

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ имени А.И.ГЕРЦЕНА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ,  
ЭКОЛОГИЯ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ  
ЖИВОТНЫХ

*Научные труды кафедры зоологии*

Выпуск 9

Санкт-Петербург  
2009

## **О СТРУКТУРЕ ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ И МЕСТЕ В НЕЙ ДЛЯ АУТЭКОЛОГИИ**

В настоящей работе под экологией понимается раздел биологии, предметом которого являются биосистемы, относящиеся к надорганизменным уровням организации живого. Такая точка зрения не является оригинальной, она была сформулирована русским зоологом и экологом Н. П. Наумовым еще в 1973 г. Близок к ней был и Ю. Одум, рассматривавший экологию как интегрированную дисциплину, выходящую за рамки биологии, но, в то же время, писавший: «Экология изучает главным образом <...> системы выше уровня организма» (Odum, 1983, цит. по: Одум, 1986, с. 14) («Ecology is concerned largely with <...> the levels beyond that of the organism», Odum, 1953, с. 6). Из относительно недавних публикаций, в которых разделяется этот подход, следует назвать, например, учебное пособие для студентов-биологов Е. А. Нинбурга (2005), учеником которого много лет назад имел счастье быть автор настоящей работы. Возможно, это обстоятельство повлияло на принятую в ней трактовку науки экологии, однако последовательное руководство этой трактовкой, как представляется, не только не породило каких-либо трудностей, но, напротив, помогло упорядочить рассматриваемые здесь понятия и явления.

В то же время, следует иметь в виду, что принимаемое в настоящей работе понимание экологии не является не только единственной, но даже и господствующей точкой зрения на предмет этой науки. Прежде всего, широко распространена, в различных вариантах, трактовка экологии как науки, изучающей взаимоотношения между организмами и средой, в которой они существуют. Восходит она к самому первому определению экологии, данному Э. Геккелем<sup>1</sup>, и поддерживается, например, в

---

<sup>1</sup> Naesckel, 1866a, с. 8-9: «Распространяя понятие биологии на этот самый всеохватывающий и самый широкий объем, мы исключаем узкий и ограниченный смысл, в котором часто (особенно в энтомологии) биологию смешивают с экологией, с наукой об экономии, об образе жизни, о внешних жизненных связях организмов друг с другом и т. д.» («Indem wir den Begriff der Biologie auf diesen umfassendsten und weitesten Umfang ausdehnen, schliessen wir den engen und

фундаментальных пособиях М. Бигона, Дж. Харпера и К. Таунсенда (Begon et al., 1986, цит. по: Бигон и др., 1989; Begon et al., 2006). Следует, однако, иметь в виду, что во времена Геккеля еще не существовало ни теории систем, ни представления о популяциях и биоценозах, ни концепции экосистемы, ни учений о биогеоценозе и биосфере. Последующее развитие наших знаний и представлений о живой природе неминуемо сделало геккелево определение экологии архаичным. В этом отношении понимание предмета экологии согласно Наумову значительно лучше соответствует современным представлениям об организации живой материи.

Важно заметить, однако, что принятие точки зрения Наумова на предмет экологии оставляет за рамками этой науки изучение организмов (особей) как таковых. На первый взгляд, это может показаться странным и даже ошибочным, особенно – в свете только что приведенного геккелева определения экологии. Кроме того, в руководствах и справочниках по экологии широко распространен взгляд на один из традиционно выделяемых в этой науке разделов, аутоэкологию, как на «экологию особи» (в лучшем случае – «экологию особи и вида», «экологию особи и популяции») – например, в отечественных публикациях он в той или иной мере представлен у Б. М. Миркина и Г. С. Розенберга (1983, с. 15-16: «раздел экологии, посвященный изучению видовых особенностей реагирования организмов (индивидуумов или популяций) на факторы среды и “образу жизни” популяций»), у Н. Ф. Реймерса (1990, с. 33: «экологическая дисциплина, изучающая взаимоотношения организма (вида, особи) с окружающей его средой»), у А. К. Бродского (1996, с. 12: «Взаимоотношение особей или групп особей того или иного вида с условиями среды составляет предмет <...> аутоэкологии»), в зарубежных – у Ю. Одума (Odum, 1953, с. 8: «Autecology deals with the study of the individual organism or an individual species»); Odum, 1971,

