая модель прогнозирования запаса древостоя // Моделирование в ботанике : Учен. зап. Латв. гос. ун-та. 1970. Т. 122. С. 71-80.

Линней К. Путешествие // К. Линней Философия ботаники. М. : Наука, 1989. С. 254-255.

Лифиренко Д.В. Количественная оценка роста числа умерших по территории Волжского бассейна в августе 2010 г. // Экологический сборник 3: тр. молодых ученых Поволжья. Тольятти : Кассандра, 2011. С. 119-122.

Лосев К.С., Горшков В.Г., Кондратьев К.Я. [и др.]. Проблемы экологии России / Федер. экол. фонд России. М., 1993. 348 с.

Лукин А.В., Смирнов Г.М., Платонов О.П. Рыбы Среднего Поволжья. Казань : Изд-во Казан. гос. ун-та, 1971. 84 с.

Любищев А.А. Редукционизм и развитие морфологии и систематики // Журнал общей биологии. 1977. Т. 38, № 2. С. 240-245.

Любищев А.А. О постулатах качественных и количественных законах (из письма А.А. Равделю) // Теоретические проблемы эволюции и экологии. Тольятти : ИЭВБ АН СССР, 1991. С. 215-220.

Ляпунов А.А. В чем состоит системный подход к изучению реальных объектов сложной природы // Управляющие системы. Новосибирск : АН СССР, 1970. Вып. 6. С. 44-58.

Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Труды МОИП. 1966. Т. 27. С. 117-127.

Макфедьен Э. Экология животных (цели и методы). М. : Мир, 1965. 375 с.

Малхазова С.М. Медико-географический анализ территорий. Картографирование, оценка, прогноз. М. : Науч. мир, 2001.

Мальцев В.И. Место консортивности в системе экологических отношений // Биологические науки. 1987. № 8. С. 46-50.

Маргалев Р. Облик биосферы. М. : Наука, 1992. 214 с.

Масюткина Е.А. Оценка экологического состояния оз. Виштынецкого с применением различных гидробиологических индексов // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. 2014. Вып. 7. С. 66-76.

Медоуз Д.Х., Медоуз Д.Л., Рандерс Й. За пределами роста. М. : Прогресс; Пангея, 1994. 302 с.

Международный совет Инициативы Хартия Земли : пособие. San Jose (Costa Rica): Междунар. секретариат Хартии Земли, 2008. 75 с. URL: <http://www.newlineclub.net/downloads/eci/winter>.

Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39, № 4. С. 495-508.

Мейен С.В. География макроэволюции у высших растений // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 291-309.

Мейен С.В. Введение в теорию стратиграфии. М. : Наука, 1989. 216 с.

Меншуткин В.В., Кожова О.М., Ащепкова Л.Я., Кротова В.А. Камерная модель динамики экосистемы озера Байкал с учетом трехмерной циркуляции вод // Математическое моделирование водных экосистем. Л. : Гидрометеиздат, 1981. С. 288-298.

Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М. : Наука, 1974. 174 с.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М. : Наука, 1985. 136 с.

Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. М. : Наука, 1986. 164 с. (Человек и окружающая среда).

Миркин Б.М. Еще раз об организмизме в фитоценологии // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 1. С. 3-13.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Градиентный анализ растительности // Успехи современной биологии. 1983. Т. 95, вып. 2. С. 304-318.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние, тенденции развития науки о растительности и новое понимание природы растительного сообщества // Успехи современной биологии. 1994. Т. 114, вып. 1. С. 5-21.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. О "нише" экологической флористики в современной науке о растительности // Журнал общей биологии. 1996. Т. 57, № 3. С. 399-410.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа : Гилем, 1998. 413 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Популярный экологический словарь. 2-е изд. М. : Тайдекс Ко, 2003. 384 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Проблемы, понятия и термины современной экологии: Словарь-справочник. Уфа : Гилем, 2010. 400 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : Гилем, 2012. 488 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Анализ мозаичности травянистых растительных сообществ. 2. Ценотический уровень // Биологические науки. 1977. № 2. С. 121-126.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М. : Наука, 1978. 212 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М. : Наука, 1983. 134 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М. : Наука, 1989. 223 с.

Миркин Б.М., Хазиахметов Р.М. Устойчивое развитие - продовольственная безопасность - агроэкология // Экология. 2000. № 3. С. 180-184.

Миркин Б.М., Хазиахметов Р.М. О концепции экологически ориентированного управления степной агроэкосистемой // Степной бюллетень. 2000. № 8. С. 30-34.

- Митчелл П.** 101 ключевая идея: Экология. М. : ФАИР-ПРЕСС, 2001. 224 с.
- Михайловский Г.Е.** Описание и оценка состояний планктонных сообществ. М.: Наука, 1988. 214 с.
- Моисеев Н.Н.** Экология человечества глазами математика. М. : Молодая гвардия, 1988. 254 с.
- Моисеев Н.Н.** Человек и ноосфера. М. : Молодая гвардия, 1990. 352 с.
- Морозов Г.Ф.** Учение о лесе. Введение в биологию леса. СПб. : Тип. С.-Петербур. градоначальства, 1912. 83 с.
- Мусин М.Н., Есина Е.А.** "И тогда мещанин Глухов закрыл свой химический завод" // Парламентская газета. 2009. № 30 (2372). С. 21.
- Навстречу "зеленой" экономике: пути к устойчивому развитию и искоренению бедности. Найроби (Кения); Москва: ЮНЕП, 2011. 738 с. (Towards a Green Economy: Pathways to Sustainable Development and Poverty Eradication. Nairobi (Kenya); Geneva (Switzerland): UNEP, 2011. 626 p.).
- Налимов В.В.** Теория эксперимента. М. : Наука, 1971. 207 с.
- Налимов В.В.** Теоретическая биология? Ее все еще нет... // Знание - сила. 1979. № 7. С. 9-11.
- Наумов Н.П.** Программа курса "Экология животных" (для биологических и биолого-почвенных факультетов государственных университетов). М.: [Б.и.], 1954. 9 с.
- Наумов Н.П.** Теоретические основы и принципы экологии // Современные проблемы экологии. М. : Наука, 1973. С. 3-20.
- Наумов Н.П.** Предисловие к русскому изданию // Ю. Одум. Основы экологии. М. : Мир, 1975. С. 8-9.
- Наумова Л.Г.** Основы фитоценологии. Уфа : Изд-во Башк. гос. пед. ин-т, 1995. 238 с.
- Наумова Л.Г., Миркин Б.М.** Краткий словарь основных понятий и терминов современной экологии : учеб. пособие. Уфа : Изд-во БГПУ, 2009. 230 с.
- Наше общее будущее. Доклад Международной комиссии по окружающей среде и развитию (МКОСР). М. : Прогресс, 1989. 376 с. (Our Common Future [World Commission on Environment and Development]. Oxford; N. Y.: Oxford Univ. Press, 1987. 400 p.).
- Неврология: национальное руководство / под ред. Е.И. Гусева [и др.]. М. : ГЭОТАР-Медиа, 2009. 1035 с.
- Неронов В.М., Букварева Е.Н., Бобров В.В.** Зоогеография и современные задачи сохранения биоразнообразия // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, вып. 6. С. 643-651.
- Никольский А.А.** Великие идеи великих экологов: история ключевых концепций в экологии. М. : ГЕОС, 2014. 190 с.
- Никольский Г.В.** Экология рыб. М. : Высш. шк., 1963. 368 с.
- Никольский Г.В.** О проблеме вида и видообразования. М. : Знание, 1972. 48 с.

