Рижинашвили Александра Львовна

Гидробиолог и историк экологии. Родилась в 1982 г. В 2004 г. окончила факультет биологии Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена. Кандидат биологических наук (2009). С 2016 г. работает в качестве старшего научного сотрудника в Санкт-Петербургском филиале Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН (СПбФ ИИЕТ РАН). С января 2020 г. возглавляет сектор истории эволюционной теории и экологии СПбФ ИИЕТ РАН. Область научных интересов включает теоретические вопросы гидробиологии (биогенное лимитирование экосистем малых озер, пул растворенного органического вещества, рост и продолжительность жизни гидробионтов, в особенности, крупных пресноводных Bivalvia) и ее историю. Автор более 70 научных публикаций.

SCIENTIFIC PRESS Ltd

А.Л. Рижинашвили **Развитие экосистемных представлений в водной экологии**

А.Л. Рижинашвили

Развитие экосистемных представлений в водной экологии

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова
Российской академии наук
(ИИЕТ РАН)
Санкт-Петербургский филиал

А.Л. Рижинашвили

Развитие экосистемных представлений в водной экологии

Российская Империя – СССР, первая половина XX века

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2021

УДК [001.891:574.5](47+57)(091)“19/194”
ББК 28.082.06г(2)
Р49

Рижинашвили А.Л. Развитие экосистемных представлений в водной экологии (Российская Империя – СССР, первая половина XX века). Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 231 с., 4 вкл.

В книге реконструирована история разработки ключевых экосистемных концепций, возникших в конце 1930–1940-х гг. в отечественной пресноводной гидробиологии (концепция биотического баланса Г.Г. Винберга, теория биологической продуктивности водоемов В.И. Жадина). Воссозданы социальные (в особенности, идеологические) и когнитивные условия научных исследований в области продукционной гидробиологии первой половины XX века. Показано тесное взаимопроникновение идеологических и научных представлений в работах многих ученых. Проанализирован международный контекст экосистемных исследований в СССР (в частности, проведено сопоставление систем взглядов Г.Г. Винберга и В.И. Жадина и трофодинамики американского эколога Р. Линдемана). Продемонстрирована биологическая сущность понятия «экосистема», которую необходимо учитывать при создании современной теории общей экологии.
Книга рассчитана на историков биологии, социальных историков науки, гидробиологов, экологов, специалистов в области охраны природы, преподавателей, студентов и аспирантов.
Библ. 430. Рис. 9. Табл. 2.

Рецензенты:
Р.А. Фандо, д. ист. н. (Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН)
А.А. Протасов, д. биол. н. (Институт гидробиологии НАН Украины)

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 21-111-00119, не подлежит продаже

Рекомендовано к печати Ученым Советом Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН

© А.Л. Рижинашвили, текст, подбор иллюстраций, 2021
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2021

ISBN 978-5-907372-76-4

Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation
S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology of
Russian Academy of Sciences
(IHST RAS)
Saint-Petersburg Branch

A.L. Rizhinashvili

The development of ecosystemic views in aquatic ecology

Russian Empire – USSR, first half of the XX century

KMK Scientific Press
Moscow ❖ 2021

UDC [001.891:574.5](47+57)(091)“19/194”

Rizhinashvili A.L. The development of ecosystemic views in aquatic ecology (Russian Empire – USSR, the first half of the 20th century). Moscow: KMK Scientific Press, 2021. 231 p., 4 inserts.

This book explores the history of development of the key ecosystemic concepts that emerged at the end of the 1930–1940s in Soviet freshwater ecology (Georgiy G. Vinberg’s concept of biotic balance and Vladimir I. Zhadin’s theory of biological productivity of water bodies). It recreates social (especially ideological) and cognitive conditions of academic research in production hydrobiology at the first half of the 20th century and shows an intricate entanglement of ideological and scientific ideas in the works of many scientists. The author provides an analysis of the international context of ecosystemic research in the USSR (in particular, a comparison between the ideas of G.G. Vinberg and V.I. Zhadin and the concept of trophodynamics proposed by the American ecologist R. Lindeman) and demonstrates the biological essence of the ecosystem concept, which needs to be taken into account in developing the modern theory of general ecology.

The book is intended for historians of biology, social historians of science, hydrobiologists, ecologists, nature conservation specialists, lecturers, and students and postgraduate students.

ISBN 978-5-907372-76-4

© A.L. Rizhinashvili, 2021
© KMK Scientific Press, 2021

Памяти крупного российского
историка и теоретика биологии
профессора Эдуарда Израилевича Колчинского
(1944–2020)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта книга представляет собой, пожалуй, первую попытку ретроспективного исследования становления и развития одного из центральных понятий современной экологии — понятия «экосистема» («экологическая система»). Базой для исследования послужили отечественные гидробиологические работы первой половины минувшего века. Написать монографию автора побудили два фактора. Во-первых, обеспокоенность тем, как в обществе (среди специалистов и не только) понимают экологию. Во-вторых, желание показать, насколько важно в науке учитывать исторические уроки, если мы хотим успешно вести исследования в настоящем.

Повсюду со страниц учебной, научной, популярной литературы, даже из СМИ, мы слышим о «системном подходе» к тому или иному процессу или явлению. Однако нечасто авторы подобных воззваний пытаются раскрыть, что именно ими подразумевается в конкретном случае. Эта ситуация очень напоминает ситуацию со словом «экология», которое настолько популярно и «на языке» у всех, что нет надобности повторять ряд установившихся словосочетаний с его использованием. Интересно, что слово «экосистема» тоже постепенно становится весьма широко употребительным, выходя далеко за рамки экологии.

Возможно, что на все это не стоило бы обращать никакого внимания, если бы не одно существенное обстоятельство. Зашкаливающая (именно так!) популярность экологии во всех смыслах (и просто как термина, и как науки) приводит к стремительному «размыванию» в глазах общественности действительных задач этой важнейшей биологической дисциплины.

Все мы понимаем, что выживание человечества зависит от того, как в самом ближайшем будущем будут выстроены взаимоотношения в системе «природа – общество». Необходимо сохранение конкретных видов и целых экосистем, необходима разработка мероприятий по восстановлению водоемов и лесов после природных и техногенных катастроф, необходимо планирование эксплуатации биологических ресурсов, обоснование норм и способов их изъятия, и т.д. На этом пути естественен вопрос — а как все это сделать? Безусловно, что без знания того, как взаимодействуют организмы в природе, без пресловутого системного (точнее экосистемного) подхода, невозможно добиться желательных результатов при разработке мер защиты и восстановления окружающей среды. Уже ясно, что только запретительные меры и технологические приемы, хотя и важны, но не решают проблемы полностью. Почему? Потому что принципы функционирования экосистемы не сводятся к простым физическим или химическим законам.

