

У ИСТОКОВ БИОЦЕНОЛОГИИ

В 1988 г. профессор Арizonского университета (США) Д. Уинер опубликовал книгу по истории охраны природы в СССР в 20–40-е годы, в которой, по существу, открыл для нас мировой приоритет отечественного эколога В. В. Станчинского в развитии теории охраны природы. Так спустя 46 лет со дня гибели известного в свое время ученого его имя вновь появилось на страницах печати. (Ранее ученики и последователи Станчинского пытались восстановить справедливость в отношении незаслуженно забытого учителя, но их две небольшие публикации остались почти незамеченными.)

Мы надеемся, что публикуемые ниже материалы — статья ученицы Станчинского Н. Т. Нечаевой, написанная совместно с его сыном, а также текст Д. Уинера и работа Станчинского 1931 г. (подготовлены О. О. Астаховой), которую по праву можно считать пионерской а изучении закономерностей биоценозов, — восполнят этот пробел в истории отечественной биологии.

Первый эколог страны

Н. Т. Нечаева,

академик АН Туркменистана
Институт пустынь АН Туркменистана

В. В. Станчинский-младший,

кандидат технических наук
Кострома

ВЛАДИМИРА Владимировича Станчинского, замечательного советского зоолога-орнитолога, по праву можно считать пионером экологии и биоценологии. К сожалению, имя этого биолога широкого профиля, сделавшего чрезвычайно много не только в деле охраны природы и краеведения, но и в решении теоретических проблем экологии, биоценологии и эволюции, сегодня почти забыто¹. Он был хорошо известен в 20–30-х годах, но волна репрессий на долгие годы исключила его из научного актива.

Станчинский родился 25 апреля 1882 г. в Москве. Отец его, Владимир Николаевич, инженер-химик, в это время работал инспектором на одной из текстильных фабрик

в бывшем Александровском уезде Московской губернии. Передовые взгляды отца не давали ему долго задерживаться на одном месте, так что семье часто приходилось менять место жительства. Но в 1889 г. Владимир Николаевич покупает небольшое имение в Ельнинском уезде Смоленской губернии, ранее принадлежавшее Л. И. Шестаковой-Глинке (сестре композитора М. И. Глинки), куда навсегда переезжает с семьей.

После окончания Смоленской гимназии в 1901 г. Станчинский поступает на естественное отделение физико-математического факультета Московского университета, Однако уже через год он уезжает в Германию, где учится в Гейдельбергском университете у известного биолога О. Бюкли. В 1906 г. Станчинский защищает диссертацию по зоологии и получает степень доктора философии. В том же году он возвращается в Москву, где преподает в частных гимназиях. Поскольку высшее образование, полученное за границей, в то время в России не засчитывалось, молодому доктору пришлось сдать экстерном экзамены за полный курс университета.

¹ За 50 лет, прошедшие со дня смерти В. В. Станчинского, его имя упоминалось только в публикациях его учеников: Воронцов Е. М. Станчинский (1882–1942) — исследователь природы Смоленской области // Сб. научн. работ Смоленского краеведческого НИИ. 1958. Вып. 2 С. 267–270; Нечаева Н. Т., Медведев С. И. // Бюл МОИП. Отд. биол. 1977. № 6. С. 109–115; а также в книге американского историка науки Д. Винера: Wei ner D. R. Models of Nature. Ecology, Conservation and Cultural Revolution In Soviet Russia. Indiana university press, 1988.

В Московском университете под руководством М. А. Мензбира и П. П. Сушкина Станчинский совершенствуется в области орнитологии и становится ассистентом на кафедре зоологии в Московском сельскохозяйственном институте (ныне Сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева), где ведет практические занятия и работает в научных кружках со студентами. Там он преподаёт охотоведам орнитологию, проводит с ними экскурсии в окрестностях Москвы, в Муганской степи в районе Ленкорани.

Станчинский увлекся орнитологией уже в гимназические годы. Еще в старших классах гимназии он с товарищами изучает орнитофауну Смоленской губернии. Результатом этого стала рукопись «Птицы Смоленской губернии», направленная в 1905 г. для публикации в Московское общество испытателей природы, членом которого был автор. Однако рукопись, не только одобренная для печати, но и удостоенная премии им. К. П. Ренара, увидела свет только в 1927 г., хотя полный каталог птиц Смоленской губернии опубликовали в 1915 г. Еще в гимназии Станчинский начал собирать коллекцию птиц, которая постоянно пополнялась в экскурсиях и экспедициях.

