

# ПЯТЬДЕСЯТ ЛЕТ СПУСТЯ И К 300-ЛЕТИЮ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК: ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ В РАБОТАХ С.С. ШВАРЦА

**Г.С. Розенберг\***

Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского федерального  
исследовательского центра РАН, Тольятти, Россия

\* E-mail: genarozenberg@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 31.10.2023; принята к печати 13.12.2023

Фундаментальная (теоретическая) экология – одно из наиболее востребованных в мире, включая Россию, направлений науки. Современное состояние решения проблем теоретической экологии рассмотрено на примерах задач, предсказанных академиком С.С. Шварцем 50 лет тому назад, и ста вопросов, сформулированных членами Британского экологического общества для поиска ответов на них в XXI веке. Приводятся примеры развития представлений С.С. Шварца в области популяционной и эволюционной экологии. Уточняются некоторые его теоретические построения (в частности, «экологическое правило Шварца») и предлагается собственное видение путей развития теоретической экологии в ближайшие десятилетия.

*Ключевые слова:* теоретические проблемы экологии, популяции, экосистемы, разнообразие, эволюция.

## FIFTY YEARS AGO, AND TOWARDS THE 300<sup>TH</sup> JUBILEE OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES: THEORETICAL ECOLOGY IN WORKS BY S.S. SHVARTS

**G.S. Rozenberg\***

Institute of Ecology of the Volga Basin, Togliatti, Russia

\* E-mail: genarozenberg@yandex.ru

Fundamental (theoretical) ecology is one of the most demanded areas of science in the world, including Russia. The current state of solving the problems of theoretical ecology is considered based on predictions made by Academician S.S. Shvartz 50 years ago and on 100 questions to be answered in the 21<sup>st</sup>, which were formulated by members of the British Ecological Society. Examples of population and evolutionary ecology advances contributed to by S.S. Shvartz are delineated. Some of his theoretical constructs are clarified (in particular, the “ecological Schwartz rule”) and the original view on the development of theoretical ecology in the coming decades is addressed.

*Keywords:* theoretical problems of ecology, populations, ecosystems, diversity, evolution.

*Взаимоотношение человека с породившей его природой, взаимоотношение биосферы со сферой разума и труда ноосферой – становится одной из наиболее важных и трудно разрешимых проблем человечества.*

Академик С.С. Шварц. Доклад на юбилейной сессии Академии наук СССР, посвященной 250-летию АН СССР [84, с. 1]

### Введение

«Кто из нас не хотел бы приоткрыть завесу, за которой скрыто наше будущее, чтобы хоть одним взглядом проникнуть в предстоящие успехи нашего знания и тайны его развития в ближайшие столетия? <...> История учит, что развитие науки протекает непрерывно. Мы знаем, что каждый век имеет свои

проблемы, которые последующая эпоха или решает, или отодвигает в сторону как бесплодные, чтобы заменить их новыми. <...> Ведь большие даты не только заставляют нас оглянуться на прошедшее, но и направляют нашу мысль в неизвестное будущее» [17, с. 13]. Именно этими словами начал свое выступление на II Международном Конгрессе математиков в

Париже (8–10 августа 1900 г.) немецкий математик-универсал Д. Гильберт и сформулировал знаменитый список из 23 нерешенных проблем математики, послуживший указателем приложения усилий ученых на протяжении всего XX века (сегодня большинство из этих проблем уже решены). 30-летнюю глубину прогноза использовал академик В.Л. Гинзбург [19, 20] для ответа на вопрос: **какие проблемы физики и астрофизики представляются сейчас особенно важными и интересными?** Преуспели в такого рода постановках задач и экологи.

В 2023 году исполнилось 110 лет со дня образования в Великобритании первого в мире (а потому – старейшего) **Британского экологического общества** (British Ecological Society [BES]); отмечая еще 100-летний юбилей BES, «англоговорящие» экологи сформулировали 100 основных вопросов, на которые должна дать ответы экология XXI века [66, 91]. Характеристике современного облика экологии с позиций естественной истории посвящена и статья А.М. Гилярова. Анализируя «жизненный путь» экологии, он подчеркивает [18, с. 244], что «старая экология» была ориентирована «прежде всего, на описание множества разных объектов живой природы», тогда как «новая экология» нацелена «на выявление неких базовых принципов устройства и функционирования живой природы». Другими словами, первая искала (ищет) разнообразие, или уникальность, тогда как вторая – однообразие, или универсальность.

Но почти на 50 лет раньше с прогнозом решения некоторых проблем теоретической экологии выступил академик С.С. Шварц [77–84, 90], которого с полным правом можно назвать провозвестником популяционно-экологического мышления [5]. Об этих проблемах он размышлял на протяжении всей своей научной деятельности, но четко сформулировал их, готовясь к докладу на юбилейной сессии Академии наук СССР, посвященной 250-летию АН СССР [80–83]. Сегодня мы находимся на рубеже 300-летия Российской академии наук, что дает нам возможность проследить некоторые тенденции в развитии академической экологии. Время – беспристрастный судья, позволяющий увидеть в историческом аспекте всю сложность и противоречивость рождения и борьбы различных научных концепций.