---

beschränkten Sinn aus, in welchem man häufig (insbesondere in der Entomologie) die Biologie mit der Oecologie verwechselt, mit der Wissenschaft von der Oeconomie, von der Lebensweise, von den äusseren Lebensbeziehungen der Organismen zu einander etc.). Haeckel, 1866b, с. 286: «Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организма с окружающим внешним миром, куда мы можем причислить все “условия существования” в широком смысле» («Unter Oecologie verstehen wir die gesammte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle “Existenz-Bedingungen” rechnen können»).

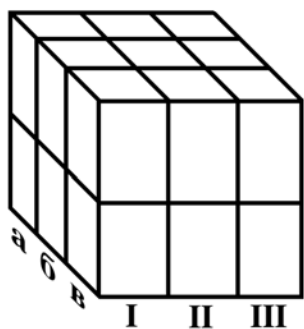
цит. по: Одум, 1975, с. 13: «Аутэкология изучает организмы или отдельные виды»), у Р. Риклефса (Ricklefs, 1976, цит. по: Риклефс, 1979, с. 10: «аутэкология изучала организм со всем тем, что его окружает»). В действительности, однако, никакого противоречия здесь нет. Геккель, вводя термин «экология», рассматривал эту науку как особый раздел физиологии, «физиологию обменных отношений организмов с окружающим миром и друг с другом» («die Physiologie der Wechselbeziehungen der Organismen zur Aussenwelt und zu einander», Haeckel, 1866b, с. 236). В настоящее же время экологию в составе физиологии никто не рассматривает<sup>2</sup>, при этом под последней понимают науку о функционировании и регуляции биосистем организменного и более низких уровней организации. Как нетрудно видеть, изучение внутренних механизмов, имеющих у организма и регулирующих его взаимоотношения с окружающей его средой (происходящие в форме обмена веществом, энергией и информацией) вполне вмещается в круг задач, решаемых физиологией в ее современном понимании. При этом вполне правомочным представляется выделение в рамках науки физиологии такого раздела, как экологическая физиология, предметом которой являются функции организма и составляющих его систем, ответственных за взаимодействия с окружающей организм средой и, таким образом, участвующих в формировании и функционировании надорганизменных биосистем. В то же время, если изучаются не только внутренние механизмы, свойственные организму, но и

---

<sup>2</sup> Интересно, что точка зрения Геккеля, согласно которой экологию следует считать разделом физиологии, впоследствии, уже в начале XX века, разделялась одним из классиков экологии, американским исследователем В. Шелфордом. «Экология, – писал Шелфорд, – это та часть физиологии, которая изучает организм как единое целое, его общие жизненные процессы, в отличие от более частной физиологии органов, и которая также рассматривает организм в его специфических взаимоотношениях с обычной для него окружающей средой» («ecology is that branch of general physiology which deals with the organism as a whole, with its general life processes, as distinguished from the more special physiology of organs <...>, and which also considers the organism with particular reference to its usual environment», Shelford, 1913, с. 1). Уже на новом уровне представление о родстве между физиологией и экологией возродилось в концепции Геи Дж. Лавлока (Lovelock, 1979).

обратные связи, имеющиеся между организмом и средой его обитания, то предметом такого исследования оказывается уже не организм как таковой, а надорганизменная биосистема, включающая в себя этот организм и окружающую его среду. При этом нельзя забывать, что надорганизменные биосистемы, как и всякие системы, обладают эмерджентностью, то есть их свойства не сводимы к свойствам составляющих их элементов (в данном случае – организмов). По-видимому, именно здесь и проходит тонкая грань между экологической физиологией и собственно экологией.