В 1918 г. Станчинский возвращается в Смоленск, где активно занимается организационной и преподавательской работой. Сначала он заведует Ельнинским уездным отделом народного образования, с 1920 г. — профессор Смоленского института народного образования, участвует в создании Смоленского университета, руководит основанной им кафедрой зоологии позвоночных до 1929 г. В начале 20-х годов по инициативе Станчинского создается Смоленское общество естествоиспытателей и врачей, которое он также возглавляет до 1929 г. В эти же годы в Смоленске продолжает развиваться краеведческая работа, одним из организаторов которой Станчинский стал еще в дореволюционное время. В 1908 г. Обществом изучения Смоленской губернии, объединявшим местных естествоиспытателей, был основан Естественно-исторический природо-ведческий музей; все заботы о нем взяла на себя группа краеведов-энтузиастов, среди которых были будущие профессора университета, в том числе и Станчинский. Тогда же он организует две биологические станции, где под его руководством проходила летняя практика студентов.

Уже в начала 20-х годов Станчинского серьезно интересуют такие вопросы, как становление вида, характер изменчивости биологических сообществ — биоценозов.



Владимир Владимирович Станчинский (1882–1941).

Биостанции стали стартовой площадкой его биоценологических исследований: здесь отработывались методики, впервые был применен сконструированный Станчинским прибор для взятия проб биомассы с определенной площади.

Смоленский период — время продуктивных экологических исследований: Станчинский публикует статьи², ведет обширную переписку, становится членом Британского и Американского экологических обществ.

В те годы Станчинский был одним из немногих биологов, понимавших важность биоценологии. Рассматривая ее становление,

² Станчинский В. В. Биологический принцип в классификации // Тр. I Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Пг., 1923; Он же. Экологическое направление в зоогеографии // Там же. С. 29–30; Он же. Изменчивость организмов и ее значение в эволюции. Смоленск, 1927; Он же. Экологическая эволюция и формирование фауны // Тр. Смоленского о-ва естествоиспытателей и врачей. 1927. Т. 2. С. 189–204.

Станчинскому (совместно с Д. Н. Кашкаровым) принадлежат также два хорошо известных в свое время учебника: Курс биологии позвоночных. Пособие для высшей школы. М.—Л., 1929; Курс зоологии позвоночных животных. М.—Л., 1935.



В годы войны продолжает заниматься наукой. 1916 г.

он подчеркивал пионерскую роль русских исследователей – К. Ф. Рулье и Н. А. Северцова. Понимание биоценоза как местообитания (биотопа), в котором растения и животные функционально связаны между собой и с биотопом, было свойственно большинству ботаников и зоологов 20-х и 30-х годов. Последующие исследования, уточнившие и расширившие это понятие, привели к появлению нового термина – «биогеоценология», включившего в себя и почву.

Основная заслуга Станчинского в том, что он ушел от формального подхода в понимании биоценоза, исключавшего анализ взаимоотношений между организмами. Подчеркивая важность связей определенных видов благодаря трансформации солнечной энергии через аутоτροφные растения, он уже в начале 30-х годов определил биоценоз как комплекс трофических систем, сложившихся в результате приспособления и привязанных к определенным условиям обитания, – экотопам. Станчинский был на правильном пути в изучении биоценозов и связей между явлениями в них³.

Лето 1926 г. становится переломным в жизни Станчинского. Работая в комиссии

в заповеднике Аскания-Нова, он обратил особое внимание на степи, как на сравнительно простые и удобные для изучения биоценозы. Пребывание в заповеднике убедило его в целесообразности постановки длительного биоценологического эксперимента в украинской целинной степи. Уже в 1927–1928 гг. по его совету энтомолог С. И. Медведев начал учет насекомых, а с 1929 г., став заместителем директора заповедника, Станчинский сам возглавил комплексные исследования – уникальный и единственный тогда в мире экологический мониторинг.

Основная цель этих исследований – выявить продуктивность степных экосистем при различных режимах использования и определить пути наиболее рациональной эксплуатации. Одной из главных задач Станчинский считал изучение влияния заповедного режима на естественные биоценозы. Такая задача была поставлена впервые.