### **Современное состояние дел в решении проблем теоретической экологии**

Сопоставим некоторые проблемы фундаментальной (теоретической) экологии по Шварцу [84] и по работе коллег из BES [66, 91], представленные в табл. 1, что позволит проследить, как менялись приоритеты в экологических исследованиях и как развивалась (будет развиваться) экологическая мысль в дальнейшем.



**Академик Станислав Семенович Шварц (1919–1976)**

Интересен и такой факт. Еще в 1973 году С.С. Шварц [80, с. 22–25] сформулировал несколько экологических проблем, изучению которых «целесообразно уделить максимальное внимание». В частности, он с позиций эволюционной экологии пришел к оригинальной схеме видообразования (точнее, предложил механизм адаптации видов к экстремальным условиям среды [4]), которую польский эколог К. Петрусевич [55, с. 11] предложил называть «экологическим правилом Шварца». Рассмотрим эти задачи и степень их решения (см. табл. 2).

Анализ табл. 2 позволяет заключить, что первые 6 задач – это проблемы популяционной экологии. И здесь прогнозы С.С. Шварца воплощены в жизнь достаточно полно (по каждому из них есть литература), но на уровне общих тенденций. При этом главная задача – создание развернутой экологической теории, основным содержанием которой явится синтез идей популяционной экологии и биоценологии, – так и не решена. Все это позволило В.Н. Большакову [5, с. 86] так завершить статью к 100-летию юбилею С.С. Шварца: «К сожалению, и в наше время управление эволюцией все еще остается прекрасной, но так и не сбывшейся мечтой ученого-эколога, осуществление которой остается следующим поколениям ученых».

### Направления решений некоторых проблем теоретической экологии на длительную перспективу

В задачи настоящей работы не входит критическое обсуждение всех вопросов-проблем экологии, представленных в табл. 1 и 2; основная ее цель – привлечь внимание отечественных экологов к такого рода прогнозам развития «нашей науки» и, может быть, попытаться в дальнейшем уточнить (скорректировать) эти списки. Как нам представляется, эти проблемы хорошо отражают сам процесс становления экологии [61, 64, 68]. С конца XX века и по сегодняшний день (современный этап развития экологии) особый интерес представляют вопросы, связанные с понятием *«масштаба», масштабированием и влиянием размера* (например, вопросы 12, 43 и некоторые другие из списков BES и С.С. Шварца), которые затрагивают широкий спектр тем от популяционной динамики и эволюции до практических аспектов мониторинга. Здесь рассмотрим только три проблемы, обозначенные в вышеперечисленных публикациях, которые продолжают оставаться актуальными, требуют дополнительных исследований и новых теоретических построений.

*Экологическое правило Шварца (эволюционная экология)*. Развивая более полвека назад представления об эволюционной экологии, С.С. Шварц наметил широкий круг задач и путей исследования, которые во многом актуальны и сегодня [8]. Особо хочется отметить необходимость интенсификации исследований в области эволюционной синэкологии (синэкологической эволюции). Следует ожидать, что именно эта новая наука «будет нацелена на изучение и моделирование коэволюции сообществ, выяснение механизмов симпатрического формообразования и прогнозирование быстрых перестроек популяций и сообществ» [8, с. 97]. Особенно это важно для определения оптимального соотношения интересов биосферы и человечества, так как продолжает бытовать мнение о коэволюции природы и общества (эту концепцию выдвигали и пропагандировали Н.В. Тимофеев-Ресовский [74], Н.Н. Моисеев [51, 52] и др.). На наш взгляд, ошибочность такой интерпретации очевидна. Коэволюция – это не параллельное развитие, а прежде всего взаимная адаптация. В этом случае коадаптировать (коэволюционировать) могут только виды разных трофических уровней (хозяин – паразит, хищник – жертва). В ходе таким образом представленной эволюции происходят дифференциация экологических ниш и плотная упаковка видов сообщества в эти ниши. Человечество, наконец, пришло к выводу, что оно должно соизмерять свою деятельность с законами природы, чтобы сохраниться как вид. Это еще можно назвать адаптацией. Но никаких признаков

адаптации Природы к человеческой деятельности просто нет. Единственный ответ ее – деградация. 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 они в лучшем случае замещаются естественными ценозами (например, «поглощение» железной дороги через бразильскую сельву). Речь идет, конечно, не об эволюционном переходе биосферы в новое качественное состояние, а о замещении биосферы техносферой [27, 37, 68].