Что же представляет собой экосистема? Главный компонент в экосистеме — популяции живых организмов, которые, осуществляя свою жизнедеятельность (питание, дыхание, выделение), приводят в движение круговорот вещества и особенно — организуют поток энергии. Последнее выражается в том, что энергия солнечного луча в результате фотосинтеза запасается в виде органических веществ, которые затем перераспределяются между живыми организмами. Так формируются трофические (пищевые) цепи, переплетение которых в виде сети и представляет собой графическую

модель экосистемы. Взаимодействие организмов здесь столь сложно и многофакторно, что делает экосистему совершенно уникальным объектом, в котором тесно сопряжены биологические и небиологические процессы. Однако особенность экосистемы в том, что роль живых организмов в этих процессах ведущая. Поэтому экосистема является высшим уровнем организации живой материи (наряду с популяцией и сообществом она является надорганизменным уровнем).

Изучает экосистему экология, наука биологическая. Об этом свидетельствует вся история этой дисциплины, которая определяется как раздел биологической науки, изучающий структуру и функционирование надорганизменных систем разного уровня (популяций, сообществ, экосистем) в пространстве и во времени. Однако, к сожалению, постепенно примерно с 1960-х гг. экологию во всем мире стали рассматривать как своеобразную меганауку, призванную заниматься всеми сторонами взаимодействия природы и общества. Сильна и устойчива общеизвестная тенденция полного отождествления экологии и охраны природы, этических и эстетических норм отношения человека к природе и даже людей между собой.

«Неопределенность», точнее, «глобализация» экологии привели к тому, что в кругу специалистов-биологов экология стала пониматься довольно узко — как наука об образе жизни конкретных видов, в лучшем случае — их связи с другими. Экосистема как будто бы перестала считаться объектом экологии. Этот, безусловно, негативный процесс необходимо остановить. И здесь на помощь приходит история науки. Осознание истории экосистемных принципов, как мне кажется, должно привести к позитивным сдвигам в теории науки и в ее общественном восприятии.

Отношение к истории своей науки среди биологов (не буду говорить о всех разделах науки вообще) полярное и противоречивое. Кто-то вовсе не считает историко-научные исследования достойным занятием, кто-то видит в них лишь материалы к биографиям ученых, интересные забытые факты, рассказы об экспедициях и коллекциях, и т.д. К сожалению, очень редко история биологии рассматривается самими биологами в концептуальном контексте. То есть, в истории остро не хватает анализа генезиса идей, теорий. Правда, сложилось такое положение, большей частью, в российской традиции. В отличие от нас в зарубежных работах прослеживается пристальное внимание как раз к истории концепций. Но и здесь полноценные исследования, выполненные на стыке истории и теории, по крайней мере, в экологии, редки.

Задача историка науки состоит не в том, чтобы извлечь какие-либо забытые работы (хотя, конечно, без этого нельзя исследовать какую-либо проблему), которые можно использовать сейчас. Цель историко-научного анализа — раскрыть объективные закономерности течения мысли в том или ином направлении по какому-либо вопросу, реконструировать ее ход. Это хорошо понимали крупные биологи XX века. Так, известный зоолог, эколог и эволюционист С.С. Шварц писал о том, что развитие идей не зависит от воли отдельных ученых, а отображает развертывание общих принципов их формирования, чем и должно заниматься историкам науки. Действительно, в этой книге будет не раз показано, как абсолютно независимо в разных странах с совпадением вплоть до месяца были разработаны сходные приемы исследования или предложены оригинальные концепции. Отдавая должное роли конкретной личности, нельзя полностью согласиться с выражением: «У

науки нет истории, а есть лишь биографии». Отсюда и логика развития конкретных разделов науки в разных странах оказывается сходной, несмотря на подчас сильные отличия социальных условий в них.

Зачем же нужно раскрывать особенности происхождения тех или иных идей, теорий, законов, концепций? Какое это может, если только может, иметь значение для развития самой науки? Понятно, что современное состояние науки обусловлено всей ее историей. Особенно важно это положение для так называемых макронаук (термин А.А. Протасова) в противопоставление наукам предметным (ботанике, зоологии, микробиологии). Экология здесь, несомненно, представляет благодатный пример. Если, например, в физиологии и генетике — науках относительно «устоявшихся», их прошлое не имеет такого решающего значения для формирования сегодняшних исследовательских программ, то в экологии дело обстоит как раз наоборот. Чтобы понять противоречивость в толковании содержания экологии, обязательно необходимо проследить путь развития тех или иных концепций. В настоящей книге это будет показано на примере концепции экосистемы.

Отличие экологии от других дисциплин состоит в том, что она характеризуется определенной консервативностью. Выше было сказано, что, несмотря на бурные успехи теории экосистем в 1950-х гг., экологи пока что предпочитают заниматься популяциями и видами. Между тем, очень многие вполне современные представления об экосистемах были очевидны для биологов еще на рубеже XIX–XX вв.

В гидробиологии уже в начале XX века применялись методики, которые используются до сих пор. Можно даже сказать, что к 1930-м гг. был сформирован почти полностью методический арсенал, которым владели гидробиологи вплоть до 1980–1990-х гг. Тем более странным кажется определенная «неустроенность» экологии, как будто отсутствие у нее черт зрелой сформировавшейся дисциплины, существующей на протяжении полутора веков. Это проявляется, прежде всего, в оторванности в сознании многих ученых популяционного и экосистемного уровней организации жизни. И тем более интересным становится постижение в рамках этой науки холистических принципов в ходе ее истории.

Мне представляется, что предлагаемая вниманию биологов и историков науки книга представит интерес для всех специалистов, желающих разобраться в том, как прошлое науки может давать о себе знать не только в ее настоящем, но и в ближайшем будущем.

Кроме того, в монографии актуализирован материал, имеющий значение для разработки современной теории функционирования экосистем.