Определив предмет экологии (надорганизменные биосистемы), было бы целесообразно охарактеризовать структуру этой науки. Необходимо заметить, что объем и содержание традиционно выделяемых разделов экологии – аутэкологии, демэкологии и синэкологии – различными авторами понимаются по-разному, а в зависимости от этого разными оказываются и принципы выделения этих разделов. Как представляется, подробный анализ предметов и объема двух последних из них выходит за рамки задач настоящей работы, и, в то же время, требует привлечения обширного исторического материала, отражающего развитие представлений о предмете и структуре экологии. Поэтому соотношение между предлагаемым в настоящей работе структурированием экологии и местами, отведенными в этой науке для дем- и синэкологии, далее здесь обсуждаться не будет, а эти разделы будут пониматься в



**Рис. 1. Схематическая модель структуры теоретической экологии.**  
Пояснения в тексте

традиционном смысле – соответственно, как наука о структуре и динамике популяций и наука о биоценозах и экосистемах. В то же время, представляется, что очерчивание границ аутэкологии вполне укладывается в круг задач настоящей работы, и, более того, необходимо для их решения.

В настоящей работе для описания структуры экологии в целом предлагается схематическая модель 3-мерного «параллелепипеда  $3 \times 2 \times 3$ » (рис. 1), отражающего 3 подхода, 2 системы отсчета и 3 уровня организации надорганизменных биосистем.

Представляется целесообразным выделить три основных подхода, используемых в экологии: I) **аутэкологический**, при котором внимание исследователя сосредоточено на взаимоотношениях между надорганизменной биосистемой и средой, в которой она существует (прежде всего, на характеристиках биосистемы в связи с воздействием на нее этой среды); II) **симфизиологический**<sup>3</sup>, при котором исследуются структурные и функциональные связи между элементами надорганизменной биосистемы, то есть эта биосистема «изнутри» (в том числе, например, внутри- и межвидовые взаимодействия различных типов); III) **экодинамический**<sup>4</sup>, при котором изучается феноменология пространственно-временных характеристик надорганизменной биосистемы, то есть эта биосистема «снаружи» (например, ее продуктивность, динамика численности и т. п.).

Также представляется целесообразным различать две системы отсчета, используемые в экологии: 1) **демоцентрическую**, при использовании которой за пространственные и временные границы объекта исследования принимаются границы популяции или ее естественного (т.е. обладающего свойствами системы) подразделения<sup>5</sup>; 2) **ценоцентрическую**, при использовании которой за пространственные и временные границы объекта исследования принимаются границы экосистемы или ее биоценоза (которые, как правило, в значительной мере совпадают друг с другом). Различение

---

<sup>3</sup> Термин В. Н. Беклемишева (1951).

<sup>4</sup> Под экодинамикой в настоящей работе понимается динамика любой надорганизменной биосистемы – предмета изучения науки экологии. В таком понимании она включает в себя, в частности, динамику популяций и динамику экосистем. В экологической и энвайронментологической литературе обычно этот термин, предложенный Э. Голдсмитом (Goldsmith, 1981), понимается в более узком смысле – как динамика экосистем того или иного масштаба, как, например, «глобальная экодинамика» («global ecodynamics») в монографии К. Я. Кондратьева и его соавторов (Konratyev et al., 2006).

<sup>5</sup> Нередко в аутэкологических работах объектом исследования объявляется вид. В большинстве случаев, однако, при этом фактически речь идет не о виде целиком, а о какой-либо его популяции. Соответственно, систему отсчета, используемую в таких работах, можно считать демоцентрической.