Как известно (см., например, [22]), процесс образования новых видов происходит в результате взаимодействия целого ряда элементарных эволюционных факторов (мутации, дрейф генов, естественный отбор, изоляция и др.). Выше уже отмечалось, что С.С. Шварц с позиций эволюционной экологии пришел к оригинальной схеме видообразования, которая явно отличалась от представлений неodarвинизма середины XX века [4, 5, 55, 77, 80, 81, 84, 90]: развитие популяции (группы популяций) в своеобразной среде – возникновение необходимых морфофизиологических особенностей, изменяющих отношение популяции к среде, – прогрессирующее приспособление, развитие тканевых адаптаций – репродуктивная изоляция на основе тканевой несовместимости – видообразование [84, с. 73]. Эту схему было предложено называть «экологическим правилом Шварца» [55, с. 11], а сам Шварц считал, что «вопрос “вид – не вид” решается на экологическом, а не на физиологическом или генетическом уровне» [79, с. 15], и даже более категорично, – «виды не потому виды, что они не скрещиваются, а они потому не скрещиваются, что они виды» [77, с. 49; 84, с. 72–73]. Экологическое правило Шварца формулируется так: «правило, согласно которому видообразование является отчетливым этапом адаптации формирования нового, энергетически более экономного приспособления, вследствие чего специализированные виды приспособлены лучше, чем специализированные внутривидовые формы. Экологическое правило Шварца основано на теоретическом принципе, согласно которому каждое изменение условий существования непосредственно или косвенно вызывает соответствующие изменения способов реализации энергетического баланса организма» [29, с. 393]. Фактически, правило является развитием индивидуалистической гипотезы Раменского–Глизна [49, с. 39–40; 68, с. 265] и потому, прежде всего, воспринимается не как одна из «теоретических конструкций» видообразования, а как механизм адаптации специализированных видов и популяций

## Проблемы теоретической экологии, требующие своего решения

С.С. Шварц	BES*
Появление в процессе эволюции организмов, характеризующихся принципиально новым типом взаимоотношений со средой (рыбы, насекомые, рептилии, травянистые растения и т. п.), имели следствием преобразование структуры биосферы и ее функции. Было бы крайне заманчиво внимательно проанализировать глобальные следствия появления новых групп организмов, знаменующих собой становление ароморфозов принципиального значения [83, с. 4].	1. Каковы эволюционные последствия того, что виды становятся менее связанными из-за фрагментации либо более связанными из-за глобализации?  44. Как потеря вида влияет на риск вымирания оставшихся видов?  47. В какой степени локальная видовая структура и разнообразие контролируются ограничением, распространением и региональным пулом видов?
Расшифровка химического кода индивидуального развития организмов явилась крупнейшим открытием науки нашего времени. Есть основания полагать, что овладение кодом, управляющим жизнью популяций (а следовательно, и биоценозов), явится не меньшим научным событием, практическое значение которого трудно переоценить [83, с. 19].	12. Как мы можем масштабировать детальные процессы уровня организмов на уровень популяции?  25. Насколько важна индивидуальная изменчивость для динамики популяций, сообществ и экосистем?
Изменяя химический фон, мы в лаборатории уже можем изменять скорость роста и развития животных, добиться существенных изменений в их физиологии, изменять генетический состав природных популяций, решать исход борьбы конкурирующих видов [83, с. 18].	19. Как стохастичность среды и изменения среды взаимодействуют с зависимостью от плотности при формировании динамики популяций и распределений видов?  57. Каковы функциональные следствия аллелопатии в природных сообществах растений?
Наиболее общий закон развития организмов – их неразрывная связь с внешней средой. Чем точнее реагирует животное на изменения внешней среды – тем выше его шансы в борьбе за жизнь [83, с. 10].	72. Возможно ли предсказание ответа экосистем на изменения среды на основании признаков видов?
Первая линия обороны биосферы от возможных нарушений ее развития заключается, как говорят экологи, в организованной разнородности [83, с. 8].	43. Как влияет пространственная и временная гетерогенность среды на разнообразие различных масштабов?
Почему природа сумела создать столь сверхсовершенный инструмент, как человеческий мозг, но удовлетворилась созданием сообществ, работающих с ничтожным КПД? Ответ напрашивается сам собой: соотношение эффективности использования энергии на разных уровнях интеграции жизни гарантирует сохранение ее первоосновы – способных к репродукции организмов [83, с. 9–10].	63. Каков относительный вклад биоразнообразия различных уровней организации (гены, видовое богатство, видовая идентичность, функциональная идентичность, функциональное разнообразие) в функционирование экосистем?
Системные свойства популяции в значительной степени влияют на морфофизиологические особенности животных, что в свою очередь, по принципу обратной связи, отражается на свойствах системы [80, с. 22–23].	100. Как обратные связи между поведением человека и экологической динамикой могут быть объяснены в рамках экологических моделей?
Изучение экологических механизмов поддержания генетической разнородности популяции – важнейшая задача эволюционной экологии [81, с. 56].	11. Какие эволюционные и экологические механизмы определяют границы видовых ареалов?

\* Цифрами во втором столбце обозначены номера экологических проблем по [66, 91].