Знакомство с условиями работы целого ряда заповедников показало, что, как правило, строгий режим в них не соблюдается. Это обстоятельство и побудило выяснить состояние экосистем в условиях абсолютного заповедования. Полигоном стала Аскания-Нова.

Комплексный мониторинг (климат, почвы, надземная и подземная части растительности, наземная и почвенная энтомофауна, позвоночные животные и птицы) проводился здесь для разных режимов использования: в заповедной степи (на равнине, понижениях и склонах); на выпасах; на сельскохозяйственных пахотных богарных угодьях; на поливных угодьях с древесными растениями – в дендропарке.

Исследовались условия сохранения степной растительности при абсолютно заповедном режиме, при выпасе диких копытных и сельскохозяйственных животных, главным образом овец, а также влияние сенокосов на растительность и биоту в целом. Работы по восстановлению и обогащению степной фауны велись в целинной степи, где основная часть животных (зебры, антилопы, лошади Пржевальского и др.) содержалась в огромном загоне – в условиях, близких к природным. Учитывая новизну биоценологических исследований, особое внимание уделяли не только методике, но и технике работы в поле и в лаборатории. К этой комплексной работе Станчинский привлек самых разных специалистов: климатологов, почвоведов, ботаников и зоологов, физиоло-

³ Станчинский В. В. К пониманию биоценозов // Тр. Сектора экологии Зоол.-биол. ин-та при Харьковском ун-те. Харьков, 1933. Т. 1. Вып. 1. С. 20–27.



На кафедре зоологии Смоленского государственного университета. 1926 г.

гов и биохимиков, экологов, а также зоотехников и агрономов.

Первые результаты биоценологических исследований в Аскании-Нова были представлены в мае 1930 г. в Киеве на IV съезде зоологов, анатомов и гистологов. Доклад Станчинского, содержащий массу новых и необычных сведений о степных сообществах, вызвал огромный интерес. Но И. И. Презент выразил сомнение в правомочности существования экологии как самостоятельной науки (выяснение этого вопроса он считал прерогативой высших инстанций). Уничтожающий ответ Станчинского на безграмотное выступление Презента не прошел бесследно не только для докладчика, но и для дальнейших экологических исследований.

Асканийский эксперимент был делом новым и довольно сложным. Чтобы провести его, требовались квалифицированные научные кадры. Но организационная работа в Аскании отнимала у заместителя директора много сил. И все же Станчинский в 1930 г., окончательно расставшись со Смоленским университетом, принимает кафедру зоологии беспозвоночных в Харьковском универ-

ситете, участвует в создании Зоолого-биологического института на базе зоологических кафедр университета, где возглавляет отдел экологии животных, экспериментальной базой которого должна была стать Асканийская степь. Для изучения биоценозов заповедной целинной степи в Аскании-Нова и других районах южной Украины Станчинский собирает большую группу молодых специалистов, студентов и аспирантов из Смоленского, Ташкентского и Харьковского университетов.

Биоценологические исследования Станчинский рассматривал как теоретическую основу разработки методов рационального использования степей. Широкая программа задуманного им эксперимента включала не только практический аспект (сравнение продуктивности различных биоценозов в разных условиях, включая и хозяйственную деятельность человека), но и изучение основных закономерностей функционирования природных экосистем. Успешно начатые работы дали много интересных и обнадеживающих результатов, но, к сожалению, в конце лета 1933 г. были прекращены.

В январе 1933 г. на I Всесоюзном съезде по охране природы доклады Станчинского и Медведева о комплексных исследованиях в Аскании получили широкую под-



В ссылке с женой и сыном. Совхоз НКВД. Одесская область. 1935 г.

держку: съезд принял постановление, по которому заповедники должны были стать базой для биоценологических работ. Однако Лысенко и Презент оказались сильнее. Заповедникам, и в частности Аскании-Нова, они отвели иную роль: «Заповедная степь из участка охраны от человека должна стать очагом интродукции в культуру новых невыявленных растений». А общее направление заповедного дела звучало как приговор: не должно быть охраны природы от народа, поэтому охрана природы враждебна советскому народу, а кто ее защищает — враг народа.