Наконец, мне хотелось бы привлечь внимание к истории отечественной экологии. К сожалению, иногда в нашей же научной печати приходится читать высказывания об отсталости этой науки сегодня в России, о том, что все основные ее понятия и методы были разработаны задолго до российских и советских ученых в других странах. Эти совершенно несправедливые утверждения, которые становятся даже модными, может опровергнуть только беспристрастный исторический анализ. Здесь достаточно упомянуть слова А. Тинеманна, видного немецкого лимнолога начала XX века, который на одном из конгрессов Международной ассоциации теоретической и прикладной лимнологии призывал гидробиологов всего мира учить русский язык, если только они не хотят лишить себя колоссального научного

багажа. Ему вторил примерно в тот же период времени (рубеж 1920–1930-х гг.) известный американский эколог В. Шелфорд, сообщавший в личной переписке о необходимости для канадских студентов изучать русский язык вместо французского.

В ходе своих научных исследований по истории российской гидробиологии и экологии автор неизменно пользовался большой моральной поддержкой и консультациями доктора философских наук, профессора Эдуарда Израилевича Колчинского, руководившего сектором истории эволюционной теории и экологии Санкт-Петербургского филиала Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН (СПбФ ИИЕТ РАН). К сожалению, Эдуард Израилевич скончался в январе прошлого года… Мне также хочется поблагодарить коллектив сектора, в кругу которого я имела и имею возможность обсуждать отдельные положения и материалы, составившие основу настоящего труда, а также дирекцию ИИЕТ РАН и Санкт-Петербургского филиала ИИЕТ РАН за постоянное моральное содействие в работе. Автор благодарен многим российским и зарубежным коллегам, консультации и беседы с которыми немало способствовали продвижению его мысли в области истории экологии: академик РАН А.Ф. Алимов (Зоологический институт РАН), доктор биологических наук, профессор Н.М. Коровчинский (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва), доктор биологических наук Т.М. Михеева (Белорусский государственный университет, Минск), доктор биологических наук, профессор А.А. Протасов (Институт гидробиологии НАН Украины, Киев), доктор естествознания Г.С. Левит (Германия), профессор Дуглас Вайнер (Douglas Weiner) из Университета Аризоны, США, профессор Франк Эгертон (Frank Egerton) из Университета Висконсина, США. Безусловно, что точка зрения автора, изложенная в этой книге, может не совпадать с мнением коллег и товарищей, которые не несут за это никакой ответственности.

Естественно, что никакое исследование в области истории науки не может состояться без привлечения литературных и архивных материалов. Неоценимую помощь автору оказали сотрудники многих библиотек и архивов. Я выражаю самую искреннюю и глубокую признательность коллективу библиотеки Зоологического института РАН (отделение Библиотеки РАН) и особенно ее заведующей кандидату биологических наук Евгении С. Лабиной и библиотекарям С.М. Пулькинен, А.А. Халиной (Комаровой), Елене С. Лабиной, научному сотруднику Ю.А. Дунаевой, которые на протяжении 20 лет много помогали мне при работе с литературой. Автор искренне признателен коллективу научной библиотеки СПбФ ИИЕТ РАН (заведующей — С.В. Ретунской, библиотекарю — кандидату филологических наук С.И. Зенкевич). Я благодарю заведующую Научным архивом Зоологического института РАН (отделение Архива РАН) Е.П. Тихонову за предоставленную возможность работы с личным фондом гидробиолога В.И. Жадина и другими документами и материалами, а также заведующую научно-техническим архивом Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (отделение Архива РАН) Л.П. Дзюбан. Мне также хочется поблагодарить коллектив Никольского рыборазводного завода им. В.П. Врасского (Новгородская область), в музее которого я смогла ознакомиться с ценными материалами и получить консультацию по истории этого учреждения и некоторым персоналиям.

Выполнение исследований по тематике монографии, помимо бюджетного финансирования в рамках тем государственных заданий (0002-2014-0027; 0002-2019-

0002), неоднократно получало финансовую поддержку РФФИ (проекты 17-33-01046-ОГН «Естественнонаучные и социальные аспекты развития продукционных представлений в российской — советской гидробиологии в первой половине XX века» (2017–2019 гг.), руководитель — А.Л. Рижинашвили; 18-011-00733 «Восприятие достижений фундаментальной экологии в советском — российском обществе в XX веке и его последствия» (2018–2020 гг.), руководитель — А.Л. Рижинашвили; 15-03-00017 «Мобилизация и реорганизация российской науки и образования в годы Первой мировой войны» (2017 г.), руководитель — Э.И. Колчинский). Написание монографии осуществлено в рамках работы по теме государственного задания сектора истории эволюционной теории и экологии СПбФ ИИЕТ РАН (0002-2019-0002).

А.Л. Рижинашвили
Январь 2021 г., Санкт-Петербург

ВВЕДЕНИЕ

ПРОДУКЦИОННАЯ ГИДРОБИОЛОГИЯ КАК ОСНОВА ЭКОСИСТЕМНОЙ ЭКОЛОГИИ

Понятие «экосистема», безусловно, является холистическим по своей природе, предполагая единство живых и неживых организмов. Издавна биологи испытывали трудности в установлении границ экосистем, эти трудности в целом ряде случаев не преодолены и поныне. С такой точки зрения водные объекты, особенно озера, пруды, водохранилища, будучи относительно замкнутыми, могут служить весьма удобным объектом для разработки экосистемных принципов (Винберг, 1967б). Поэтому неудивительно, что первоначальные и существенные успехи на этом направлении были достигнуты как раз гидробиологами и лимнологами, хотя сам термин «экосистема» был предложен (впрочем, без разработки понятия) ботаником А. Тэнсли (Tansley, 1935). В сущности, в своем наиболее четком и законченном виде представления об экосистеме сформировались именно при исследовании озер. Достаточно вспомнить лишь трофодинамику Р. Линдемана (Lindeman, 1942).

Но осмысление единства живых и неживых компонентов в рамках экологии и гидробиологии протекало с определенными сложностями. Ученые всегда пытались понять — каков характер взаимосвязей между организмами? С появлением в 1859 г. фундаментального труда Ч. Дарвина «Происхождение видов» старые представления об экономике природы, равновесии в ней (nature balance), получили принципиально новую трактовку. Э. Геккель в 1866 г. обосновывал перспективы нового направления в зоологии — экологии, исходя из идеи борьбы организмов друг с другом за всегда ограниченное количество ресурсов в природе («много званых да мало избранных») (Геккель, 1908; Новиков, 1970; Rizhinashvili, 2019). В сходном духе рассматривал взаимоотношения гидробионтов в озере американский ихтиолог и деятель рыбного хозяйства С. Форбс. Так, он писал в 1887 г. о балансе интересов хищника и жертвы, который существует в озере как «микрокосме» (Forbes, 1925).