## Проблемы теоретической экологии, сформулированные С.С. Шварцем, и их решение

С.С. Шварц [80–83] (в скобках курсивом – задачи BES [91])	Некоторые комментарии
Конкретизация установленных ранее экологических закономерностей применительно к отдельным видам и группам животных.	В решении этой задачи достигнуты значительные успехи [21, 25, 26, 38, 71, 73 и мн. др.].
Углубленное изучение динамики экологической структуры популяций разных видов в разных условиях среды.	Задача в известной степени дублирует предыдущую. В ее решении также достигнуты заметные успехи.
Определение потенциального «экологического резерва» популяций разных видов в разных условиях среды.	«Каждая популяция животных имеет так называемый <i>экологический резерв</i> , то есть возможен рост ее продуктивности в результате увеличения численности потомства и повышения его выживаемости» [47, с. 138]. Продуктивность и выживаемость популяций в зависимости от экологических факторов достаточно активно изучается. Однако в терминах «экологического резерва» эти параметры рассматриваются редко.
Изучение географической изменчивости экологических особенностей важнейших видов животных разных таксономических групп ( <i>13. Как взаимодействуют признаки видов и популяций и конфигурация ландшафта при определении реализованных расстояний распространения?</i> ).	С XIX в. были уже известны (см., например, [35, 68]) правила Аллена, Бергмана, Глогера, позже – принцип Лэка (изменение числа яиц в кладке с увеличением широты [43]; такого рода исследования продолжаются [69 и др.]), правило Томсона–Бакстона [92] (зависимость ширины носа от климата) и пр. Некоторые теоретические аспекты этой проблемы отражены в работах [30, 39, 76, 84 и др.]. Можно констатировать, что такого рода исследования ведутся достаточно активно.
Изменчивость динамики численности и основных проявлений динамики структуры популяций ( <i>25. Насколько важна индивидуальная изменчивость для динамики популяций, сообществ и экосистем?</i> ).	Эта задача деятельно решается в рамках «математической экологии» [28, 32, 58, 64, 75, 86 и мн. др.], что позволяет «протестировать» различные механизмы изменчивости численности и динамики структуры популяций. Сегодня особый интерес представляют методы фрактальной геометрии, которые позволяют учесть неоднородность в пространстве и времени [12, 15, 66, 93].
Изучение метаболической регуляции популяционных явлений и процессов и разработка принципиально новых методов регуляции численности животных в природе ( <i>65. Как структура сетей экологических взаимодействий влияет на функционирование и стабильность экосистем?</i> ).	Поток метаболитов в обмене веществ определяет жизнеспособность как отдельного организма, так и популяции (через процессы активной регуляции плодовитости и смертности) и экосистемы в целом. На этот поток оказывают влияние как абиотические факторы среды, так и взаимоотношения между живыми организмами в сообществе, то есть биотические факторы. Иными словами, любое экологическое исследование может рассматриваться в терминах «регуляции метаболитов». Так, например, достаточно хорошо изучено явление аллелопатии для растительных экосистем [23, 46, 56 и др.]. Не хуже обстоит дело и с решением вопросов влияния метаболитов на популяции животных и экосистемы (укажем на теоретические работы самого С.С. Шварца [24, 78], принцип Гаузе, цикл монографий по экотоксикологии [1, 14, 16] или (в данном контексте «частное» исследование) влияние <b>метаболитов бурой водоросли на развитие морского ежа</b> [36] и др.).
Изучение экологии урбанизированных биогеоценозов. Исследуются биогеоценозы, развивающиеся под влиянием различных форм антропогенного воздействия на фоне различных физико-географических условий, и на этой основе устанавливаются предельно допустимые нормы антропогенного воздействия разного характера в пределах разных биомов.	В настоящее время задача нормирования воздействий на экосистемы, являясь ключевой проблемой взаимодействия в системе «Природа–Человек», все больше привлекает внимание исследователей [2, 13, 40, 45, 53, 67, 70]. <i>Экологическое нормирование</i> предполагает учет так называемой <i>предельно допустимой нагрузки</i> на экосистему. Последняя крайне сложна в определении (как вербальном, так и количественном). Поэтому сегодня известны лишь некоторые попытки обоснования «экологических ПДК» [40, 42, 70] для растений суши и для сообществ водоемов рыбохозяйственного назначения.

Продолжение на стр. 363

С.С. Шварц [80–83] (в скобках курсивом – задачи BES [91])		Некоторые комментарии	
Изучение обратного влияния изменения природной среды на человека и общество. Составление эколого-экономических характеристик крупных регионов.		Изучение социо-эколого-экономических систем (СЭЭС) активно развивается последние 25–30 лет [3, 62, 87, 88].	
Конструирование идеальной схемы развития биогеоценологического покрова единого экономико-географического района.	Задача инженерной экологии – известны решения в масштабах небольших территорий и по отношению к отдельным факторам воздействия (явно не «идеальная схема»); например, конструирование устойчивых травосмесей [48] или оптимизация животноводческой нагрузки для Волжского бассейна [50, 62].		
Конструирование идеальной схемы гармоничного развития природы и экономики единых географических систем.		Близко к предыдущей задаче; успехов в ее решении также мало.	
Разработка генеральной схемы оптимального развития экономики края – развития, сопровождающегося оптимизацией его биогеоценологического покрова [82].	Теоретические разработки такого рода эколого-экономических схем развития существуют, а вот практической их реализации (тем более с оптимизацией) нам не известно.		

широко распространенных видов к экстремальным условиям среды [4]. Отсюда следует, что «сформулированная С.С. Шварцем закономерность, которая по предложению польского академика К. Петрусевича была возведена в ранг “экологического правила Шварца”, получила подтверждение в многолетних исследованиях адаптаций млекопитающих горных районов и Крайнего Севера, что имеет существенное значение для развития современных представлений об экологических механизмах эволюции. В то же время это правило неприменимо для холоднокровных позвоночных, поэтому в целом его целесообразно вслед за В.И. Вернадским воспринимать как эмпирическое обобщение» [4, с. 8].