С ликвидацией комплексных работ в Аскании исчезло методическое и методическое ядро биоценологических исследований, которое могло стать образцом для подобных исследований в других природных зонах. Так был упущен приоритет в развитии одного из важных направлений экологических исследований.

Лысенковцы организовали не только идейную, но и физическую расправу со своими противниками. В мае 1933 г. Асканию посетили Лысенко и Презент, а в августе в заповедник прибыла группа из ГПУ. Арестовали Медведева, руководившего работой в

заповедной степи, а также заведующего зоопарком А. П. Гунали и ветеринарного врача зоопарка Ф. Ф. Орловского за «уничтожение ценных животных».

Тогда же был арестован Станчинский, и 24 февраля 1934 г. по «знаменитой» статье 58 приговорен к пяти годам исправительных работ зоотехником в совхозах НКВД. Ему пришлось отбывать приговор сначала под Киевом, а затем в Одесской области.

В начале 1936 г. «дело» Станчинского было пересмотрено, и в мае его освободили. Однако, несмотря на досрочное освобождение, ему, как имевшему судимость, преподавать в высших учебных заведениях было запрещено. Он поступает в Центральный лесной государственный заповедник (Тверская область, Нелидовский район), где с июня 1936 г. по 29 июня 1941 г. работает заместителем директора по науке.

Там Станчинский продолжает прерванные биоценологические исследования, создает комплексную станцию, налаживает связи с рядом крупных ученых из Академии наук СССР, привлекает к работе сотрудников академических институтов, студентов Горьковского и Ленинградского университетов.

В эти годы выходят в свет его работы, посвященные комплексным исследованиям

экосистем, задачам заповедников и использованию их как природных лабораторий⁴. Его последний труд, книга «Экология», к сожалению, издана не была. Такая же участь постигла и другой, не менее важный труд Станчинского — итог трехлетней работы в Аскании. По решению следственной комиссии, корректуру книги уничтожили по причине «неактуальности».

29 июня 1941 г. его снова арестовали, очевидно, в связи с наступлением немцев. Ведь он недавно отбыл ссылку и владел немецким языком. Постановлением Особого совещания при НКВД его приговорили по той же статье 58 к восьми годам исправительно-трудовых лагерей как «социально опасного и ранее судимого». По официальной версии, вскоре после вынесения приговора в тюрьме г. Вологды Станчинский «скончался от паралича сердца».

Сегодня биоценологические исследования, организованные Станчинским еще в

конце 20-х годов, получили права гражданства во многих природных зонах СССР. Не канула в лету и основная схема экологического мониторинга: с 1960 г. на Центрально-Каракумском стационаре Института пустынь АН ТССР проводятся длительные наблюдения за динамическими процессами на заповедной территории, пастбищах и искусственных фитоценозах пастбищного назначения. Эти системные исследования дают ценные для науки и практики данные об изменениях экосистем при различных режимах использования⁵, позволяющие оценить конкретные сроки возможных динамических смен и разрабатывать систему рационального использования пастбищ.

Прискорбно, что эти исследования в нашей стране задержались на десятилетия. Тем важнее сегодня вспомнить и оценить опыт Станчинского — одного из создателей биоценологии, без которой не решить столь острые ныне проблемы рационального природопользования и охраны окружающей среды.

⁴ Станчинский В. В. Задачи, содержание, организация и методы комплексных исследований в заповедниках // Научно-методич. зап. Комитета по заповедникам. 1938. Вып. 1. С. 28—50; Он же. Экологическое направление в изучении природных комплексов-ландшафтов // Там же. Вып. 3. С. 8—23.

⁵ Подробнее см.: Нечаева Н. Т. // Пробл. освоения пустынь. 1986. Вып. 5. С. 12—21.

«ЭКОЛОГИЯ ... СТАНОВИТСЯ ТОЧНОЙ НАУКОЙ»

Д. Уинер

СУДЬБА профессора В. В. Станчинского, талантливого и принципиально-го биолога широкого профиля, одного из первопроходцев новых отраслей экологии и биоценологии, автора весьма значительных научных публикаций, была очень нелегкой. Известный в свое время как глубокий мыслитель, разрабатывающий ряд важных проблем в биологии, он на долгие годы оказался забытым на родине.