В то же самое время уже во взглядах Э. Геккеля на новый предложенный им самим раздел биологии намечался, хотя и не развивался, так называемый организмоцентристский подход к сущности взаимодействия организма и среды. Геккель рассматривал экологию как «физиологию взаимоотношений» организмов. Физиологическая трактовка связи организмов друг с другом и со средой в некоторой степени была также связана с идеей баланса (Egerton, 1973): как в организме в соответствии с принципом прихода — расхода осуществляется обмен веществ, так и, например, в водоеме или в лесу происходит круговорот веществ. Вместе с тем, уподобление сложного объекта более простому и более понятному (в данном случае, организму) в наибольшей степени соответствует архаическому, мифологическому стилю мышления. Можно вспомнить даже, например, древнекитайский миф о зарождении всего мира из одного человека — Пань-Гу.

Очень скоро, в начале XX века, физиологическая трактовка процессов в водоеме приведет к ряду важных следствий для развития гидробиологии (Гиляров, 1988, 1992; Ghilarov, 1992, 2001). Прежде всего, внимание исследователей оказалось сосредоточено на газовом режиме озер как наиболее существенном с позиции жизнедеятельности гидробионтов. Помимо этого, возможность непосредственного измерения физических и химических показателей в воде наметила путь количественной оценки процессов круговорота веществ в водоеме. К этому стоит добавить отношение к озеру как целостному географическому объекту. Например, в конце XIX века Ф.А. Форель впервые рассчитал на основе натурных наблюдений тепловой бюджет озера (Женевское озеро) (Birge, Juday, 1912). В дальнейшем такие измерения и расчеты, проведенные для североамериканских озер Э.А. Берджем и Ч. Джудеем, позволили сравнить разные водоемы.

Для развития гидробиологии, а в ней — холистических принципов, большую роль сыграли также практические запросы рыбоводства и рыболовства. Оскудение рыбных запасов в некоторых крупных водоемах (Каспийское море, Чудское озеро) и необходимость принятия соответствующих мер привлекла внимание ученых к проблеме питания рыб. Так, еще К.М. Бэр в 1861 г. предполагал, что рыбы питаются мельчайшими частицами, растворенными и взвешенными в воде и, в том числе, теми, что приносят реки в моря или озера (Бэр, 1961б). В 1887 г. В. Гензен (что примечательно — физиолог) предложил метод количественного учета планктона и рассчитал количество рыбы, которые могут существовать за счет запаса этих кормовых организмов (Карзинкин, 1952; Винберг, 1975).

На рубеже XIX–XX вв. постепенно стала формироваться мысль о «производительности» водоемов и морей в отношении пищи рыб и самих рыб. В начале XX в. все чаще в литературе стали использоваться термины «продукция», «продуктивность» (production (англ.), produktion (нем.)). К сожалению, мне пока не удалось найти информацию, когда и кто первым произнес эти термины в отношении водоемов. Возникла необходимость изучить условия формирования того или иного запаса рыбы в них. Поначалу основными кормовыми объектами рыбы считались планктонные организмы, затем с середины 1910-х гг. внимание получают и донные животные. Это переключение исследовательских интересов стало возможным с разработкой методов количественного учета бентоса (прежде всего, дночерпателя Петерсена в 1911 г.).

Примечательно, что всегда рядом с проблемами продуктивности ученые ставили вопрос об изучении «обмена веществ» в водоемах. По мнению пионеров продукционных исследований, изучение взаимной связи организмов невозможно не только без их количественного учета, но и, например, без сопоставления числа рыбы и ее кормовых объектов. Так, гидрохимик А.А. Лебединцев (1913) писал, что планктон является этапом в метаболизме водоема. Дж. Джонстон (1919) рассматривал планктон в море как «еду еды» (food for the food). В определенной степени такой подход был обусловлен доминировавшими организмоцентристскими представлениями. В результате к 1920-м гг. наметились две линии изучения целостности водоема: одна из них была связана с повышенным вниманием к пищевым отношениям организмов, а другая — к интенсивности их обмена. Первая линия была связана с пониманием места организмов в использовании солнечной энергии, то есть, с их подразделением на автотрофы и гетеротрофы. Второе же направление исследований было более привле-

кательным для большинства ученых, поскольку непосредственно вытекало из практики физиологических экспериментов с организмами. Среди гидробионтов излюбленным объектом экспериментальной работы в те годы был планктон. Неслучайно, что именно в ходе исследований влияния физических и химических факторов на отдельных представителей планктона в лаборатории экспериментальной биологии Н.К. Кольцова зародилась так называемая «гидрофизиология». Это направление, созданное в начале 1920-х гг. С.Н. Скадовским, само по себе просуществовало недолго, практически исчезнув в 1930-е гг., но послужило основой современным представлениям о биотическом балансе водоемов, разработанным Г.Г. Винбергом.

Отношение к продуктивности как к выходу хозяйственно ценной биомассы также получило определенное развитие к середине XX века. Изучение динамики донных биоценозов в ходе смены характера субстрата под действием заиления, привело В.И. Жадина к разработке теории биологической продуктивности. В ходе разработки этой теории им были установлены закономерности зависимости биомассы и числа видов от гранулометрического состава субстрата. В теоретических построениях Жадина водоем рассматривался как единая система, тесно связанная с процессами, протекающими на водосборе. Заиление по Жадину выступало фактором интегрирования всей системы сообществ в водоемах.

Таким образом, очевидно, что разработка продукционных и холистических вопросов в гидробиологии всегда шли рука об руку. По этой причине продукционную гидробиологию (и шире — продукционную экологию) можно рассматривать как основу современной концепции экосистемы (Протасов, 2011).

Теоретическую основу настоящей работы составил анализ двух систем взглядов — концепции биотического баланса, разработанной Г.Г. Винбергом в конце 1930-х гг. и представленной в его докторской диссертации 1946 г., и теории биологической продуктивности водоемов В.И. Жадина, предложенной им в 1940 г. в отдельной главе монографии «Фауна рек и водохранилищ». Обе эти концепции представляют собой попытки осмысления целостности водоема с несколько разных позиций (хотя бы потому, что биотический баланс разработан для озер, тогда как теория продуктивности сформулирована на основе изучения речных биоценозов). Реконструкция путей, по которым шла мысль авторов на научном фоне времени, раскрывает историю постижения учеными проблемы взаимодействия организма и среды. Конечно, наука развивается в конкретной стране не в изоляции, а в рамках международного контекста, и продукционная гидробиология — отнюдь не исключение. Несмотря на изоляционизм 1930–1950-х гг., за пределами СССР знали о работах наших ученых, как и наоборот. В то же время сходные идеи могли зарождаться одновременно во многих местах совершенно независимо. В 1942 г. молодым американским экологом Р. Линдеманом было предложено целое новое направление в изучении экосистем — трофодинамика и заложены его основы. Поразительно, что, как будет показано, трофодинамика содержала принципы, сходные и с концепцией биотического баланса, и с теорией продуктивности.