Никольский Г.В. Избранные труды. М. : Изд-во ВНИРО. Т. 1. 2012. 464 с.; Т. 2. 2013. 600 с.

Норин Б.Н. О зональных типах растительного покрова в Арктике и Субарктике // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 11. С. 1547-1563.

Норин Б.Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Ботанический журнал. 1987а. Т. 72, № 9. С. 1161-1174.

Норин Б.Н. Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество - проблемные вопросы теории фитоценологии // Ботанический журнал. 1987б. Т. 72, № 10. С. 1297-1309.

Норин Б.Н. Эдификатор, интегральная (комплексная) фитоценологическая система, агрегация, фитохора, растительность и растительный покров - дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Ботанический журнал. 1987в. Т. 72, № 11. С. 1427-1435.

Одум Г., Одум Э. Энергетический базис человека и природы. М. : Прогресс, 1978. 379 с.

Одум Е. Экология. М. : Просвещение, 1968. 168 с.

Одум Ю. Основы экологии. М. : Мир, 1975. 740 с.

Одум Ю. Экология : в 2 т. М. : Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.

Окружающая среда: Энциклопедический словарь-справочник : пер. с нем. М. : Прогресс ; Пангея, 1993. 640 с.

Основные показатели здравоохранения Самарской области 2001-2005 гг. : справочник / под ред. Г.И. Гусаровой ; Самар. отд-ние МИАЦ. Самара, 2006. 218 с.

Основные показатели здравоохранения Самарской области 2009-2013 гг. : справочник / под ред. Г.Н. Гридасова ; Самар. отд-ние МИАЦ. Самара, 2014. 203 с.

Павлов Д.С., Стриганова Б.Р., Букварева Е.Н. Экологическая концепция природопользования // Вестник РАН. 2010. Т. 80, № 2. С. 131-140.

Панов Е., Смирнов Н., Михеев В. Словарь по экологии, этологии и охотоведению. Русско-английский и англо-русский / Dictionary of ecology, ethology, and hunting. Russian-English, English-Russian. М. : Либроком, 2014. 416 с. (Этология и зоопсихология).

Панькова В.Н. Экология и природопользование : словарь-справочник. Новосибирск : Сиб. соглашение, 2000. 212 с.

Петров В.В. Экологическое право России : учеб. для юрид. вузов. М. : Бек, 1996. 557 с.

Петров В.В., Гусев Р.К. Правовая охрана природы в СССР : учеб. пособие для неюрид. специальностей. М. : Высш. шк. 1979. 176 с.

Петров К.М. Общая экология: взаимодействие общества и природы. СПб. : Химиздат, 1998. 352 с.

Петров К.М., Терехина Н.В. Растительность России и сопредельных стран. СПб. : Химиздат, 2013. 328 с. + 192 с. цв. вкл.

Пианка Э. Эволюционная экология. М. : Мир, 1981. 400 с.

Пивоваров Ю.П. Гигиена и основы экологии человека : учебник. М. : Академия, 2004. 527 с.

Полное собрание законов Российской Империи. Собрание Первое. 1649-1825 / под ред. М.М. Сперанского. СПб. : Тип. II Отделения Собственной Его Императорского Величества Канцелярии, 1830. Т. XXXIV. 1817 г. С. 908-913 (№ 27180). URL : http://www.nlr.ru/e-res/law_r/search.php.

Попченко В.И., Попченко И.И., Ломакина Л.В. Суточные миграции населения фитоценоза рогоза узколистного в Саратовском водохранилище // Гидробиологический журнал. 1983. Т. 19, № 6. С. 14-19.

Пригожин И. От существующего к возникающему. М. : Наука, 1985. 327 с.

Пригожин И., Стенгерс И. Время, хаос, квант: К решению парадокса времени. М. : Прогресс, 1994. 265 с.

Природные ресурсы и окружающая среда России : анализ. докл. / под ред. Б.А. Яцкевича [и др.]. М. : НИИ-Природа ; РЭФИА, 2001. 572 с.

Программа действий. Повестка дня на 21 век и другие документы конференции в Рио-де-Жанейро в популярном изложении/ Центр "За наше общее будущее". Женева, 1993. 70 с.

Проект Устава Лесного в сравнительном изложении с действующим Уставом Лесным и заключения об изменениях в законах, связанных с этим проектом / сост. А. Кублицкий-Пиотух, Т. Нехорошев. СПб. : Якорь, 1913. 459 с.

Прозоров Л.Л. Геоэкология. Энциклопедический словарь. 2-е изд. М. : Научный мир, 2012. 468 с.

Протасов В.Ф., Молчанов А.В. Экология, здоровье и природопользование в России. М. : Финансы и статистика, 1995. 525 с.

Протасов В.Ф., Молчанов А.В. Словарь экологических терминов и понятий. М. : Финансы и статистика, 1997. 160 с.

Прохоров Б.Б. Медико-экологическое районирование и региональный прогноз здоровья населения России. М. : Изд-во Междунар. независим. экологополитол. ун-та, 1996. 72 с.

Прохоров Б.Б. Экология человека. М. : Академия, 2003. 320 с.

Работнов Т.А. Что такое экология с точки зрения ботаника // Вестник МГУ. Серия биологическая. 1979. № 1. С. 47-50.

Работнов Т.А. Фитоценология. 2-е изд. М. : Изд-во Моск. гос. ун-та, 1983. 296 с.

Работнов Т.А. История фитоценологии. М. : Аргус, 1995. 158 с.

Радиация. Дозы, эффект, риск. М. : Мир, 1988. 79 с.

Разумовский С.М. Закономерности динамики биогеоценозов. М. : Наука, 1981. 231 с.

Рамад Ф. Основы прикладной экологии: Воздействие человека на биосферу. Л. : Гидрометеиздат, 1981. 543 с.

Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова и их изучение (Оттиск из "Вестника опытного дела" за 1924 г.). Воронеж : Обл. ред.-изд. к-т Н.К.З., 1925. 37 с.

Раменский Л.Г. О геоботанике. Замечания на тезисы В.Н. Сукачева // Советская ботаника. 1934. № 5. С. 42-43.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Рассел Б. Мудрость Запада: Историческое исследование западной философии в связи с общественными и политическими обстоятельствами. М. : Республика, 1998. 479 с.

Раутиан А.С., Жерихин В.В. Модели филоценогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журнал общей биологии. 1997. Т. 58, № 4. С. 20-47.

Рейвен П. Почему это так важно... // Наша планета. 1991. № 11. С. 76-83.

Реймерс Н.Ф. Основные биологические понятия и термины. Книга для учителя. М. : Просвещение, 1988. 319 с.

Реймерс Н.Ф. Краткий словарь биологических терминов : книга для учителя. 2-е изд. М. : Просвещение, 1995. 367 с.

Реймерс Н.Ф. Природопользование : словарь-справочник. М. : Мысль, 1990. 637 с.

Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь / отв. ред. А.В. Яблоков. М. : Наука, 1991. 539 с.

Реймерс Н.Ф. Охрана природы и окружающей человека среды : словарь-справочник. М. : Просвещение, 1992. 319 с.

Реймерс Н.Ф. Экология (теория, законы, правила, принципы и гипотезы). М. : Изд-во "Журнал "Россия молодая"", 1994. 367 с.

Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М. : Наука, 1982. 145 с.

Реклю Э. Земля. Описание жизни земного шара. Т. VI. Жизнь / пер. Д.А. Коропчевского. СПб. : Изд. О.Н. Попова, 1895. 218 с.