В начале 60-х годов профессор Западно-Мичиганского университета Р. Брюэр, разбирая архив американского эколога Ч. Адамса, обнаружил «Журнал экологии и биоценологии», вышедший в 1931 г. под редакцией В. В. Станчинского, М. Л. Левина и Б. А. Келлера. В редколлегия этого журнала, инициатором создания которого был Станчинский и Д. Н. Кашкаров, входили и два американских эколога — В. Шелфорд и Ч. Адаме.) В этом, к сожалению единственном, номере была опубликована статья

Станчинского «О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов», которую Брюэр оценил как пионерскую.

До Станчинского экологические сообщества различали либо по их флористическому составу, т. е. по определенным структурным характеристикам, либо, как это предлагалось швейцарской школой, по визуальной гомогенности. Никому не приходило в голову внимательно присмотреться к пищевым сетям в качестве критерия идентификации природных границ между сообществами, отслеживая прохождение продукции, образуемой первичными биологическими продуцентами (растениями и другими автотрофами) на данной территории, по мирадам биотических путей до полного исчерпания ее энергетического потенциала. Некоторые шаги в этом направлении сделали Ч. Элтон, Н. Трансо и Ч. Джудей, но ни один из них не реализовал пол-

ностью такой подход к изучению продуктивности на системной основе за пределами уровня первичных продуцентов Эта в высшей степени трудная и важная задача составляла ядро разработанной Станчинским программы исследований в Аскании-Нова.

Способность организма «превращать энергию в вещество» и осуществлять обмен веществ, которые они сами и синтезируют, приковала внимание Станчинского. Как он сам охотно признавал, этот интерес к вездесущим процессам кругооборота веществ и энергии — потокам вещества и энергии между живой и неживой природой — был инспирирован работами В. И. Вернадского. Именно Вернадский первым обратил внимание на уникальную роль каждого вида в динамических процессах кругооборота вещества и потока энергии и полагал, что отдельные виды выполняют специфические биохимические задачи в экономике природы. В соответствии с теорией Вернадского, роль каждого вида в этой экономике определяется уникальными биохимическими и энергетическими потребностями его членов, которые, в свою очередь, определяют уникальным биохимическим составом тканей этих видов.

Стремясь объяснить это явление, Станчинский предложил воспользоваться термином «видовое вещество», несколько изменив понятие, введенное Вернадским (этот термин близок к ныне очень популярному выражению «биомасса», хотя и не идентичен ему)¹.

Увлеченный возможностями, эскизно намеченными Вернадским, Станчинский задался целью в конечном итоге построить картину динамики природного сообщества во всем его многообразии, которую можно было бы свести к ряду закономерностей, описываемых математически.

В 1931 г. Станчинский с убеждением писал: «...экология постепенно становится точной наукой... Возникает потребность в применении точных измерительных методов»². В своем стремлении сделать экологию более эмпирической он был не одинок. С. А. Северцов и Г. Ф. Гаузе в России, А. Лотке в США, Ж. Вольтерра в Италии, В. Костицин во Франции пытались свести

взаимоотношения «хищник—жертва» и «паразит—хозяин», т. е. популяционную динамику, к законам, следующим из физики и физической химии. Хотя редуционализм Станчинского был менее ярко выражен, чем у некоторых его коллег, его работа, по крайней мере первоначально, представляла собой попытку привести биологические явления к единому физическому знаменателю — энергии. Это позволило бы описать их математическими уравнениями и, таким образом, сделать их предсказуемыми. Экология была еще очень далека от состояния, при котором это стало бы возможным, в особенности в то время, когда преимущественное внимание в России уделялось развитию прикладной науки. Таково было положение дел, которое Станчинский надеялся исправить.

Исходным пунктом построений Станчинского было предположение, что количество живого вещества в биосфере стоит в прямой зависимости от количества энергии, трансформированной автотрофными растениями; автотрофы — не более чем «экономическая база, на которой строится жизнь»³. Сама биосфера состоит из подсистем — биоценозов, у каждого из которых есть свой собственный экономический фундамент и равным образом индивидуальная «суперструктура», обеспечивающие существование всей «трофической лестницы» с первичными продуцентами на нижней ступени.