Однако научные исследования в СССР в 1930–1940-е гг. совершенно невозможно себе представить без идеологического влияния тоталитарного строя. Хорошо известный феномен лысенкоизма наложил свой отпечаток на все разделы биологии. В ряде случаев трудно понять содержание научной работы соответствующего пе-

риода, не обратившись к идеологическому контексту. К тому же, сама по себе проблема продуктивности, как отмечалось выше, в своем становлении была неразрывно связана с хозяйственной деятельностью общества. В советское время проблема биологической продуктивности неоднократно становилась предметом оживленных и даже ожесточенных идеологических дискуссий. Исследование их содержания и особенностей совершенно необходимо с точки зрения воссоздания интеллектуального фона экосистемных исследований в СССР. Поиск строго научной и догматически навеянной составляющих в этих дискуссиях, несомненно, поможет и науке сегодняшнего дня, особенно в отношении борьбы с современными псевдонаучными идеями (Gordin, 2017), например, неолысенкоизмом (Kolchinsky, 2017).

Для эффективной борьбы с псевдонаучными проявлениями необходимо разобраться в том, почему эти идеи могли и могут быть привлекательны. С этой точки зрения история идей в биологии в СССР 1930–1950-х гг. может служить весьма удобной моделью. Прекрасно известно, что именно в период господства культа личности в нашей стране в биологической науке возникла система лженаучных взглядов, позже получившая наименование лысенкоизм по имени «народного» академика Т.Д. Лысенко, которого активно поддерживал И.В. Сталин (Graham, 1987). Лысенкоизм, разумеется, в большей степени коснулся генетики, и именно в аспекте генетики он лучше всего и изучен. Между тем, экология в полной мере еще до начала серьезного разгрома генетики столкнулась в начале 1930-х гг. с первыми шагами тоталитаризма по разрушению науки (Weiner, 1988). В рамках диалектизации биологии одним из главных ее идеологов в Ленинграде И.И. Презентом были раскритикованы продукционные исследования наземных сообществ, проводившиеся в заповеднике Аскания-Нова В.В. Станчинским. В результате Станчинский был репрессирован и погиб в Вологодской тюрьме. В своих работах Станчинский предвосхитил идею трофических уровней организмов и количественного соотношения между ними, спустя менее десятка лет независимо разработанную в США Р. Линдеманом. Этот пример прекрасно известен историкам биологии (Golley, 1993). Конечно, в экологии в целом и в гидробиологии и дискуссии и репрессии, пожалуй, не были столь ожесточенными и не имели столь печальных последствий, замедливших развитие целых направлений, как это случилось с генетикой и в какой-то мере цитологией и физиологией. Однако ясно, что мичуринская биология и идеология вообще отвергали системные идеи. Для Т.Д. Лысенко, И.И. Презента, и его сподвижников они были слишком абстрактны и формальны, как и классическая генетика. Для идеологии же тоталитаризма в целом требовалось найти пути укрощения природы, подавления «вредных» организмов и акклиматизации ценных в хозяйственном отношении, «полезных». По этой причине внимание биологов поневоле сосредотачивалось не на абстрактных с точки зрения идеологии экосистемах, а на конкретных видах. В сложных социальных условиях ученые в СССР искали выхода, пытались заниматься нормальными исследованиями в ситуации идеологического давления. И они смогли это сделать, показав высокую устойчивость и результативность отечественной науки (Graham, 1987). Даже в этих сложнейших условиях советские ученые вели полноценные исследования, в некоторых отношениях даже опередив зарубежных коллег. В гидробиологии это было заметно очень сильно. Но остается так и не изученным вопрос — как гидробиологам удалось сохранить высокий уровень своих исследований, невзирая на мощное идеологическое давление?

Глава 1. ИСТОРИЯ ИСТОРИИ ПРОДУКЦИОННОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ

Пожалуй, первая и едва ли не единственная за долгий период попытка исторического анализа гидробиологии в целом принадлежит С.А. Зернову, который в 1921 г. составил так называемую «синхроническую» таблицу развития гидробиологии. В ней он привел даты основных событий в исследовании морей и континентальных водоемов (Зернов, 1921; Протасов, Карпинский, 2011). В основном это были экспедиции, изобретения каких-либо приборов и устройств, и т.д. К сожалению, работа Зернова носит описательный характер, так как автор не выделил периоды развития гидробиологии, а также наиболее значимые события.

Можно уверенно сказать, что до 1930-х гг. история гидробиологии (как и экологии в целом) практически не привлекала внимания даже самих биологов. Ситуация резко изменилась в 1930-е гг., что совпало с бурным развитием экологических и гидробиологических исследований по всему миру, начиная с конца 1920-х гг. Накопление знаний и институционализация исследований привела к необходимости, с одной стороны, их обобщения, а с другой — создания специализированного учебного курса. Автором первого учебника по гидробиологии в нашей стране, который вышел в 1934 г., стал С.А. Зернов (Зернов, 1934). Он начал работу над данным курсом еще в конце 1910-х гг. В этой книге Зернов пытался выявить основные закономерности, которые привели к оформлению гидробиологии как науки, постепенному выделению ее из классических разделов биологии — ботаники и зоологии. В частности, он указал на три ведущих фактора развития гидробиологии: создание морских и пресноводных биологических станций, потребности рыбного хозяйства, загрязнение вод. По мнению Зернова, изучение зоологами и ботаниками морской и пресноводной фауны и флоры привело их к осознанию того, что организмы тем или иным образом реагируют на воздействие внешней среды. Это согласно Зернову и послужило толчком к широкому развертыванию гидробиологических исследований в первой четверти XX века. Кроме того, этому же способствовали задачи рыбного промысла и прудового хозяйства.