этих систем отсчета актуально, если экологическое исследование рассматривает одновременно экосистемы и вовлеченные в их структуру популяции. В общем случае, пространственные и временные границы экосистемы и популяции при этом могут не совпадать (обзор: Арнольди, Арнольди, 1963). При этом в случае использования деоцентрической системы отсчета популяция рассматривается целиком, а экосистема (или экосистемы) – той частью (или частями), где присутствует эта популяция. Например, деоцентрической системе отсчета соответствует широко используемое в отечественных зоологических работах понятие станции как «части среды обитания, населенной популяцией данного вида» (К. В. Беклемишев, 1969, с. 7). В качестве же примера использования ценоцентрической системы отсчета можно привести понятие ценопопуляции, под которой в экологии растений понимается «совокупность особей одного вида в пределах фитоценоза» (Миркин, Розенберг, 1983, с. 122). Как представляется, это понятие может успешно применяться не только к растениям, но и к представителям других царств живой природы, в том числе и к животным. В последнем случае ценоцентрическая природа понятия ценопопуляции проявляется особенно отчетливо. Если у растений, как у форм, в целом, мало способных к переселению, ценопопуляции еще могут проявлять свойства более или менее целостных, в том числе в генетическом отношении, внутривидовых группировок, аналогичных демам у животных (обзор: Яблоков, 1987), – и то, эта целостность имеет сильную обратную зависимость от выраженности у этих растений эксплерентных свойств – то у подвижных животных границы между экосистемами и популяциями (или даже обособленными внутривидовыми группировками) могут не совпадать совершенно. В то же время, ценопопуляция таких подвижных животных, не будучи реально обособленной частью популяции и не обладая свойствами целостной системы, выступает как полноценный компонент биоценоза и экосистемы, как структурной, так и с функциональной точки зрения.

Наконец, третье измерение «параллелепипеда  $3 \times 2 \times 3$ » соответствует трем уровням организации надорганизменных биосистем: а) популяционному; б) экосистемному; в) биосферному. Важно заметить, что в экологических исследованиях системы отсчета и изучаемые уровни организации биосистем вовсе не обязательно

должны совпадать: например, объектом изучения могут быть ценопопуляции, при этом изучаемым уровнем организации оказывается популяционный, а системой отсчета – ценоцентрическая. Наоборот, при изучении стадий, свойственных тому или иному биологическому виду, объект исследования соответствует экосистемному уровню организации, а система отсчета является деоцентрической.

Как видно из рис. 1, в экологических исследованиях возможны различные сочетания подходов, систем отсчета и изучаемых уровней организации надорганизменных биосистем, при этом одни из этих сочетаний достаточно распространены, другие же редки. Например, аутоэкологический подход по отношению к биосферному уровню организации может показаться чем-то экзотичным – хотя время от времени в науке возникают задачи исследования последствий воздействия на всю биосферу внешних по отношению к ней явлений, например, космической природы: достаточно вспомнить «метеоритную» гипотезу, претендующую на объяснение радикальной смены биоты нашей планеты на рубеже мезозоя и кайнозоя (обзор: Smit, 1990).

Исходя из изложенного, можно обозначить место аутоэкологии в структуре науки экологии следующим образом. **Под аутоэкологией в настоящей работе понимается раздел экологии, изучающий закономерности взаимоотношений всякой надорганизменной биосистемы со средой ее существования.** Такое понимание аутоэкологии нуждается в некоторых пояснениях. Прежде всего, вслед за Е. А. Нинбургом (2005), необходимо заметить, что аутоэкология – это не «экология особи». Особями экология занимается лишь в той мере, в какой они являются элементами надорганизменных биосистем. При этом, однако, изучение внутреннего устройства системы особь–среда как таковой (а не отдельных ее элементов) уже плохо вписывается в рамки собственно аутоэкологического подхода и соответствует скорее подходу симфизиологическому. Более того, как представляется, аутоэкология – это не обязательно и наука о популяциях. Объектом аутоэкологического исследования может быть всякая надорганизменная (в том числе, и многовидовая) биосистема, как единое целое взаимодействующая с факторами окружающей ее среды. Такие базовые аутоэкологические понятия, как действие экологического фактора, диапазон толерантности, экологический