Одним из главных свойств биоценозов, считал Станчинский, является их замечательная относительная устойчивость, динамическое равновесие. Следует сказать, что существование биоценозов как природной реальности допускалось большинством экологов того времени. Исключение составляли Л. Г. Раменский, предтеча континуальной концепции в анализе растительного покрова, и Г. Глизон.

Станчинский считал, что относительная численность различных составляющих биоценозов видов остается поразительно постоянной в течение длительных промежутков времени, несмотря на то, что теоретически каждый вид способен к экспоненциальному росту численности. Это объясняется тем, что между автотрофной и гетеротрофной частями биоценозов, между фитофагами и зоофагами, хозяевами и паразитами и т. д. существует «определенное соотношение, изве-

¹ Станчинский В. В. О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов // Журн. экологии и биоценологии. 1931. Т. 1. Вып. 1. С. 88—98.

² Станчинский В. В. К методике количественного изучения биоценозов травянистых ассоциаций // Журн. экологии и биоценологии. 1931. Т. 1. Вып. 1. С. 133—137.

³ Станчинский В. В. О некоторых основных понятиях зоологии в свете современной экологии // Тр. IV Всесоюз. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Киев — Харьков, 1931. С. 42.

стная, но не учтенная еще никем пропорциональность»⁴.

Размещая различные организмы на ступенях «трофической лестницы», от первичных продуцентов и до сапрофагов, Станчинский постоянно обращается ко второму закону термодинамики для объяснения того, что он называет убывающим агрегированием биомассы на каждой последующей ступени лестницы. Закон утверждает, что при переносе энергии некоторая ее часть теряется, поскольку превращается в тепло за счет работы, делающей перенос возможным. Применяя этот закон к энергии, доступной в биоценозе, Станчинский пришел к заключению, что на каждой последующей ступени лестницы находится меньше доступной в виде пищи энергии, чем на предыдущей, так что каждый последующий уровень зависит от предыдущего, представляющего собой источник энергии для него, однако не обладает таким же запасом энергии; организм должен произвести некоторую работу по добыванию и перевариванию пищи, а также по осуществлению великого множества других жизненных функций.

Таким образом, разрешалась загадка «пирамиды Элтона» — был получен ответ на вопрос о том, почему относительно мало численны крупные хищники. В соответствии с теорией Станчинского, эти хищники находились на самой верхней ступени «трофической лестницы» своих биоценозов, следовательно, располагали наиболее ограниченным из всех источников энергии.

⁴ Там же.

Для изучения столь сложной проблемы Станчинский прежде всего разработал математическое описание энергетической роли каждого вида. Для простого теоретического биоценоза, состоящего лишь из зеленых растений и обобщенного гетеротрофного уровня, он ввел математические обозначения различных путей производства, потребления и переноса энергии. Вероятно, высшим его достижением было то, что на основе этих символов ему удалось сформулировать математическую парадигму, описывающую годовой энергетический бюджет теоретического биоценоза. Это была первая в истории попытка такого рода.

Станчинский полагал, что, изучая потоки энергии во всевозможных биоценозах, люди со временем смогут с высокой степенью точности рассчитывать продукционную способность этих естественных сообществ и в соответствии с этим строить свою собственную экономическую деятельность. Он отмечал, что особое значение будет иметь выяснение — посредством изучения трофической динамики биоценозов — тех «оптимальных условий», при которых различные организмы могут переработать в биомассу максимальное количество энергии. Излишне говорить, что такая программа сулит очень многое сельскому хозяйству и экономике в целом.

Сведение Станчинским природных сообществ к совокупности формальных взаимоотношений между трофическими уровнями, основанных на трансформации энергии, составило, по мнению видных экологов, центральную новую парадигму в биологии XX в, и было развито рядом исследователей, в частности Г. Одумом.

О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биоценозов*

В. В. Станчинский

ЖИЗНЬ неразрывно связана с превращениями энергии. Количество живого вещества в биосфере зависит в конечном счете от количества трансформируемой аутотрофными зелеными растениями солнечной энергии. Не подлежит сомнению, что между аутотрофной и гетеротрофной

частями биоценозов должно существовать определенное соотношение...