1937 год в СССР можно считать поворотной точкой для различных обзорных работ, посвященных итогам развития той или иной отрасли науки в стране. Именно на этот год 20-летия Великой Октябрьской революции пришлось большое количество статей, в которых прослежены основные вехи развития разных разделов биологии. Ученые стремились показать — как достижения революции повлияли на развитие отечественной науки, разумеется, в положительном ключе и в пропагандистских целях. Несмотря на исходные идеологические установки и подчас личную пристрастность конкретных специалистов к тем или иным направлениям исследований и отдельным работам, обсуждаемые обзорные публикации вполне могут служить ценными источниками, в частности, по истории гидробиологии. Обзоры касались как отдельных вопросов (см., например, Жадин, 1937; Рылов, 1937), так и экологии и гидробиологии в целом (Кашкаров, 1937; Муравейский, 1937). В обзоре С.Д. Муравейского предпринята попытка сравнительного анали-

за отечественных и зарубежных исследований по гидробиологии, начиная с конца XIX века. Автор проследил смену установок и объектов изучения. В частности, Муравейский показал движение мысли от классических фаунистических и флористических работ к проблеме продуктивности водоема как целого.

Исторические и аналитические обзоры по гидробиологии публиковались и в начале 1940-х гг. Так, появился краткий очерк истории исследования пресных вод В.И. Жадина в одном из томов знаменитой «Жизни пресных вод СССР» (Жадин, 1940а), выходившей под его же редакцией. Жадин отметил три фазы развертывания гидробиологических исследований: зоологические и ботанические работы; исследование строения и образа жизни организмов в зависимости от условий среды; изучение биологических процессов в водоемах и водоемов как «сложного целого». Он также подчеркнул синтетический характер гидробиологии: «В руках современных гидробиологов нашли свое гармоническое сочетание зоологические, ботанические, бактериологические, физиологические, химические и физические методы исследования[1]» (Жадин, 1940а, с. 5). Однако в его работе внимание именно продукционному аспекту практически не уделяется. Детальный разбор отечественных работ в области продукционной гидробиологии был сделан Д.А. Ласточкиным (1943), хотя его статья представляет собой скорее научный обзор недавних публикаций, нежели историческое исследование.

Вероятно, первое полноценное историческое обобщение продукционных исследований было представлено в 1952 г. в монографии Г.С. Карзинкина «Основы биологической продуктивности водоемов» (Карзинкин, 1952). В книге проанализированы основные продукционные работы, начиная с рассуждений К.М. Бэра середины XIX в. (например, Бэр, 1961а; Бэр, 1961б). Однако существенной особенностью монографии является ее ориентация на идеологию. Во-первых, она была подготовлена в разгар одной из «малых» дискуссий, состоявшихся после сессии ВАСХНИЛ 1948 г. Во-вторых, сам Карзинкин являлся приверженцем утилитарного взгляда на продуктивность, связывал последнюю исключительно с уловом рыбы и считал необходимым в продукционных исследованиях отказаться от исследования круговорота органических веществ как якобы непосредственно не связанного с рыбой. Такой утилитарный подход был созвучен догмам лысенкоизма и в целом соответствовал направленности политики эпохи тоталитаризма. В обзоре истории изучения продуктивности 1967 г. (Карзинкин, 1967) позиция этого автора уже более спокойная и объективная, он стремится охватить и проанализировать разные направления исследований, однако и здесь проводит линию «повышения рыбопродуктивности водоемов» как единственного верного пути научной работы.

Во второй половине XX века работы по истории гидробиологии в СССР – России, оказываются, как это ни удивительно, весьма немногочисленными. Можно сказать определеннее — развитие истории биологии в СССР и России в XX веке характеризовалось практически полным вытеснением гидробиологии из сферы внимания исследователей. В этой связи показательны два примера. В сборнике «Очерки по истории экологии» (1970) большинство авторов представлены «наземными» экологами, и основные понятия и концепции экологии разбираются на «наземных» же примерах (о биогеоценозе — см. Рафес, 1970). В области экологии животных

[1] Здесь и далее по всему тексту монографии цитаты приводятся с сохранением орфографии (с учетом реформ 1917–1918 гг.) и пунктуации оригинала.

была написана большая историческая сводка, которая, однако, совершенно не касается гидробиологии (Новиков, 1980). Однако отдельные работы и сводки по истории гидробиологии публиковались и в этот период.

В книге П.Г. Борисова (1960) весьма сжато и конспективно изложена история рыбохозяйственных и промысловых исследований, но собственно гидробиологии в ней почти не уделяется внимания. Истории исследования первичной продукции, а также анализу различных подходов к изучению продуктивности водоемов посвящена целая глава в монографии Г.Г. Винберга «Первичная продукция водоемов» (Винберг, 1960). В 1967 и 1975 г. выходят фундаментальные сводки по истории биологии в СССР «Развитие биологии в СССР» и «История биологии с начала XX века до наших дней». Коллективная монография 1967 г. подготовлена по случаю 50-летия Революции и как бы подводит итог развития советской науки за этот период. Глава по истории гидробиологии здесь написана Винбергом (1967а). Развитие гидробиологии представлено им по вполне традиционной схеме — как переход от накопления количественных данных по планктону и бентосу к разработке классификации водоемов и изучению круговорота веществ в них, что привело к признанию целостности водоема. Винберг (1967а) писал: «Представления о целостности водоема по праву могут рассматриваться как конкретизация общих взглядов на целостность природных явлений, которые составляют славную традицию русского и советского естествознания, воплощенную в трудах В.В. Докучаева, В.И. Вернадского, А.А. Григорьева, Л.С. Берга, В.Н. Сукачева» (с. 312). Примерно в том же стиле, но более расширенно, материал изложен в работе 1975 г. (Винберг, 1975). Здесь продукционная гидробиология выделена автором в специальный раздел, но затрагивается лишь в описательном стиле. В те же годы выходит сборник статей под редакцией П.Л. Пирожникова и Л.А. Эрмана с, казалось бы, многообещающим названием «Очерки по истории гидробиологических исследований в СССР» (1981). Однако речь в статьях из данного сборника идет об исследованиях водоемов отдельных регионов СССР или даже конкретных крупных водоемов. Краткое повторение основных идей этого сборника приведено в статье Т.Э. Тимм (1987).