Реклю Э. Земля. Описание жизни земного шара. Т. X. Жизнь на Земле (1872): пер. с фр. /под ред. Н.К. Лебедева. СПб. : Изд. тов-ва И.Д. Сытина, 1914. 112 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М. : Мир, 1979. 424 с.

Родин Л.Е., Ремизов Н.П., Базилевич Н.И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л. : Наука, 1968. 143 с.

- Розанов Л.Л.** Экология – География : словарь-справочник. 9-11 классы. М. : НЦ ЭНАС, 2002. 88 с. (Школьная б-чка).
- Розенберг Г.С.** Об одном несложном методе уточнения факториальной дисперсии в однофакторном дисперсионном комплексе // Аспекты оптимизации количественных исследований растительности. Уфа : БФАН СССР, 1976. С. 92-103.
- Розенберг Г.С.** Применение модели Лесли для описания возрастной структуры ценопопуляции овсеца Шелля [*Helictotrichon schellianum* (Hask.) Kitag.] // Биологический науки. 1982. № 9. С. 64-71.
- Розенберг Г.С.** Модели в фитоценологии. М. : Наука, 1984. 240 с.
- Розенберг Г.С.** Теоретический анализ связи между площадью описания и числом встреченных видов // Биологические науки. 1989. № 11. С. 76-83.
- Розенберг Г.С.** К построению системы концепций современной экологии // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52, № 3. С. 422-440.
- Розенберг Г.С.** О периодизации экологии // Экология. 1992. № 4. С. 3-19.
- Розенберг Г.С.** Экологическая экономика и экономическая экология: состояние и перспективы (с примерами по экологии Волжского бассейна) // Экология. 1994. № 5. С. 3-13.
- Розенберг Г.С.** Анализ определений понятия "экология" // Экология. 1999. № 2. С. 89-98.
- Розенберг Г.С.** Эколого-гомологические ряды разных масштабов // Известия Самарского НЦ РАН. 2000. Т. 2, № 2. С. 185-190.
- Розенберг Г.С.** [Рецензия] // Известия Самарского НЦ РАН. 2003. Т. 5, № 2. С. 437-439. Рец. на кн.: Краснощеков Г.П. Экоправо. Термины и определения. Тольятти : Изд-во ВУиТ, 2003. 118 с.
- Розенберг Г.С.** Лики экологии. Тольятти : Самар. НЦ РАН, 2004. 224 с.
- Розенберг Г.С.** Экология в картинках : учеб. пособие. Тольятти : ИЭВБ РАН, 2007. 218 с.
- Розенберг Г.С.** Волжский бассейн: на пути к устойчивому развитию. Тольятти : ИЭВБ РАН ; Кассандра, 2009. 477 с.
- Розенберг Г.С.** Еще раз к вопросу о том, что такое "экология"? // Биосфера. 2010а. Т. 2, № 3. С. 324-335.
- Розенберг Г.С.** Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. 2010б. Т. 19, № 2. С. 4-25.
- Розенберг Г.С.** Гомологические ряды и экология // Самарский земледелец. 2012. № 2-3. С. 28-29.
- Розенберг Г.С.** Введение в теоретическую экологию : в 2 т. Изд. 2-е, испр. и доп. Тольятти : Кассандра, 2013. Т. 1. 565 с.; Т. 2. 445 с.
- Розенберг Г.С.** Атланты экологии. Тольятти : Кассандра, 2014. 411 с.

Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б. 100 основных экологических проблем: взгляд из Великобритании // Биосфера. 2013. Т. 5, № 4. С. 375-384.

Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б., Краснощеков Г.П. Крутые ступени перехода к устойчивому развитию // Вестник РАН. 1996. Т. 66, № 5. С. 436-441.

Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Устойчивость гидроэкосистем: обзор проблемы // Аридные экосистемы. 2014. Т. 4, № 4 (61). С. 12-25.

Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П. Волжский бассейн: экологическая ситуация и пути рационального природопользования. Тольятти : ИЭВБ РАН, 1996. 249 с.

Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П. Всё врут календари! (экологические хронологии). Тольятти : ИЭВБ РАН, 2007. 177 с.

Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Иглин В.Б. Реализация устойчивого развития через каркас устойчивых городов и "экологические столицы" бассейнов рек // Региональная экология. 1997. № 1-2. С. 50-60.

Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Крылов Ю.М. [и др.]. Устойчивое развитие: мифы и реальность. Тольятти : ИЭВБ РАН, 1998. 191 с.

Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Сульдмиров Г.К. Экологические проблемы города Тольятти (Территориальная комплексная схема охраны окружающей среды). Тольятти : ИЭВБ РАН, 1995. 222 с.

Розенберг Г.С., Кудинова Г.Э. На пути к "зеленой" экономике (знакомься с докладом ЮНЕП к "Рио + 20") // Биосфера. 2012. Т. 4, № 3. С. 245-250.

Розенберг Г.С., Лифиренко Н.Г., Костина Н.В. Воздействие электромагнитного загрязнения на здоровье населения (на примере города Тольятти) // Экология урбанизированных территорий. 2007. № 4. С. 21-24.

Розенберг Г.С., Лифиренко Н.Г., Костина Н.В., Лифиренко Д.В. Определение влияния социо-эколого-экономических факторов на смертность от новообразований // Известия Самарского НЦ РАН. 2009. Т. 11 (27), № 1 (6). С. 1182-1185.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П. Узловые вопросы современной экологии : учеб. пособие. Тольятти : ИЭВБ РАН; СамГУ, 1992. 120 с.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии : учеб. пособие. Самара : Самар. НЦ РАН, 1999. 396 с.

Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н. Теоретическая и прикладная экология : учеб. пособие. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. пед. ин-та, 2004. 294 с. (Учебная книга. Вып. 8). URL : http://www.ksu.ru/f2/k7/bin_files/ecologia!19.pdf.

Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н., Шустов М.В. Краткий курс современной экологии : учеб. пособие. Ульяновск : Изд-во УлГТУ, 2002. 228 с.

Рулье К.Ф. Жизнь животных по отношению ко внешним условиям. Три публичные лекции, читанные ординарным профессором К. Рулье в 1851 г. М. : Университетская типогр., 1852. 121 с.

Рулъе К.Ф. Избранные биологические произведения. М. : Изд-во АН СССР, 1954. 688 с.

Саксонов С.В. [Рецензия] // Известия Самарского НЦ РАН. 2005. Т. 7, № 1. С. 257-258. Рец. на кн.: Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Основы общей экологии; Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н. Теоретическая и прикладная экология.

Саксонов С.В., Васюков В.М., Иванова А.В., Савенко О.В. Экология: задачи и упражнения : учеб-метод пособие. Тольятти : Изд-во ТГУС, 2007. 99 с.

Самарский А.А. Что такое вычислительный эксперимент? // Наука и жизнь. 1979. № 3. С. 27-33.

Саразин П. О задачах мировой охраны природы (Доклад представителя Швейцарии) // Мировая охрана природы: отчет акад. И.П. Бородина о командировке в Берн на Конф. по междунар. охране природы. Пг. , 1915. № 2. С. 17.

Сахаров А.Д. Мир через полвека. 1972 // Мир, прогресс, права человека. Статьи и выступления. Л. : Совет. писатель, 1990. С. 37-49.

Свирижев Ю.М. Принцип оптимальности в популяционной генетике // Исследования по теоретической генетике. Новосибирск : Сиб. отд-ние АН СССР, 1972. С. 86-102.