Таким образом, экологизация процесса восприятия эволюции требует дополнительных исследований и обобщений, так как, «говоря о науке обычно – особенно люди, сторонние ей, – забывают о том, что составляет ее основное содержание, основы научного искания – научные факты и построенные на них эмпирические обобщения» [10, с. 19; 11, с. 8]. Все это заставляет считать, что данные исследования должны быть продолжены как для конкретизации, так и дальнейшего обобщения представлений эволюционной экологии [6, 9].

*Фрактальная организация структуры и динамики экосистем.* Успехи, достигнутые физиками XX века, обусловили не только проникновение в биологию математических и физико-химических методов исследования объектов различных уровней биологической иерархии, но и определенное «навязывание» физического «образа мышления» при

постановке и решении различных биологических задач (см. [63, 64 и др.]). Многочисленные исследования в этом направлении наложили серьезный отпечаток на современную биологию и экологию. Таким образом, обращение к «фрактальной парадигме строения природы» [44] – естественный этап и важное направление в развитии представлений об окружающем мире (структуре и динамике экологических сообществ в том числе). Хотя скептики достаточно обосновано считают, что фракталы являются все же упрощенной моделью реальности (правда, применимой к достаточно широкому, но, тем не менее, ограниченному кругу предметов и явлений), фрактальная парадигма уже сыграла и продолжает играть конструктивную роль в естествознании [15, 33, 64].

Реализация принципа самоподобия в исследовании видовой, пространственной и временной структур биотических сообществ позволила вскрыть фрактальную природу их организации, как открытых систем, далеких от равновесия, в которых характерные времена внутренней динамики существенно уступают интервалам изменения внешних условий. Именно наличие резкого контраста между быстрыми диссипативными процессами внутри сложной системы и медленными изменениями внешней энергетической накачки является необходимым условием возникновения фрактальной динамики [12, 66]. В настоящее время явления такого рода объединены общим наименованием систем с самоорганизованной критичностью (self-organized criticality) [85], которая представляет новый подход к анализу сложного поведения нелинейных распределенных

систем. Ценность концепции самоорганизованной критичности для экологии заключается в том, что повсеместно встречающиеся в природе фракталы предлагается рассматривать как мгновенные «срезы» самоорганизованных критических процессов. Развитие этой концепции находит свое отражение в различных математических моделях, в том числе модели нелинейной демографической динамики, представлении об экосистеме как о «странном аттракторе» и пр. [64, 89].

*Теоретические аспекты биоразнообразия.* Биоразнообразие не случайно называют фактором фундаментальной важности для выживания человеческого общества [54]. Мы начали статью с цитаты С.С. Шварца из выступления на юбилейной сессии Академии наук СССР, посвященной 250-летию АН СССР. В этом же докладе он обозначил и еще одну важную проблему теоретической экологии – «первая линия обороны биосферы от возможных нарушений ее развития заключается, как говорят экологи, в организованной разнородности» [84, с. 8]. Действительно, биоразнообразие «прямо влияет на состояние экосистем: его сокращение отрицательно сказывается на их структуре и функциональных связях, приводит к изменениям в биотических сообществах или даже к их разрушению. Это в свою очередь ведет к изменениям ландшафтов, а со временем, возможно, к изменениям климата» [31, с. 5]. У писателя-фантаста Рэя Бредбери есть интересный рассказ «И грянул гром (A Sound of Thunder)». Там любитель-охотник отправился в мезозойскую эру, чтобы убить тираннозавра. Он случайно наступает на бабочку, а в его мире резко всё меняется, даже президент стал другой (баттерфляй-эффект в чистом виде...). Современные темпы сокращения числа видов в сообществах во много раз превышают скорость исчезновения видов в естественных условиях [72]. Поэтому разработка теоретических основ сохранения биоразнообразия – это вопрос не только целостности видов и экосистем, но и сохранности тех условий окружающей природной среды, которые обеспечивают нормальную жизнедеятельность человека.

Экологи ВЕС [66, 91] проблемы биоразнообразия выделили в отдельный раздел (20 вопросов), среди которых продолжают оставаться мало разработанными такие:

- как влияет пространственная и временная гетерогенность среды на разнообразие различных масштабов? (вопрос 43);
- какова относительная важность стохастических и детерминированных процессов в контроле разнообразия и структуры сообществ, и как она варьирует в экосистемах различных типов? (вопрос 45);
- в какой степени разнообразие первичных продуцентов определяет разнообразие всего сообщества? (вопрос 49);

- насколько важны редкие виды для функционирования экологических сообществ? (вопрос 55).

Несомненный интерес представляет оценка экосистемных услуг от биоразнообразия. Эта проблема действительно является междисциплинарной и весьма актуальной [3, 59, 60, 87, 88], так как оказание экосистемных услуг тесно связано с биологическим разнообразием, которое выступает здесь как один из важнейших средообразующих ресурсов, обеспечивающих возможность устойчивого развития социо-эколого-экономических систем.