оптимум, вполне применимы, например, к симбиотическим системам в самом широком смысле, в том числе к консорциям, а с определенными оговорками – также и к другим типам мероценозов и к целым биоценозам и экосистемам. Так, последствия воздействия внешних (прежде всего, антропогенных) факторов на экосистемы часто изучаются в исследованиях прикладного, в том числе природоохранного, характера (примером такой работы может послужить книга В. Ф. Шуйского и его соавторов (2004), в которой с широким привлечением аутэкологических понятий обосновываются методические подходы и математический аппарат для оценки состояния пресноводных экосистем на основании характеристик мероценозов макрозообентоса). Часто объектами исследования в подобных работах оказываются таксоцены – совокупности организмов, входящих в состав одного биоценоза и близких друг к другу с точки зрения систематического положения (Chodorowski, 1959<sup>6</sup>; К. В. Беклемишев, 1963, 1969; Жерихин, 1994; Седельников, Сергеев, 2004; Нинбург, 2005)<sup>7</sup>. Например, как в той или иной мере

---

<sup>6</sup> Термин «таксоцен» («taxocen») был введен в науку в указанной статье польского эколога А. Ходоровского, в том же значении, в каком он используется в настоящей работе. Обсуждая структуру озерного биоценоза, автор термина писал: «Мы понимаем под таксоценами все так называемые ассоциации определенных систематических групп» («We mean by taxocenes all so called associations of particular systematic groups», с. 53).

<sup>7</sup> Таксоцен нельзя рассматривать как вид мероценоза, так как его «единство» в рамках биоценоза и экосистемы, в общем случае, не является ни функциональным, ни структурным, оно лишь мнимое, обусловленное возможностями или удобством работы специалистов-систематиков, определяющих виды. Хотя члены одного таксоцена и могут обладать в той или иной степени выраженным экологическим сходством друг с другом, унаследованным от общего предка, сходство это, во-первых, может не распространяться на всех членов таксоцена и, во-вторых, может быть не большим, чем сходство с представителями других систематических групп, представленных в данном биоценозе. В то же время, таксоцен может рассматриваться как выборочная совокупность, на основании свойств которой могут оцениваться те или иные свойства биоценоза в целом, – хотя вопрос о репрезентативности и, соответственно, о пригодности для этих оценок такой выборочной совокупности в каждом случае должен решаться отдельно.

аутэкологические исследования таксоценов можно рассматривать такие работы, как «Влияние удобрений на продуктивность агроценоза и микробное сообщество серых лесных почв» (Селиверстова, 2009) (в которой, в частности, изучалось влияние органических и минеральных удобрений и климатических факторов на микробное сообщество почвы, в том числе на его видовой состав и соотношение между обилиями составляющих его видов микроорганизмов), «Антропогенное влияние на общее состояние пресноводного биоценоза» (Аванесян, Потапова, 2006) (изучалось влияние антропогенных факторов на качественные и количественные характеристики таксоценов моллюсков и насекомых в составе пресноводных биоценозов реки Оредеж в Ленинградской области) или «Влияние факторов среды на плотность личинок веснянок в метаритрале р. Кедровая (юг Дальнего Востока России)» (Тесленко, Холин, 2005) (изучалось влияние таких экологических факторов, как температура воды, скорость течения, глубина потока, количество детрита и листового опада, на качественные и количественные характеристики таксоценов личинок веснянок).

Таким образом, аутэкология выделяется в особый раздел экологии не на основании существования специфического для нее объекта исследования, а в силу существования особого, аутэкологического, подхода. Поэтому, при таком понимании аутэкологии, в ее составе, вопреки мнению, например, А. К. Бродского (1996), невозможно рассматривать демэкологию, если, вслед за ним, понимать под последней раздел экологии, задачей которого является «изучение структуры и динамики численности популяций отдельных видов» (с. 12), по крайней мере – если эти характеристики популяций рассматриваются безотносительно внешних факторов, их определяющих (если же эти факторы принимаются в исследовании во внимание, то работа должна расцениваться как одновременно и дем-, и аутэкологическая).

### *Литература*

- Аванесян А.В., Потапова И.С. 2006. Антропогенное влияние на общее состояние пресноводного биоценоза. В сб.: Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Научн. тр. каф. зоологии. Вып. 6. СПб.: Тесса. с. 87-90.