Свирижев Ю.М. Возможные пути обобщения фундаментальной теоремы естественного отбора Р. Фишера // Журнал общей биологии. 1974. Т. 35, № 4. С. 590-599.

Свирижев Ю.М. Вито Вольтерра и современная математическая экология // В. Вольтера. Математическая теория борьбы за существование. М. : Наука, 1976. С. 246-286.

Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М. : Наука, 1987. 368 с.

Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М. : Наука, 1978. 350 с.

Северцов Н.А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии: рассуждение, написанное для получения степени магистра зоологии Николаем Северцовым: по наблюдениям, сделанным в 1844-53 годах. М.: Тип. А. Евреинова, 1855. 430 с. (2-е изд. М. : Изд-во АН СССР, 1950. 308 с.)

Селезнёв В.А., Селезнёва А.В. Методика расчета предельно допустимых сбросов и временно согласованных сбросов веществ в поверхностные водные объекты со сточными водами (проект) // Экология и промышленность России. 1998. № 12. С. 32-36.

Селезнёва А.В. Экологическое нормирование антропогенной нагрузки на водные объекты. Самара : Самар. НЦ РАН, 2007. 107 с.

Селезнёва А.В., Селезнёв В.А. Проблемы восстановления экологического состояния водных объектов // Водное хозяйство России. 2010. № 2. С. 28-44.

Семке В.Я. Экологические проблемы современной психиатрии // Вестник РАМН. 1994. № 2. С. 12-17.

Семке В.Я., Рудницкий В.А. Клинические и реабилитационные аспекты экологической психиатрии // Экология человека. 2010. № 6. С. 46-51.

Семьянова А.Ю. Экологическое право. Курс лекций. М. : Юстицинформ, 2005. 272 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М. : Высш. шк., 1962. 378 с.

Сеченов И.М. Избранные произведения. Т. I. Физиология и психология. М. : Изд-во АН СССР, 1952. 772 с.

Симак С.В. Основы общей экологии: экологические конспекты : учеб. пособие. Самара : Изд-во Самар. гос. с.-х. акад., 1995. 154 с.

Синельникова Г.Д. Краткий экологический словарь-справочник. Севастополь : Сонат, 2009. 220 с.

Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М. : Высш. шк., 1971. 448 с.

Смелянский И.Э. Механизмы сукцессии // Успехи современной биологии. 1993, Т. 113, вып. 1. С. 36-45.

Снакин В.В. Экология и охрана природы : словарь-справочник / под ред. акад. А.Л. Яншина. М. : Академия, 2000. 384 с.

Снакин В.В. Экология и природопользование в России : энцикл. слов. М. : Academia, 2008. 816 с.

Снакин В.В., Пузаченко Ю.Г., Макаров С.В. [и др.]. Толковый словарь по охране природы. М. : Экология, 1995. 191 с.

Соколов В.Е. Предисловие // В.И. Вернадский. Философские мысли натуралиста. М. : Наука, 1988. С. 5-8.

Соколов В.Е., Ильичев В.Д. Прикладная экология (биологические аспекты) // Экология. 1990. № 1. С. 3-7.

Соколов В.Е., Шатуновский М.И. Можно ли сохранить биоразнообразие // Вестник РАН. 1996. Т. 66, № 5. С. 422-424.

Соколов Н.П. Экология человека // Проблемы географической патологии : материалы пленума и конференции. М., 1964. С. 161-165.

Соломещ А.И. Гомологические ряды изменчивости растительных сообществ: значение для синтаксономии // Доклады. РАН. 1994. Т. 339, № 5. С. 710-713.

Соломещ А.И. Гомологические ряды растительных сообществ: их природа и значение для классификации // Журнал общей биологии. 1995. Т. 56, № 4. С. 425-437.

Стадницкий Г.В., Родионов А.И. Экология : учеб. пособие для хим.-технол. вузов. М. : Высш. шк., 1988. 272 с.

Статистика здоровья населения и здравоохранения Самарской области за 2006-2008 гг. / сост. Г.Н. Корчагина, А.В. Васькова, Н.Р. Ильина [и др.]. Самара : Самар. отд-ние МИАЦ, 2009. 180 с.

Стебаев И.В., Пивоваров Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. Общая биогеосистемная экология. Новосибирск : Наука, 1993. 288 с.

Стожаров А.Н. Медицинская экология : учеб. пособие. Минск : Вышэйш. шк., 2008. 368 с.

Стурман В.И. Экологическое картографирование : учеб. пособие. М. : Аспект Пресс, 2003. 251 с.

Сукачев В.Н. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). Изд. 4-е. Л. ; М. : Книга, 1928. 232 с.

Сукачев В.Н. Дискуссия "Основные установки и пути развития советской экологии" // Советская ботаника. 1934. № 3. С. 30.

Сукачев В.Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопросы ботаники. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. Т. 1. С. 291-309.

Сулей М. Введение // Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. М. : Мир, 1989. С. 10-22.

Супотницкий М.В. Природа не делает скачков // Природа. 1997. № 8. С. 67-77.

Сытник К.М., Брайон А.В., Городецкий А.В., Брайон А.П. Словарь-справочник по экологии. Киев : Наукова думка, 1994. 666 с.

Тимирязев К.А. Исторический метод в биологии // Сочинения. М. : Изд-во АН СССР, 1939. Т. 3. С. 1-600.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирижев Ю.М. Популяционная генетика и оптимальные процессы // Генетика. 1970. Т. 6, № 10. С. 155-166.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // Бюллетень МОИП, отд-ние биологии. 1966. Т. 71, вып. 1. С. 123-132.

Тишков А.А. Сохранение биологического разнообразия в России // Россия в окружающем мире: 2005 (Аналитический ежегодник) / отв. ред. Н.Н. Марфенин ; под общ. ред. Н.Н. Марфенина, С.А. Степанова. М. : Модус-К - Этерна, 2006. С. 82-124.

Трапезников В.К. Физиологические основы локального применения удобрений. М. : Наука, 1983. 171 с.

Трапезников В.К., Иванов И.И., Гальвинская Н.Г. Локальное питание растений. Уфа : Гилем, 1999. 258 с.

Трасс Х.Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с.

Трофимова В.Л. Природопользование: толковый словарь. М. : Финансы и статистика, 2002. 183 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М. : Прогресс, 1980. 328 с.

Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М. ; Л. : Наука, 1965. С. 251-254.

Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М. : Мысль, 1974. 229 с.

Усманов И.Ю. Аутэкологические адаптации растений к изменениям азотного питания. Уфа: БФАН СССР, 1987. 147 с.

Усманов И.Ю., Рахманкулова З.Ф., Кулагин А.Ю. Экологическая физиология растений : учебник. М. : Логос, 2001. 224 с.

Усманов И.Ю., Фаттахутдинов Э.Г., Трапезников В.К. Электропроводность корней и мембран корневых клеток при изолированном питании // Физиология и биохимия культурных растений. 1983. Т. 15, № 4. С. 373-378.

Усманов И.Ю., Фаттахутдинов Э.Г., Трапезников В.К., Мартынова А.В. Повышение надежности водного и минерального обеспечения корней в средах с неравномерным распределением ресурсов // Доклады ВАСХНИЛ. 1986. № 9. С. 15-17.

Фаис Д., Максимов В.Н., Моричи Дж., Назелли-Флорес Л. Мультимедийный словарь по экологии (+ CD-ROM). М. : Наука, 2007. 184 с.

Фёдоров В.Д. Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности // Вестник МГУ. Серия биологическая. 1977. № 3. С. 8-22.