## Заключение

Экологизация науки и человеческого общества, которая активизировалась в XXI веке, невозможна без повышения уровня общей экологической культуры [34, 65]. Как справедливо отмечал культуролог и литературовед Ю.М. Лотман [41, с. 46], «наука и искусство – это как бы два глаза человеческой культуры. Именно их различие (и равноправие) создает объемность нашего знания». Кстати, разработка теоретических основ экологической культурологии – это еще одно важное направление исследований на ближайшую перспективу. Приведем еще одну цитату из интересной работы [57, с. 149], которая опирается на материалы анкетного опроса специалистов-экологов: «Почти половина (42%) респондентов считают, что экология должна заниматься в равной степени фундаментальными теоретическими вопросами (структура и функционирование экосистем, демография популяций) и прикладными задачами, связанными с сохранением биоразнообразия и защитой окружающей среды в целом. Один из респондентов дает комментарий о том, что без фундаментальных исследований “ничего не получалось и не получится”». Подчеркнем, что сходные мысли высказывались и ранее (см., например, [7]).

Проведенный выше анализ, естественно, не претендует на полную категоричность, но оставляет надежду, что сможет стимулировать дискуссии и новые захватывающие исследования. Кроме того, напомним, что на могиле Д. Гильберта (цитатой которого мы начали свою работу) в Гёттингене (Германия) высечен его любимый афоризм: «Wir müssen wissen. Wir werden wissen – Мы должны знать. Мы будем знать» [66, с. 381].

*Благодарности.* Автор благодарен академику В.Н. Большакову за консультации и обсуждение некоторых проблем, затронутых в статье. Работа выполнена в соответствии с Программой фундаментальных научных исследований государственных академий наук согласно тематическому плану Института экологии Волжского бассейна РАН.

*Конфликт интересов.* Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## Литература

1. Безель ВС, Большаков ВН, Воробейчик ЕЛ. Популяционная экотоксикология. М.: Наука, 1994.
2. Безель ВС, Кряжимский ФС, Семириков ЛФ, Смирнов НИ. Экологическое нормирование антропогенной нагрузки. Общие подходы. Экология. 1992(6):3-10.
3. Бобылев СН, Захаров ВМ. Экосистемные услуги и экономика. М.: ООО «Типография ЛЕВКО»; Институт устойчивого развития / Центр экологической политики России, 2009.
4. Большаков ВН. «Экологическое правило Шварца» – взгляд через десятилетия. Принципы экологии (научный электронный журнал). 2019(3):4-11.
5. Большаков ВН. Академик Станислав Семенович Шварц как провозвестник популяционно-экологического мышления. Экология. 2019(2):83-7.
6. Большаков ВН, Качак ВВ, Коберниченко ВГ и др. Экология. Учебник. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Логос; 2005.
7. Большаков ВН, Криницин СВ, Кряжимский ФВ, Мартинес Рика ХП. Проблемы восприятия современным обществом основных понятий экологической науки. Экология. 1996(3):165-70.
8. Васильев АГ. Эволюционная экология в XXI веке: новые концепции и перспективы развития. Экология. 2019(2):88-100.
9. Васильев АГ, Большаков ВН. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня. Экология. 1994(3):4-15.
10. Вернадский ВИ. Биосфера. Л.: Науч. хим.-технол. изд-во, 1926.
11. Вернадский ВИ. Гёте как натуралист: (Мысли и замечания). Бюлл. МОИП. Нов. сер. Отд. геол. 1946;21(1):5-52.
12. Волов ВТ. Фрактально-кластерный подход к описанию фундаментальных закономерностей развития биологических организмов. Изв. Самар. НЦ РАН. 2018;20(5(2)):204-13.
13. Воробейчик ЕЛ, Садыков ОФ, Фарафонов МГ. Экологическое нормирование техногенных загрязнений. Екатеринбург: Наука, 1994.
14. Гелашвили ДБ, Безель ВС, Романова ЕБ, Безруков МЕ, Силкин АА, Нижегородцев АА. Принципы и методы экологической токсикологии. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2016.
15. Гелашвили ДБ, Иудин ДИ, Розенберг ГС, Якимов ВН, Солнцев ЛА. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та; 2013.
16. Гелашвили ДБ, Крылов ВН, Романова ЕБ. Зоотоксинология: биоэкологические и биомедицинские аспекты. Учебное пособие. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2015.
17. Гильберт Д. Математические проблемы. Доклад, прочитанный 8 августа 1900 г. на II Международном Конгрессе математиков в Париже. Проблемы Гильберта. М.: Наука; 1969. С. 11-64.
18. Гиляров АМ. Современная экология под углом естественной истории. Журн. общ. биол. 2013;74(4):243-52.
19. Гинзбург ВЛ. Какие проблемы физики и астрофизики представляются сейчас особенно важными и интересными? Успехи физ. наук. 1971;103(1):87-119.
20. Гинзбург ВЛ. Какие проблемы физики и астрофизики представляются сейчас особенно важными и интересными (тридцать лет спустя, причем уже на пороге XXI века)? Успехи физ. наук. 1999;169(4):419-41.
21. Глушков ВМ. Лось. Экология и управление популяциями. Киров: ВНИИОЗ; 2001.
22. Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир; 1984.
23. Гродзинский АМ. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ: Основы химического взаимодействия растений. Киев: Наукова думка; 1965.
24. Данилов НН, Шварц СС. О биологических микросистемах. Наука и человечество. 1975. Сборник. М.: Знание; 1974. С. 127-45.
25. Данилов ПИ. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука; 2005.
26. Данилов ПИ, Тирронен КФ, Белкин КФ, Панченко ДВ, Фёдоров ФВ. Бурый медведь и оценка его численности в европейской тайге. Петрозаводск: ПетроПресс; 2014.
27. Данилов-Данильян ВИ. Возможна ли «козволюция природы и общества»? Вопросы философии. 1998(8):15-25.
28. Дегерменджи АГ. Динамика гетерогенной популяции в постоянных и периодически меняющихся условиях среды. Динамика микробных популяций в открытых системах. Красноярск: СО АН СССР; 1975. С. 55-78.
29. Дедю ИИ. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Гл. ред. Молд. сов. энцикл.; 1989.
30. Долгов ВА. О некоторых закономерностях географической изменчивости млекопитающих. Докл. АН СССР; 1966;171(5):1230-3.