Стоит выделить и очерки истории исследования отдельных вопросов, написанные специалистами в области конкретных разделов гидробиологии. Очерк истории изучения гумифицированных водоемов приведен в статье И.Н. Андрониковой (1973), в которой автор увязывает исследование темноводных озер и болот с теоретическими проблемами биологии и практическими задачами (борьба с личинками малярийных комаров, торфоразработки). Обширная глава в монографии А.П. Щербакова «Озеро Глубокое» (Щербаков, 1967) посвящена истории исследования этого водоема, хотя и не в продукционном аспекте. Поскольку станция на Глубоком озере имеет большую историю (она самая старая пресноводная биологическая станция в России, основана в 1891 г.) и была местом научной работы многих известных гидробиологов, то приведенный материал весьма интересен для понимания особенностей развития всей отечественной водной экологии первой половины XX века. Как пишет сам автор: «В начальный период исследования озера здесь были выполнены работы, сыгравшие важную роль в формировании и развитии пресноводной гидробиологии в России…» (Щербаков, 1967, с. 5). Обширные фактологические сводки по истории исследования планктона даны крупнейшим отечественным

специалистом в области планктонологии И.А. Киселевым (Киселев, 1967, 1987). Очерк рыбохозяйственных исследований гидробиологов составлен П.Л. Пирожниковым (1980). В нем автор приводит перечисление и описание экспедиций и исследований водоемов по отдельным регионам СССР.

К сводкам, анализирующим развитие конкретных концепций, стоит отнести работу Г.Л. Шкорбатова (1977) по истории биоценотических исследований в гидробиологии, и статью Г.Е. Шульмана (1987) по развитию эколого-физиологических исследований. В статье Шкорбатова довольно много внимания уделено формированию представлений об экосистеме. Шкорбатов отмечает сближение понятий «организм» и «экосистема» с внедрением системного подхода в гидробиологию. Он имеет в виду принципиальное, по его мнению, сходство организма и надорганизменной системы (будь то, сообщество или экосистема), так как тому и другой по Шкорбатову присущ метаболизм.

Эпизодически появлялись биографические очерки о конкретных персоналиях — например, В.М. Рылове (Киселев, 1963), Г.Ю. Верещагине (Лепнева, 1963), и других гидробиологах (Отечественные гидробиологи…, 1991). В них же были предприняты попытки анализа вклада ученых в разработку тех или иных вопросов гидробиологии и лимнологии.

Однако стоит подчеркнуть, что насчитываются единицы работ, посвященных концептуальному аспекту истории гидробиологии в России – СССР. Тем более, не было никаких монографических исследований. В этом отношении в зарубежной истории экологии ситуация сложилась иным образом: издан целый ряд монографий, в которых раскрыто становление той или иной проблемы. В этом ряду ярко выделяется книга Ф.Б. Голли об истории концепции экосистемы (Golley, 1993). К сожалению, наибольшее внимание в книге уделено американским исследованиям в этой области, а российской экологии посвящено лишь пять страниц. Более того, Голли связывает начало современной разработки концепции экосистемы исключительно с появлением статьи Р. Линдемана 1942 г. Примечательно, что практически всегда развитие гидробиологии ассоциировалось с формированием холистических и экосистемных представлений. Эта мысль, например, четко выражена в статье Х.-Х. Эльстера (Elster, 1974). В коллективной монографии «Лимнология в Северной Америке» под редакцией Д. Фрея (Limnology in North America, 1963) представлен подробный анализ развития водной экологии по разным регионам этого материка. В частности, большое внимание уделено школе Э. Берджа (E.A. Birge) — Ч. Джудея (Ch. Juday) (Frey, 1963), которые были одними из главных основоположников продукционных исследований озер в начале XX века (Муравейский, 1937). Этой школе также посвящена отдельная монография (Beckel, 1987).

В 1990-х – начале 2000-х гг. истории экологии в целом и гидробиологии конкретно специалистами в нашей стране вообще не уделялось серьезного внимания. В эти годы в России не появилось ни одной работы, посвященной данным вопросам. Определенным исключением можно считать монографическое исследование деятельности Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства с момента основания до наших дней (Персова, Печников, 2005), выполненное в описательном духе, но с привлечением большого массива архивных материалов. В остальном можно упомянуть лишь некоторые публикации, носящие коммеморативный характер. Так, изданы сборники воспоминаний о Г.Г. Винберге (Член-

корреспондент АН СССР Г.Г. Винберг, 2006) и В.С. Ивлеве (Виктор Сергеевич Ивлев, 2007). В статье А.М. Гилярова «Феномен Винберга» (Гиляров, 2005) в доступной для широкой аудитории форме рассматривается биография ученого и его вклад в науку. Галерея биографий экологов (среди которых и гидробиологи) выстроена Г.С. Розенбергом в его научно-популярной книге «Лики экологии» (Розенберг, 2004). Нужно отметить подчас присущую коммеморативным материалам 2000-х гг. излишнюю эмоциональность в характеристиках личности ученых. Стремление дать однозначные оценки деятелям науки крайне тяжелого периода истории страны — эпохи сталинизма, подчас приводит некоторых авторов к желанию нарисовать образ «гения» или «злодея», к наклеиванию им ярлыков, что выражается и в довольно агрессивной фразеологии (см. такие примеры в сборнике воспоминаний: Виктор Сергеевич Ивлев, 2007). Излишне говорить, что такая черно-белая окраска не может быть объективной, а только способствует искажению действительного вклада ученых, которые были вынуждены жить и работать в таких условиях, которые сегодня, к счастью, практически невозможно себе представить.

В начале уходящего десятилетия стали появляться отдельные монографические исследования по истории экологии. К ним стоит отнести работы Э.Н. Мирзояна (2013, 2017), которому принадлежит сравнительный анализ идей некоторых известных отечественных экологов, однако среди них нет гидробиологов. В весьма ценной книге А.А. Никольского (2014), которая может служить учебным пособием и хрестоматией по курсу экологии, довольно много внимания уделено продукционным аспектам теории экосистем. Никольский на основе собственного анализа оригиналов работ наиболее известных авторов (Дж. Джонстона, А. Тинеманна, В. Шелфорда, А. Тэнсли, Р. Линдемана, и многих других), рассматривает генезис представлений об энергетических потоках в экосистемах и акцентирует внимание на пищевых отношениях как основе этих потоков. Один из главных тезисов Никольского, казалось бы, общеизвестен: экосистема — есть структура, организующая поток вещества и энергии на планете. Вместе с тем, Никольский (2014), возможно, впервые в отечественной историко-научной литературе заострил внимание на продукционном направлении экологии и выразил его сущность: «Концепция пищевых циклов, в наиболее явной форме впервые изложенная Элтоном, находит продолжение в продукционном направлении экологии. Его суть состоит в том, что при переходе с одного трофического уровня на другой меняются не только видовой состав и численность организмов, но также, что не менее важно, количество вещества и энергии» (с. 130). Автор также указывает, что развитие этого направления связано, прежде всего, с именами лимнологов (А. Тинеманна, Р. Линдемана, Г.Г. Винберга). Но Никольский рассматривает только работы отдельных наиболее известных гидробиологов с точки зрения их места в общей теории экологии, в разработке ее ключевых концепций (толерантность, экологическая ниша, пищевые цепи, экосистема, и т.д.).