Фёдоров В.Д. Изменения в природных биологических системах. М. : Изд-во РАГС, 2004. 368 с.

Фёдоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М. : Изд-во Моск. гос. ун-та, 1980. 464 с.

Феоктистов В.Ф. Биоиндикация по населению жужелиц // Экологические проблемы города Тольятти: Третья Тольяттинская городская экологическая конференция. Тольятти : Интер-Волга, 1995. С. 95-98.

Филоненко И.Е. Воспоминание о русском лесе. М. : Комрид, 1993. 240 с.

Флейшман Б.С. Стохастические модели сообществ // Океанология. Биология океана. М. : Наука, 1977. Т. 2. С. 276-288.

Флейшман Б.С. Системные методы в экологии // Статистические методы анализа почв, растительности и их связи. Уфа : ИБ БФАН СССР, 1978. С. 7-28.

Флейшман Б.С. Основы системологии. М. : Радио и связь, 1982. 368 с.

Флейшман Б.С., Брусиловский П.М., Розенберг Г.С. О методах математического моделирования сложных систем // Системные исследования : ежегодник. М. : Наука, 1982. С. 65-79.

Форрестер Д. Динамика развития города. М. : Прогресс, 1974. 288 с.

Ханин М.А., Дорфман Н.Л. Количественные аспекты роста организмов. М. : Наука, 1975. 154 с.

Хасаев Г.Р., Розенберг Г.С., Костина Н.В. Устойчивое развитие региональных социо-эколого-экономических систем (на примере Волжского бассейна) // Доклад о человеческом развитии в Российской Федерации за 2015 год / под ред. Л.М. Григорьева, С.Н. Бобылева. М. : Аналит. центр при Правительстве Рос. Федерации, 2015. Гл. 11. С. 223-236.

Хачатуров Т.С. Экономика природопользования. 2-е изд. М. : Наука, 1987. 255 с.

Хильми Г.Ф. Основы физики биосферы. Л. : Гидрометеиздат, 1966. 300 с.

Хрестоматия по общей экологии (развитие идей) / сост. Н.А. Кузнецова. М. : МНЭПУ, 2001. 292 с.

Хрибар С.Ф., Захарова О.А. Природа, культура, этнос. (Краткий гуманитарно-экологический словарь). М. : Лесная страна, 2008. 60 с.

Христофорова Н.К. Основы экологии. Владивосток : Дальнаука, 1999. 516 с.

Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.

Циолковский К.Э. Общественная организация человечества (вычисления и таблицы). 1928. М. : МИП "Память" ; ИПЦ РАН, 1992. 32 с.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М. : Мысль, 1975. 222 с.

Чернов Ю.И. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 10. С. 1445-1457.

Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. 1991. Т. 111, вып. 4. С. 499-507.

Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология : учеб. для биол. фак. педвузов. М. : Дрофа, 2007. 416 с. (Высшее педагогическое образование).

Чумаков Б.Н. Валеология : курс лекций. 2-е изд. М. : Пед. об-во России, 2000. 407 с.

Шалимов А.И. Набат тревоги нашей: Экологические размышления. Л. : Лениздат, 1988. 175 с.

Шварц С.С. Эволюционная экология животных: Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: АН СССР, 1969. 200 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР; вып. 65).

Шварц С.С. Экологические основы охраны биосферы // Вестник АН СССР. 1973. № 9. С. 35-45.

Шварц С.С. Экологические основы охраны биосферы // Методологические аспекты исследования биосферы. М. : Наука, 1975. С. 100-112.

Швец И.М. Учебно-методическое пособие нового поколения : рецензия // Экология и жизнь. 2001. № 4 (21). С. 37-39. Рец. на кн.: Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии : учеб. пособие. 1999.

Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Серия "Зоология позвоночных". М. : ВИНТИ, 1986. Т. 14. С. 5-70.

Шигин А.А. Биологическое разнообразие и микротопическое распределение глазных гельминтов у пресноводных рыб // Вопросы популяционной биологии паразитов. М. : ИНПА РАН, 1996. С. 131-149.

Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М. : Изд-во МГУ, 1977. 262 с.

Шилов И.А. Биосфера, уровни организации жизни и проблемы экологии // Экология. 1981. № 1. С. 5-11.

Шилов И.А. Физиологическая экология животных : учеб. пособие для студентов биол. спец. вузов. М. : Высш. шк., 1985. 328 с.

Шилов И.А. Принципы организации популяций у животных // Популяционные проблемы в биогеоценологии. Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. VI. М. : Наука, 1988. С. 5-23.

Шилов И.А. Экология. М. : Высш. шк., 1998. 512 с.

Шилов И.А. [Рецензия] // Известия РАН. Серия биологическая. 2001. № 3. С. 380-381. Рец. на кн.: Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии : учеб. пособие. 1999.

Широков А.И. Экологические особенности, внутриценотическая структура и динамика пихтово-ельников липовых в условиях южной тайги Низменного Заволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 1998. 16 с.

Шитиков В.К., Зинченко Т.Д. Создание базы данных и алгоритмы обработки информации // Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия. Тольятти : ИЭВБ РАН, 1997. С. 40-55.

Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти : Кассандра, 2012. 257 с.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ данных по биологии и экологии с использованием R. Тольятти : Кассандра, 2013. 305 с.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология : методы, критерии, решения: в 2 кн. М. : Наука, 2005. Кн. 1. 281 с.. Кн. 2. 337 с.

Шредер М. Фракталы, хаос, степенные законы. Миниатюры из бесконечно-го рая. Ижевск : НИЦ "Регулярная и хаотическая динамика", 2001, 528 с.

Шубин А. Социально-экологический реформизм // Зеленый мир. 1995. № 5 (175). С. 7, 13.

Шульман С.С., Евланов И.А. Эволюционно экологические аспекты происхождения паразитизма // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Вторые Люблинские чтения). Тольятти : Интер-Волга, 1995. С. 115-124.

Шурганова Г.В. Динамика видовой структуры зоопланктона речной части Чебоксарского водохранилища в условиях антропогенного пресса // Известия Самарского НЦ РАН. 2005. Т. 7, № 1. С. 225-229.

Шурганова Г.В., Черепенников В.В. Формирование и развитие зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги // Известия Самарского НЦ РАН. 2006. Т. 8, № 1. С. 241-247.

Эйнштейн А. Принципы научного исследования // Физика и реальность. М. : Наука, 1965. С. 8-10.

Экологический словарь-справочник: учеб. пособие / под ред. Р.Г. Шарафиева, В.В. Ерофеева. Челябинск ; Уфа : РАЕН, 2011. 399 с.

Экологический энциклопедический словарь / под ред. В.И. Данилова-Данильяна. М. : Ноосфера, 2002. 930 с.

Экологическое образование и образованность - два "кита" устойчивого развития / отв. ред. Г.С. Розенберг, Д.Б. Гелашвили, Г.Р. Хасаев, Г.В. Шляхтин. Самара ; Тольятти ; Н. Новгород ; Саратов : Изд-во Самар. гос. экон. ун-та, 2014. 292 с.

Экология: Юридический энциклопедический словарь. М. : НОРМА, 2001. 448 с.

Энгельгардт В.А. Интегрализм - путь от простого к сложному в познании явлений жизни // Вопросы философии. 1970. № 11. С. 103-115.

Эшби У.Р. Конструкция мозга. Происхождение адаптивного поведения. М. : Мир, 1962. 398 с.

Эшби У.Р. Несколько замечаний // Общая теория систем. М. : Мир, 1966. С. 171-178.