31. Залепухин ВВ. Теоретические аспекты биоразнообразия: Учебное пособие. Волгоград: Изд-во ВолГУ; 2003.
32. Ильичёв ВГ. Дельта-функции и парадоксы конкуренции в периодической среде. Математическое просвещение. 2022;3(29):200-13.
33. Иудин ДИ, Гелашвили ДБ, Розенберг ГС. Мультифрактальный анализ видовой структуры биотических сообществ. Докл. Академии наук (ДАН). 2003;389(2):279-82.
34. Ишков АГ, Рыбальский НГ, Грачев ВА. Экологическая культура. М.: РЭА; 2015.
35. Карташев НН. Систематика птиц. Учеб. пособие для ун-тов. М.: Высш. школа; 1974.
36. Киселева МИ, Звягинцев НВ, Ермакова СП, Звягинцева ТН. Влияние метаболитов бурой водоросли *Saccharina sichorioides* (Miyabe) на пищевые предпочтения, оплодотворение и развитие эмбрионов морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* A. Agassiz, 1863. Биология моря. 2019;45(6):392-403.
37. Краснощеков ГП, Розенберг ГС. К понятию среды обитания. В кн.: Любичевские чтения, 1998. Ульяновск: УлГПУ; 1998. С. 36-9.
38. Кривоуцкий ДА. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука; 1994.
39. Кривоуцкий ДА, Мяло ЕГ, Огурева ГН. География биологического разнообразия. Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География. 1998(4):81-6.
40. Левич АП, Булгаков НГ, Максимов ВН. Теоретические и методические основы технологии регионального контроля природной среды по данным экологического мониторинга. М.: НИА-Природа; 2004.
41. Лотман ЮМ. О природе искусства. Музыкальная психология и психотерапия. 2011(4):46-52.
42. Лукьяненко ВИ. Экологические ПДК и комплексный экологический мониторинг качества вод. Розенберг ГС, Краснощеков ГП. Волжский бассейн: экологическая ситуация и пути рационального природопользования. Тольятти: ИЭВБ РАН; 1996. С. 218-9.
43. Лэк Д. Дарвиновы выюрки. М.: Изд-во иностр. лит-ры; 1949.
44. Мандельброт Б. Фрактальная геометрия природы. М.: ИКИ; 2002.
45. Мартынюк АА. Сосновые экосистемы в условиях аэротехногенного загрязнения. М.: ВНИИЛМ; 2004.
46. Матвеев НМ. Аллелопатия как фактор экологической среды. Самара: Самар. кн. изд-во; 1994.
47. Медведский ВА, Медведская ТВ. Сельскохозяйственная экология: Учеб. пособие. Витебск: ВГАВМ; 2003.
48. Миркин БМ, Горская ТГ. Теоретические аспекты анализа сукцессий в травосмесях. Биол. науки. 1989(1):7-17.
49. Миркин БМ, Розенберг ГС, Наумова ЛГ. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука; 1989.
50. Миркин БМ, Хазиахметов РМ. О концепции экологически ориентированного управления степной агроэкосистемой. Степной бюл. 2000(8):30-4.
51. Моисеев НН. Человек и ноосфера. М.: Молодая гвардия; 1990.
52. Моисеев НН. Еще раз о проблеме коэволюции. Вопросы философии. 1998(8):26-32.
53. Моисеенко ТИ. Экотоксикологический подход к нормированию антропогенных нагрузок на водоемы Севера. Экология. 1998(6):452-61.
54. Одум Ю. Экология. В 2 т. М.: Мир; 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.
55. Петрусевич К. Экологическое правило С.С. Шварца. Экология. 1979(2):8-11.
56. Райс Э. Аллелопатия = Allelopathy. М.: Мир; 1978.
57. Рижинашвили АЛ. Что думают экологи об экологии? Социология науки и технологий. 2021;12(2):143-54.
58. Ризниченко ГЮ. Динамика популяций: учебное пособие для вузов. М.: Изд-во Юрайт; 2023.
59. Розенберг АГ. Природный капитал и экосистемные услуги региона. Тольятти: Кассандра; 2015.
60. Розенберг АГ, Костина НВ, Кудинова ГЭ, Розенберг ГС. Экосистемные услуги как инновационная составляющая устойчивого развития. Энергия: экономика, техника, экология. 2017(4):48-53.
61. Розенберг ГС. О периодизации экологии. Экология. 1992(4):3-19.
62. Розенберг ГС. Волжский бассейн: на пути к устойчивому развитию. Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра; 2009.
63. Розенберг ГС. Экология и физика: параллели или сети? (в продолжение дискуссии). Биосфера. 2011;3(3):296-303.
64. Розенберг ГС. Введение в теоретическую экологию / В 2 т.; 2-е изд., испр. и доп. Тольятти: Кассандра; 2013. Т. 1. 565 с. Т. 2. 445 с.
65. Розенберг ГС. Вектор экологической культуры (культурология природы). Тольятти: Анна; 2020.
66. Розенберг ГС, Гелашвили ДБ. 100 основных экологических проблем: взгляд из Великобритании. Биосфера. 2013;5(4):375-84.
67. Розенберг ГС, Евланов ИА, Селезнёв ВА, Минеев АК, Селезнёва АВ, Шитиков ВК. Опыт