Равновесие, в котором находятся биоценозы, носит динамический характер. <...>

Несмотря на наличие ряда уклонений, мы все же нисколько не сомневаемся в существовании такого равновесия, так как повседневной опыт убеждает нас в том, что, несмотря на присущую всем организмам способность размножаться в геометрической

* Журн. экологии и биоценологии. 1931. Т. 1. Вып. 1. С. 88–98. (Печатается с сокращениями).

прогрессии, количество индивидуумов разных видов в среднем на единицу площади остается постоянным. <...>

...Самым общим выражением существующего в биоценозах равновесия будет пропорциональность между количеством энергии, трансформируемой ауотрофной частью биоценоза (Q_A), и тем количеством энергии, которое используется гетеротрофной его частью (Q_H). Эта пропорциональность может быть выражена формулой... $Q_A = Q_H \cdot k$, где k – коэффициент пропорциональности.

Так как гетеротрофная часть биоценоза представляет собой последовательные ряды форм, живущие один за счет другого, то, очевидно, и между этими рядами должна существовать такая же пропорциональность, т.е. количество энергии, которое трансформируют фитофаги (Q_p), должно находиться в известной пропорциональности с той, которая используется теми зоофагами (Q_{z1}), которые живут за счет фитофагов: $Q_p = Q_{z1} \cdot k_1$.

Такого же порядка пропорциональность должна существовать и между зоофагами, живущими за счет зоофагов, и этими последними, между хозяевами и паразитами, паразитами паразитов и т. д.

$$Q = Q \cdot k_2; \quad Q = Q \cdot k_3,$$

Указанное равновесие биоценозов может быть выражено иначе, в виде годового баланса энергии.

Если живой запас энергии к началу года складывался из Q_A единиц ауотрофной и Q_H гетеротрофной части биоценоза, мертвый запас энергии (трупы, кал, мертвый растительный покров, перегной и проч.) равнялся Q_R и если за год зеленой растительностью было трансформировано всего Q_{Ax} единиц энергии, то

$$Q_A + Q_H + Q_R + Q_{Ax} = Q_A + Q_H + Q_R + Q_{Ay} + Q_{Hy}$$

где Q_A и Q_H соответственно являются живым запасом ауотрофной и гетеротрофной частей биоценоза в конце года, Q_R – мертвый остаток энергии в конце года, Q_{Ay} и Q_{Hy} – энергия, истраченная обеими частями биоценоза. Так как и зеленые трансформаторы солнечной энергии, и ее гетеротрофные потребители представлены в биоценозах многими видами, то очевидно, в каждой половине приведенного уравнения каждый член представляет собой более или менее сложную сумму:

$$\begin{aligned} \Sigma Q_A + \Sigma Q_H + \Sigma Q_R + \Sigma Q_{Ax} = \Sigma Q_A + \Sigma Q_H + \\ + \Sigma Q_R + \Sigma Q_{Ay} + \Sigma Q_{Hy}. \end{aligned}$$

Особенно сложны суммы в гетеротрофной части биоценоза. Здесь мы имеем несколько, иногда очень много, рядов видов, последовательно живущих один за счет другого: фитофагов, живущих за счет зеленой растительности (Q_p), зоофагов, питающихся фитофагами (Q_{z1}), зоофагов живущих за счет зоофагов (Q_{z2}), паразитов (Q_{zp}), паразитов

паразитов (Q_{zpp}), копрофагов (Q_c), некрофагов (Q_n) и обширный ряд сапрофагов (Q_s). Их можно назвать трофическими рядами биоценозов...

$$Q_H = Q_p + Q_{z1} + Q_{z2} + \dots + Q_{zp} + Q_{zpp} + Q_c + Q_n + Q_s \dots$$

<...>

Каждый последующий член трофического ряда, таким образом, является функцией предшествующего. Равновесие сохраняется только при этом условии. Однако каждый из членов ряда почти всегда состоит из сложной суммы, образованной слагаемыми разного энергетического значения, представленными отдельными видами. Внутри этой суммы без ее изменения вполне возможны весьма значительные колебания в величине отдельных слагаемых. При таком понимании биоценологического равновесия вид, индивидуум и их количество теряют свое значение. Энергетическая роль организмов определяется в первую очередь химическим составом видового вещества и его массой... <...>

Величина организмов, их масса и количество индивидуумов каждого вида определяет общую массу видового вещества на единицу площади.