Юрина В.С. Устойчивое развитие и экологический аудит социо-эколого-экономических систем. Тольятти : Кассандра, 2013. 90 с.

Яблоков А.В. Ядовитая приправа. М. : Мысль, 1990. 126 с.

Яблоков А.В. Когда суды "позеленеют"... // Поиск. 1992. № 42 (180).

Якубанис Г., Гельдерлин Ф. Эмпедокл: философ, врач и чародей. Данные для понимания и оценки. Смерть Эмпедокла. Киев : СИНТО, 1994. 232 с. (Janua Antiqua).

Adler P.B., Hille Ris Lambers J., Levine J.M. A niche for neutrality // Ecol. Letters. 2007. V. 10. № 2. P. 95-104. [Синопис статьи: <http://elementy.ru/news/430460>].

Allee W.C. Cooperation among Animals, with Human Implications. N. Y. : Henry Schuman, 1951. 233 p.

Baltensweiler W. *Zeiraphera griseana* Hubner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A contribution to the problem cycles // Canad. Entomol. 1964. V. 96. P. 792-800.

Bodenheimer F.S. Problems of Animal Ecology. London : Oxford Univ. Press, 1938. 183 p.

Boer P.J. (den) Spreading of risk and stabilization of animal numbers // Acta Biotheoretica. 1968. V. 18. P. 165-194.

Borda-de-Agua L., Hubbell S.P., McAllister M. Species-area curves, diversity indices, and species abundance distributions: a multifractal analysis // American Naturalist. 2002. V. 159. P. 138-155.

Brown J.H., Maurer B.A. Macroecology: The division of food and space among species on continents // Science. 1989. V. 243. P. 1145-1150.

Carson R. Silent Spring. Boston: Houghton Mifflin, 1962. 297 p.

Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity // Annu. Rev. Ecol. Syst. 2000. V. 31. P. 343-366.

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. V. 38. P. 99-113.

Christian J.J., Davis D.E. Endocrines, behavior, and populations // Science. 1964. V. 146. P. 1550-1560.

Clapham W.B. Natural Ecosystems. N. Y. : MacMillan, 1973. 248 p.

Commoner B. The Closing Circle: Nature, Man and Technology. N. Y. : Alfred A. Knopf, Inc., 1971. 320 p. (Пер. с англ.: Коммонер Б. Замыкающийся круг. Л. : Гидрометеоиздат, 1974. 300 с.)

Connell J.H., Slayter R.O. Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Naturalist. 1977. V. 111. P. 1119-1144.

Cowles H.C. The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. Chicago : Univ. Press, 1899. 119 p.

Curtis J. The Vegetation of Wisconsin: An Ordination of Plant Communities. Madison : Univ. Wisc. Press, 1959. 657 p.

Dansereau P. Climax vegetation and the regional shift of controls // Ecology. 1954. V. 35. P. 575-579.

Darlington P.J., jr. Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals. N. Y. : Wiley, 1957. 563 p. (Дарлингтон Ф.Дж. Зоогеография. Географическое распространение животных. М. : Прогресс, 1966. 519 с.).

Day T., Stearns S.C. Editorial: evolutionary medicine special issue // Evolution, Medicine, and Public Health. 2013. V. 1. P. 7-9.

Diamond J.M. Assembly of species communities // Ecology and Evolution of Communities. Cambridge : Harvard Univ. Press, 1975. P. 342-444.

Dodds F., Strauss M., Strong M.F. Only One Earth: The Long Road via Rio to Sustainable Development. L. ; N. Y. : Routledge, 2012. 337 p.

Dubos R. Man's nature and man's history // American Scientist. 1965. V. 53. P. 4-19. URL : <http://www.medicalecology.org/dubos.htm>.

Ecological Medicine: Healing the Earth, Healing Ourselves / Ed. by Ausubel K. San Francisco (CA): Sierra Club Books; Univ. California Press, 2004. 264 p.

Ehrlich P.R. The Population Bomb. N. : Siera Club ; Ballantine Books, 1968. 201 p.

Elton C. Animal Ecology. N. Y.: MacMillan Co, 1927. 288 p. (Элтон Ч. Экология животных. М. ; Л. : Биомедгиз, 1934. 84 с.)

Falinski J.B. Nomogramy i tablice wspolczynnikow podobienstwa miedwedlung wzoru Jaccarda i Steinhausa // Acta Soc. Bot. Poloniae. 1958. T. 27, № 1. P. 31-46.

Forrester J. Principles of Systems (Preliminary Edition ten chapters). Cambridge : Wright Allen Press, 1968. 178 p.

Foucault B. Extention a la phytosociologie d'un concept botanique: la variation parallele // Candollea. 1994. V. 49. P. 121-127.

Frey T.E.A. On the significance of Czekanowski's index of similarity // Zastow. mat. 1966. V. 9, № 1. P. 1-7.

Gaffney P.M. Ecological niche // Amer. Naturalist. 1975. V. 109, № 968. P. 490-496.

Gilpin M.E. Do hares eat lynx? // Amer. Naturalist. 1973. V. 107, № 957. P. 727-730.

Gomatam J. A new model for interacting populations two species systems // Bull. Math. Biol. 1974. V. 36. P. 347-353.

Goodall D.W. Numerical classification // Handbook of Vegetation Science. Part 5. The Hague : Dr. W.B. Junk, 1973. P. 105-156.

Gore A. Earth in the Balance: Ecology and the Human Spirit. N.Y. ; Boston : Houghton Mifflin, 1993. 408 p. (Гор Э. Земля на чаше весов. Экология и человеческий дух. М. : ППП (Проза, Поэзия, Публицистика), 1993. 432 с.)

Green Economy Developing Countries Success Stories. Geneva (Switzerland) : United Nations Environment Programme, 2010. 26 p.

Grinnell J. Field test of theories concerning distributional control // Amer. Naturalist. 1917. V. 51, № 918. P. 115-128.

Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. Berlin: Druck und Verlag von Georg Reimer, 1866. Bd. 1: Allgemeine Anatomie der Organismen. 574 S.; Bd. 2: Allgemeine Entwicklungsgchichte der Organismen. 462 S.

Haeckel E. Ueber Entwicklungsgang und Aufgabe der Zoologie (Rede gehalten beim Eintritt in die philosophische Fakultät zu Jena am 12 Januar 1869) // Jenaische Z. Medizin u. Naturwiss. 1870. Bd. 1. S. 353-370.

Hairston N.G., Smith F.K., Slobodkin L.B. Community structure, population control and competition // Amer. Naturalist. 1960. V. 94. P. 421-425.

Hansen H.M. Studied on the vegetation of Iceland // The Botany of Iceland. Copenhagen: J. Frimodt, 1930. V. 3, Part 1. P. 1-186.

Hanski I. Dynamics of regional distribution the core and satellite species hypothesis // Oikos. 1982. V. 386. P. 210-221.

Hardin G. The tragedy of the commons // Science. 1968. V. 162. P. 1243-1248.

Harper J.L. Population Biology of Plants. London [et al.] : Acad. Press, 1977. 892 p.

Harte J., Kinzig A.P., Green J. Self-similarity in the distribution and abundance of species // Science. 1999. V. 284. P. 334-336.

He F., Gaston K.J. Estimating species abundance from occurrence // American Naturalist. 2000. V. 156. P. 553-559.

Hoffman A., Kitchell J.A. Evolution in a pelagic planktic system: a paleobiologic test of models of multispecies evolution // Paleobiology. 1984. V. 10. P. 9-33.

Hubbell S.P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton : Univ. Press, 2001. 448 p.

Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1957. V. 22. P. 415-427.

Jackson J.B.C. Bivalves; spatial and size-frequency distributions of two intertidal species // Science. 1968. V. 161. P. 479-480.

Kimura M. On the change of population fitness by natural selection // Heredity. 1958. V. 12. P. 145-167.

Kostitzin V.A. Evolution de l'Atmosphère. Circulation Organique Epoque Glaciaires. Paris: Hermann, 1935. 40 p. (Костицын В.А. Эволюция атмосферы, биосферы и климата. М. : Наука, 1984. 96 с.)

Kothari D.S. Some Thoughts on Truth. New Delhi: Anniversary Adress, Indian National Science Academy, Bahadur Shah Zafar Marg, 1975. 225 p.

Krebs C.J., Gaines M.S., Keller B.L. [et al.]. Population cycles in small rodents // Science. 1973. V. 179. P. 35-41.

Kunin W.E. Extrapolating species abundance across spatial scales // Science. 1998. V. 281. P. 1513-1515.

Lack D.L. The natural regulation of animal numbers. VIII. Oxford: Clarendon Press, 1954. 343 p. (Пер. с англ.: Лэж Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М. : ИЛ, 1957. 420 с.)

Lack D.L. Population Studies of Birds. Oxford: Clarendon Press, 1966. 341 p.

Laszlo E.J. Bierman Goals in Global Community. V. 1. Studies in the Conceptual Foundations. Cambridge : Wright Allen Press, 1977. 313 p.

Leigh E.G. The ecological role of Volterra's equations // Some Math. Problems of Biol. Proc. Sympos. Math. Soc. Washington : Providence, 1968. P. 1-61.

Levins R.C. Evolution in Changing Environments. Some Theoretical Explorations. Princeton ; N. Y. : Princ. Univ. Press, 1968. 132 p.

Lewin R. Why do inbred mice evolve so quickly? // Science. 1985. V. 228. P. 1187.

MacArthur R.H. Population ecology of some warblers in northeastern coniferous forests // Ecology. 1958. V. 36. P. 533-536.

MacArthur R.H. The theory of the niche // Population Biology and Evolution. Syracuse; N. Y. : Syracuse Univ. Press, 1968. P. 159-176.

MacArthur R.H., Levins R.C. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species // Amer. Naturalist. 1967. V. 101. P. 377-385.

MacArthur R.H., Wilson E.O. The Theory of Island Biogeography. Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, 1967. 203 p. (2nd ed. Princ. Univ. Press, 2001. 203 p.)

Magurran A.E. Measuring Biological Diversity / 2nd ed. Oxford: Blackwell Publ., 2004. 260 p. (Пер. с англ.: Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М. : Мир, 1992. 181 с.)

Malyshev L.I. Levels of the upper forest boundary in northern Asia // Vegetatio. 1993. V. 109. P. 175-186.

Mandelbrot B.B. The Fractal Geometry of Nature. San Francisco : Freeman W.H., 1982. 468 p.

Margalef R. Perspectives in Ecological Theory. Chicago : Univ. Press, 1969. 111 p. (Маргалеф Р. Перспективы в экологической теории / пер. с англ. А.Г. Розенберг, Г.С. Розенберга, Г.А. Шараева / под ред. чл.-кор. РАН Г.С. Розенберга. Тольятти : Кассандра, 2012. 122 с.).

Marks K., Howden D. The world's rubbish dump: a tip that stretches from Hawaii to Japan // The Independent Thursday. 2008. 5 February.

May R.M. How many species are there on earth? // Science. 1988. V. 241, № 4872. P. 1441-1449.

McIntosh R. The Background of Ecology. Concept and Theory. Cambridge : Cambr. Univ. Press, 1985. 383 p.

Miller G.T. Jr., Spoolman S.E. Essentials of Ecology / 6th ed. Belmont (USA) : Brooks/Cole, Cengage Learning, 2011. 384 p. (first edition - 2002).

Nicholson A.J. The balance of animal populations // J. Animal Ecol. 1933. V. 2. P. 132-178.

Nicholson A.J. An outline of the dynamics of animal populations // Austr. J. Zool. 1954. V. 2. P. 9-65.

Noy-Meir I. Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs // J. Ecol. 1975. V. 63, № 2. P. 459-481.

Park R.E., Burgess E.W. Introduction to the Science of Sociology. Chicago; Illinois: Univ. Chicago Press, 1921. 1040 p.

Park T. Experimental studies of interspecific competition. I. Competition between populations of the flour beetles *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst // Ecol. Monogr. 1948. V. 18. P. 267-307.

Peterson C.H. Stability of species an of community for the benthos of two lagoons // Ecology. 1975. V. 56. P. 958-965.

Pike F.H. Adaptation considered as a special case under the Theorem of le Chatelier // Ecology. 1923. V. 4, № 2. P. 129-134.

Pimentel D., Stone F.A. Evolution and population ecology of parasite-host systems // Canad. Entomol. 1968. V. 100. P. 655-662.

Preston F.W. The commonness and rarity of species // Ecology. 1948. V. 29. P. 254-283.

Quick Guides to the Aichi Biodiversity Targets. Version 2. Montreal (Quebec, Canada): Secretariat of the Convention on Biological Diversity; UNEP, February 2013. 42 p.

Raunkiaer C. Types biologiques pour la géographie botanique. Oversigt over Det Kongelige // Danske Videnskabernes Selsk. Forhandl. 1905. V. 5. P. 347-438.

Reddingius J. Gambling for existence: A discussion of some theoretical problems in animal population ecology // Acta Biotheoretica (Leiden: E.J. Brill). 1971. V. 20 (Supplementum). P. 1-208.

Redfield A.C. On the proportions of organic derivations in sea water and their relation to the composition of plankton // James Johnstone Memorial Volume / Ed. by R.J. Daniel. Liverpool (UK) : Univ. Press, 1934. P. 177-192.

Rees W.E. Ecological footprints and appropriated carrying capacity: what urban economics leaves out // Environment and Urbanisation. 1992. V. 4, No. 2. P. 121-130.

Remane A. Vermes, Würmer // Fauna von Deutschland / 6th ed. / Ed. by P. Brohmer. Heidelberg : Quelle & Meyer, 1949. S. 31-59.

Remmert H. Ecology. Berlin [et al.] : Springer-Verlag & GmbH & Co. KG, 1980. 289 p.

Root R.B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher // Ecol. Monogr. 1967. V. 37. P. 317-350.

Rübel E. The replaceability of ecological factors and the law of minimum // Ecology. 1935. V. 16. P. 336-341.

Shelford V.E. Laboratory and Field Ecology: The Response of Animals as Indicators of Correct Working Methods. Baltimore : Williams & Wilkins, 1929. 608 p.

Simberloff D. A succession of paradigms in ecology: Essentialism to materialism and probabilism // *Synthese*. 1980. V. 43, № 1. P. 3-39.

Simberloff D. The sick science of ecology: symptoms, diagnosis and prescription // *Eidema*. 1981. V. I. P. 49-54.

Smith F.E. Population dynamics in *Daphnia magna* and a new model for population growth // *Ecology*. 1963. V. 44. P. 651-653.

Sneath P.H.A., Sokal R.R. Numerical taxonomy: The principles and practices of numerical classification. San-Francisco : Freeman, 1973. 573 p.

Sokal R.R. Numerical taxonomy // *Sci. Amer.* 1966. V. 215, № 6. P. 106-116.

Sokal R.R., Sneath P.H.A. Principles of numerical taxonomy. San Francisco ; London : Freeman, 1963. 359 p.