- Арнольди К.В., Арнольди Л.В. 1963. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме. Зоол. журн. Т. 42. с. 161-183.
- Беклемишев К.В. 1963. Усовершенствование гидробиологической терминологии; работы Андрея Ходоровского по водной биоценологии. Океанология. Т. 3. № 1. с. 186-187.
- Беклемишев К.В. 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 289 с.
- Беклемишев В.Н. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 56. № 5. с. 3-30.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т 1. 667 с. Т.2. 477 с.
- Бродский А.К. 1996. Краткий курс общей экологии. СПб.: ДЕАН+АДИА-М. 164 с.
- Жерихин В.В. 1994. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей. В кн.: Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра. с. 13-20.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1983. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука. 136 с.
- Наумов Н.П. 1973. Теоретические основы и принципы экологии. В сб.: Современные проблемы экологии (доклады). М.: изд-во Моск. ун-та. с. 3-20.
- Нинбург Е.А. 2005. Введение в общую экологию (подходы и методы). М.: Товарищество научных изданий КМК. 138 с.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 742 с.
- Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М.: Мир. 376 с.
- Реймерс Н.Ф. 1990. Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль. 637 с.
- Риклефс Р. 1979. Основы общей экологии. М.: Мир. 424 с.
- Седельников В.П., Сергеев М.Г. 2004. Пространственно-временная структура и иерархия биоразнообразия: опыт формализации понятийно-терминологического аппарата. Сибирский экологический журнал. Т. 11. № 5. с. 589-598.
- Селиверстова О.М. 2009. Влияние удобрений на продуктивность агроценоза и микробное сообщество серых лесных почв. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М. 27 с.
- Тесленко В.А., Холин С.К. 2005. Влияние факторов среды на плотность личинок веснянок в метаритрали р. Кедровая (юг Дальнего Востока России). Чтения памяти В. Я. Леванидова. Вып. 3. с. 106-112.
- Шуйский В.Ф., Максимова Т.В., Петров Д.С. 2004. Изоболный метод оценки и нормирования многофакторных антропогенных

воздействий на пресноводные экосистемы по состоянию макрозообентоса. СПб.: изд-во МАНЭБ. 304 с.

- Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М.: Высш. школа. 303 с.
- Begon M., Townsend C. R., Harper J.L. 2006. Ecology. From individuals to ecosystems. 4th Ed. Malden—Oxford—Carlton: Blackwell Publishing. 750 p.
- Chodorowski A. 1959. Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. Vol. 6 (19). № 3. p. 33-73.
- Goldsmith E. 1981. Thermodynamics or ecodynamics? *The Ecologist*. Vol. 11. № 4. p. 178-195.
- Haeckel E. 1866a. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Bd. 1. *Allgemeine Anatomie der Organismen*. Berlin: Georg Reimer. 606 S.
- Haeckel E. 1866b. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Bd. 2. *Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*. Berlin: Georg Reimer. 622 S.
- Kondratyev K.Ya., Krapivin V.F., Varotsos C.A. 2006. Natural disasters as interactive components of global ecodynamics. Berlin: Springer. 616 p.
- Lovelock J. 1979. *Gaia. A new look at life on Earth*. Oxford: Oxford University Press. 185 p.
- Odum E. 1953. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia—London: W. B. Saunders Company. 392 p.
- Shelford V.E. 1913. Animal communities in temperate America, as illustrated in the Chicago Region; a study in animal ecology. *Bull. Geogr. Soc. Chicago*. Vol. 5. 362 p.
- Smit J. 1990. Meteorite impact, extinctions and the Cretaceous-Tertiary Boundary. *Geologie en Mijnbouw*. Vol. 69. P. 187-204.

*P.V. Ozerski*

**About the structure of theoretical ecology  
and the place for the autecology in it**

**SUMMARY**

The relationships between different scientific definitions of ecology are discussed. A concept of «ecological parallelepiped» including three approaches, two readout systems and three levels of organization of life and a new definition of autecology are proposed.