Количество индивидуумов, приходящееся на единицу площади, без знания их массы не может полностью осветить значение организма: роль одного и того же числа мелких и крупных растений или животных, конечно, весьма различна.

Наблюдаемое в настоящее время стремление при изучении закономерностей в распределении и расселении организмов опереться на определенные их количества на единицу площади несомненно является крупным достижением, но недостаточно, так как дает несравнимые числа. Определение среднего веса организмов, на котором настаивает В. И. Вернадский¹, приобретает поэтому исключительное значение.

¹ См.: Вернадский В. И. Биосфера. Л., 1926.

Путем перемножения среднего веса организмов (m) на их количество (N) получаем массу видового вещества на единицу площади $M=m \cdot N$.

Зная калорийность единицы массы живого вещества (q), мы легко определяем для каждого вида энергетическое значение живого запаса энергии: $Q=q \cdot M$.

<...>

Количество индивидуумов какого-либо фитофага, могущих жить на единице площади при сохранении постоянным живого запаса вещества, зависит от количества трансформируемой за год энергии аутотрофной частью биоценоза, от количества съедаемой и вытаптываемой за день живой аутотрофной массы и от числа дней, в течение которых животные питаются. Так как количество съедаемой животным пищи является функцией его массы, то очевидно, и число индивидуумов находится в функциональной связи с массой.

В случаях более сложных, когда мы имеем несколько видов растений и несколько видов животных фитофагов на единицу площади, формула равновесия соответственно усложняется:

$$\Sigma Q_{Ax} = \Sigma Q_{Py} = \Sigma Q_{R1} + \Sigma Q_{R2},$$

сумма может сохранять свое значение при любом числе слагаемых, но чем больше слагаемых, тем, очевидно, будет меньше их число.

Таким образом, число индивидуумов каждого вида на единицу площади будет меняться в зависимости от числа видов соответствующего трофического ряда, причем тем больше может быть индивидуумов на единицу площади, чем меньше видов входят в состав трофического ряда при сохранении, конечно, прочих условий равными.

Понятно также, что большее количество видов аутотрофной части в сложном биоценозе будет обуславливать большее количество видов фитофагов, так как не все виды аутотрофной части одинаково пригодны в пищу фитофагам.

Соотношения между трофическими рядами гетеротрофной части аналогичны... соотношениям между растениями и фитофагами. (...)

Представляет, по-моему, совершенно исключительный интерес подвергнуть биоце-

нотическое равновесие количественному исследованию именно с энергетической стороны, так как эта сторона составляет, несомненно, основу всех прочих от нее зависящих явлений. Так как масса видового вещества на единицу площади наиболее соответствует энергетическому его значению, то для выяснения закономерностей в динамическом равновесии биоценозов определения массы видового вещества имеют особенно большое значение.

Помимо указанных выше закономерностей, выражающихся в пропорциональности между массами трофических рядов, в постоянном среднем годовом балансе, в соотношении между массой и числом индивидуумов и т.д., – закономерностей, установленных нами пока на основании чисто теоретических рассуждений и потому требующих эмпирических подтверждений, при ближайшем изучении биоценозов путем анализа массы видового вещества будут установлены многие другие закономерности.

Так, уже рекогносцировочные исследования, поставленные мной год тому назад, установили интересное соотношение между растительной и животной массами. Оказалось, что быстрое нарастание растительной массы травянистого биоценоза суходольного луга в июне и июле с первой декады августа заменяется резким падением ее в августе и сентябре, между тем как животная масса неуклонно увеличивается в августе и в первые две декады сентября. Получается такое впечатление, будто аутотрофная половина биоценоза успевает уйти в своей массе от поедающей ее гетеротрофной половины путем быстрой трансформации энергии в первую половину лета. Закончив вегетацию, растения гибнут, подвергаясь уничтожению гетеротрофными организмами, уже закончив годичный цикл развития, сохраняя тем самым свой нормальный годовой запас живого вещества. Сильное развитие животной массы в конце лета оказывается безопасным для равновесия – животные поедают или живой, или мертвый растительный остаток (Q_{R1} или Q_{R2}). Такие же закономерности замечаются и между другими трофическими рядами.

Изучение динамики массы видового вещества в биоценозах несомненно даст в будущем ряд интересных обобщений. Определение среднего веса организмов приобретает поэтому особенное значение.