Sutherland W.J., Freckleton R.P., Godfray H.Ch.J. [et al.]. (34 authors). Identification of 100 fundamental ecological questions // *J. Ecol.* 2013. V. 101, No. 1. P. 58-67. URL : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2745.12025/full>.

Tansley A.G. The classification of vegetation and the concept of development // *J. Ecol.* 1920. V. 8. P. 118-144.

Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // *Ecology*. 1935. V. 16, № 3. P. 284-307.

The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940. A Collection of Works by Volterra, Kostitzin, Lotka and Kolmogoroff / Eds. Scudo F.M., Ziegler J.R. Berlin ; N. Y. : Springer Verlag, 1978. 490 p.

Tilman D. Resource Competition and Community Structure. New Gersey : Princeton Univ. Press, 1982. 296 p.

Tilman D. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. New Gersey : Princeton Univ. Press, 1988. 360 p.

Turchin P. Complex Population Dynamics: A Theoretical / Empirical Synthesis. Princeton (NJ): Princ. Univ. Press, 2003. 456 p. (Monographs in Population Biology).

Turchin P., Oksanen L., Ekerholm P. [et al.]. Are lemmings prey or predators? // *Nature*. 2000. V. 405. P. 562-564.

Usher M.B. A matrix model for forest management // *Biometrics*. 1969. V. 25, № 3. P. 309-315.

Usher M.B. Development in the Leslie matrix model // *Mathematical Models in Ecology*. Oxford [et al.] : Blackwell Sci. Publ., 1972. P. 29-60.

Vitousek P.M. Beyond global warming: ecology and global change // *Ecology*. 1994. V. 75, № 7. P. 1861-1876.

Wagensberg J. In memoriam. Benoit Mandelbrot y la fractalidad del mundo // *El País*. 19-10-2010. P. 44.

Wallace A.R. Geographical Distribution of Animals // *Athenaeum*. 1876. № 2549. P. 311.

Список литературы

Walter H. Vegetationszonen und Klima. Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphäre), (UTB 14), 3. Stuttgart : Aufl., 1977. 309 S.

Watt A.S. Development and structure of Beach Communities // J. Ecol. 1925. V. 13. P. 15-27.

Watt A.S. Pattern and process in the plant community // J. Ecol. 1947. V. 35. P. 1-22.

Wie K.-Y., Kennett J.P. Non-constant extinction rates of Neogene planktonic foraminifera // Nature. 1983. V. 305. P. 218-230.

Whitehead A.N. Science and the Modern World. N.Y. : The Free Press, 1967. 224 p.

Whittaker R.H. A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains // Ecol. Monogr. 1952. V. 22. P. 1-44.

Whittaker R.H. Vegetation of the Great Smoky Mountains // Ecol. Monogr. 1956. V. 26. P. 1-80.

Whittaker R.H. Classification of natural communities // Bot. Rev. 1962. V. 28. P. 1-239.

Whittaker R.H. Evolution of diversity in plant communities // Brookhavens Sympos. Biol. 1969. V. 22. P. 178-196.

Wiegert R., Owens D. Trophic structure, available resources and population density in terrestrial vs. aquatic ecosystems // J. Theor. Biol. 1971. V. 30. P. 69-81.

2003 United Nations List of Protected Areas / Compiled by Chape S. [et al.]. Gland (Switzerland); Cambridge (UK): IUCN; UNEP-WCMC; Printed by Thanet Press Ltd (UK), 2003. 44 p.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Несколько слов о новом учебном пособии	3
1. Введение в предмет (лекция № 1)	5
2. Периодизация экологии (лекции № 2-3).....	31
2.1. Календарь экологических событий.....	31
2.2. Фотогалерея естествоиспытателей-экологов и деятелей охраны природы	67
2.3. Вариант периодизации экологии.....	83
3. Системная экология (лекция № 4).....	87
3.1. Что такое "система"?	88
3.2. Что такое "сложная система"?	89
3.3. Основной объект экологии	92
3.4. Простые и сложные свойства экосистем.....	95
3.5. Основные принципы системологии	96
3.6. Объяснение и прогнозирование в экологии.....	101
3.7. О редукционизме и холистизме в экологии	103
4. Система концепций современной экологии (лекция № 5).....	106
4.1. Некоторые определения основных понятий в экологии.....	109
4.2. Сравнительный анализ теоретических понятий	111
4.3. Структура ядра теории (система концепций)	113
5. Основные теоретические конструкции современной экологии	116
5.1. Факториальная экология (лекция № 6)	116
5.2. Демэкология	128
5.2.1. Динамика популяций (лекция № 7).....	128
5.2.2. Структура популяций (лекция № 8)	144
5.2.3. Взаимодействие популяций (лекция № 9).....	154
5.3. Экологические ниши (лекция № 10)	170
5.4. Экологическое разнообразие (лекция № 11)	182
5.5. Синэкология	206
5.5.1. Фрактальность видовой и пространственной структур биологических сообществ (лекции № 12-13).....	206
5.5.2. Структура сообществ. Общие закономерности, континуум (лекции № 14-15).....	225

5.5.3. Частные, пространственные закономерности структуры сообществ (<i>лекция № 16</i>)	251
5.5.4. Динамика сообществ. Сукцессии, климакс (<i>лекция № 17</i>).....	259
5.5.5. Эволюция сообществ (<i>лекция № 18</i>).....	277
5.6. Экология биосферы. Энергетика, продуктивность (<i>лекции № 19-20</i>) ...	286
6. Прикладная экология	311
6.1. Инженерия и качество среды (<i>лекция № 21</i>)	311
6.1.1. Инженерная экология	311
6.1.2. Качество природной среды	314
6.2. Экологическое право (<i>лекция № 22</i>)	332
6.2.1. Из истории экоправа в России	334
6.2.2. Предмет и методы регулирования экоправа.....	340
6.3. Медицинская экология (экологическая медицина, или медицина окружающей среды) (<i>лекция № 23</i>)	345
6.3.1. Основные понятия.....	345
6.3.2. История возникновения и структура медицинской экологии.....	349
6.3.3. Что может стать причиной заболевания?.....	351
6.3.4. Примеры решения проблем медицинской экологии	353
6.3.5. Медицинская экология и экология человека.....	364
6.4. Экономика и общество (<i>лекции № 24 - 25</i>).....	370
6.4.1. Рост народонаселения.....	370
6.4.2. Экономические механизмы природопользования	373
6.4.3. Концепция устойчивого развития и ноосфера	381
6.5. Показатель "экологического следа" и другие индексы устойчивого развития	394
6.6. Деятельность международных общественных природоохранных организаций	400
Заключение	414
Список литературы	416

Учебное издание

**Розенберг Геннадий Самуилович
Рянский Феликс Николаевич
Лазарева Наталья Владимировна
Саксонов Сергей Владимирович
Симонов Юрий Владимирович
Хасаев Габидулла Рабаданович**

ОБЩАЯ И ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ

Учебное пособие

Руководитель издательской группы О.В. Егорова
Редактор Г.И. Конева
Корректоры Т.В. Федулова, Л.И. Трофимова
Компьютерная верстка - Т.Р. Зайнутдинова

Подписано в печать 15.07.2016. Формат 70×100/16.
Бум. офсетная. Гарнитура "Times New Roman". Печать оперативная.
Усл. печ. л. 27,68 (28,25). Уч.-изд. л. 32,63 Тираж 500 экз. Заказ №

Самарский государственный экономический университет.
443090, Самара, ул. Советской Армии, 141.