- экологического нормирования антропогенного воздействия на качество воды (на примере водохранилищ Средней и Нижней Волги). В кн.: Вопросы экологического нормирования и разработка системы оценки состояния водоемов. Материалы Объединенного Пленума Научного совета ОБН РАН по гидробиологии и ихтиологии, Гидробиологического общества при РАН и Межведомственной ихтиологической комиссии. Москва, 30 марта 2011 г. М.: Тов-во науч. изд. КМК; 2011. С. 5-29.
68. Розенберг ГС, Мозговой ДП, Гелашвили ДБ. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). Самара: Самар. НЦ РАН; 1999.
  69. Рыжановский ВН, Рябицев ВК, Гилев АВ. Плодовитость воробьеобразных птиц (Passeriformes) приобской лесотундры и полуострова Ямал. Экология. 2019(3):217-25.
  70. Селезнёва АВ. Экологическое нормирование антропогенной нагрузки на водные объекты. Самара: Самар. НЦ РАН; 2007.
  71. Соколов ВЕ, Иваницкая ЕЮ, Груздев ВВ, Гептнер ВГ. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Зайцеобразные. М.: Наука; 1994.
  72. Соколов ВЕ, Чернов ЮИ, Решетников ЮС. Национальная программа России по сохранению биологического разнообразия. Вкн.: Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука; 1994. С. 4-12.
  73. Соломонов НГ. Экология водяной полевки в Якутии. Новосибирск: Наука (Сиб. отд-ние); 1980.
  74. Тимофеев-Ресовский НВ. Биосфера и человечество. Науч. труды Обнинского отд. Геогр. о-ва СССР. 1968;1(1):3-12.
  75. Фрисман ЕЯ, Жданова ОЛ. Режимы динамики генетической структуры и численности в моделях эволюции локальной лимитированной популяции // Изв. высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2006;14(1):98-112.
  76. Чернов ЮИ. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль; 1975.
  77. Шварц СС. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск: Урал. филиал АН СССР; 1969. (Тр. ИЭРиЖ АН СССР. Вып. 65).
  78. Шварц СС. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1972(6):822-35.
  79. Шварц СС. Проблема вида и новые методы систематики. В кн.: Экспериментальные исследования проблемы вида. Свердловск: УралНЦ АН СССР; 1973. С. 3-18. (Тр. ИЭРиЖ АН СССР. Вып. 86).
  80. Шварц СС. Теоретические основы и принципы экологии. В кн.: Современные проблемы экологии. (Доклады). М.: Изд-во МГУ; 1973. С. 21-31.
  81. Шварц СС. Эволюционная экология. В кн.: Современные проблемы экологии. (Доклады). М.: Изд-во МГУ; 1973. С. 52-62.
  82. Шварц СС. Проблемы экологии человека. Вопр. философии. 1974(9):102-10.
  83. Шварц СС. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование. М.: АН СССР; 1975. (Шварц СС. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование. Вестн. АН СССР. 1976(2):61-72).
  84. Шварц СС. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука; 1980.
  85. Bak P. How Nature Works: The Science of Self-organized Criticality. N. Y.: Copernicus; Verlag; 1996.
  86. Benton TG. Individual variation and population dynamics: lessons from a simple system. Philos. Trans. Royal Soc. Lond. B Biol. Sci. 2012;367(1586):200-10.
  87. Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S. et al. The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature. 1997;387:253-60.
  88. Costanza R, Erickson JD, Farley J, Kubiszewski I. Sustainable Wellbeing Futures: A Research and Action Agenda for Ecological Economics. Cheltenham: Edward Elgar Publ.; 2020.
  89. Renshaw E. Modelling Biological Populations in Space and Time. N. Y.: Cambridge Univ. Press; 1991.
  90. Shvarts SS. The Evolutionary Ecology of Animals. New York; London: Consultants Bureau; 1977.
  91. Sutherland WJ, Freckleton RP, Godfray HChJ. et al. (34 authors). Identification of 100 fundamental ecological questions. J. Ecol. 2013;101(1):58-67.
  92. Thomson A, Buxton LHD. Man's Nasal Index in Relation to Certain Climatic Conditions. J. Royal Anthropological Institute. 1923;53:92-122.
  93. Volov VT. Fractal-cluster theory and its applications for the description of biological organisms. Entropy. 2023;25(10),1433. <https://doi.org/10.3390/e25101433>.