В последние годы появился также ряд работ, содержащих биографические сведения об отдельных забытых именах гидробиологов, и публикуются материалы, связанные с ними. Так, краткий очерк жизни и деятельности В.И. Жадина дан его учениками А.Ф. Алимовым и Л.А. Кутиковой (Кутикова, Алимов, 2012). Находка неизвестных фотоматериалов из архива В.М. Рылова побудила гидробиологов вновь обратиться к его биографии (Пржиборо, Дунаева, 2012). Экслибрис А.Л. Бенин-

га, найденный в книгах из его личной библиотеки, помог воссозданию его научной биографии (Дунаева, Гнездилов, 2017). Интерес к роли женщин в науке, широко оформившийся в исторических исследованиях в последнее десятилетие, проявился и в отношении гидробиологии (см. некоторые материалы — Валькова, 2013).

Из других работ по истории гидробиологии следует сказать о сводке дат основных событий, выполненной украинскими гидробиологами (Протасов, Карпинский, 2011). Примечательно, что они включили в нее и даты природных явлений в гидросфере, которые имели значение для разработки теоретических вопросов. Однако сводка этих авторов очень похожа на таблицу С.А. Зернова: они не пытались проводить периодизацию событий и рассматривают лишь самые общие закономерности. Одному из этих авторов, А.А. Протасову, принадлежит интересная аналитическая сводка путей развития всей гидробиологии, подготовленная как раздел в книге «Жизнь в гидросфере» (Протасов, 2011). Продукционный раздел им специально не выделяется. Протасовым сделана попытка реконструировать смену акцентов внимания исследователей на разных этапах изучения морей и внутренних водоемов. В 2013 г. вышла в свет коллективная монография «Продукционная гидробиология» (Алимов и др., 2013), авторы которой — последователи Г.Г. Винберга и видные представители основанной им школы продукционной гидробиологии. В книге подводится итог развития этого направления за последние десятилетия и намечаются перспективы дальнейшей разработки законченной теории функционирования водных экосистем. Во вводной части дана небольшая историческая справка, но она касается оценки роли и вклада только трех персоналий (Г.Г. Винберга, В.С. Ивлева, В.В. Станчинского), а история продукционизма в целом не рассматривается. Данный факт вполне понятен, так как монография посвящена обобщению в основном современных достижений продукционной школы.

В 2010-е гг. выходят публикации по истории других разделов биологии и естествознания, в которых вкратце рассматривается и гидробиология. Так, в сводке по истории гидрохимии (Широкова, 2010) находится место для упоминания и краткой характеристики некоторых ранних работ продукционного направления (исследования А.А. Лебединцева). В монографическом исследовании истории Народного университета А.Л. Шанявского (Фандо, 2018) заметное пространство уделено школе физико-химической биологии Н.К. Кольцова, в недрах которой сформировалась так называемая гидрофизиология, послужившая в дальнейшем фундаментом современного продукционизма. Детальные биографические сведения о представителях школы Кольцова — гидробиологах (С.Н. Скадовском, Г.Г. Винберге, А.П. Щербакове, и некоторых других) приведены в книге Н.Д. Озернюка (2012). Небольшой раздел посвящен московской школе гидробиологов в книге по истории Зоологического музея МГУ (Любарский, 2009). Автор сделал справедливый вывод, что современная отечественная гидробиология выросла из московской школы зоологов А.П. Богданова – Н.Ю. Зографа.

Характерными чертами отечественной историографии пресноводной гидробиологии являются: во-первых, отсутствие монографического исследования проблемы или хотя бы сводки исследований; во-вторых, серьезный недостаток в концептуальных работах (превалирует чрезмерно подробное описание фактов и событий, нередко носящее характер простого повествования и перечисления). К этому стоит добавить, что не написано даже полноценных, подготовленных на уровне монографии, науч-

ных биографий гидробиологов. В отличие от российской традиции, в международных исследованиях развитие гидробиологии рассматривается как привлекательный материал для анализа формирования центрального понятия экологии — экосистемы. Данное обстоятельство неудивительно, поскольку именно озера как сравнительно замкнутые системы послужили полигоном для разработки холистических (экосистемных) взглядов. В связи с этим пристальное внимание получила классическая работа С. Форбса «Озеро как микрокосм» 1887 г., в которой впервые озеро рассматривалось как единый и целостный объект — «микрокосм» (Schneider, 2000). Монография Ф.Б. Голли 1993 г. уже упомянута выше. Развитию концепции продуктивности водоемов и экосистемы в Северной Америке посвящены статьи канадского историка биологии С. Бокинга (Bocking, 1990, 2013). В коллективной монографии по истории экологии, подготовленной под редакцией немецких ученых, целая глава посвящена идеям целостности озера, развивавшимся одним из основателей европейской лимнологии А. Тинеманном (Schwarz, Jax, 2011). Наконец, в серии работ по истории экологии крупного американского специалиста в этой области Ф. Эгертона отдельные статьи посвящены истории лимнологии (Egerton, 2014, 2016) и также концепции экосистемы (Egerton, 2017). В некоторых статьях начала 2000-х гг. нашли отражение попытки самих гидробиологов рассмотреть эволюцию проблем в их науке, не акцентируясь на какой-либо одной. В работе Дж. Таллинга (Talling, 2008) выделены периоды в развитии мировой лимнологии и кратко охарактеризованы основные направления исследований, включая работы российских исследователей.

Научный сюжет подавляющего большинства перечисленных зарубежных работ достаточно устойчив. Все авторы точкой отсчета в экосистемных исследованиях считают трофодинамику Р. Линдемана. При этом в качестве предшественников с разной степенью подробности рассматриваются работа С. Форбса и взгляды А. Тинеманна. Основное же внимание уделяется послевоенному периоду в развитии экологии. Если говорить о довоенном периоде, то заметна сосредоточенность на школе Э. Берджа – Ч. Джудея. Практически правилом является то, что во всех этих работах советские и российские исследования, если и упоминаются, то вскользь и без какого-либо анализа.

Все сказанное выше относится к когнитивному аспекту истории гидробиологии. Что касается социального аспекта и конкретно идеологического влияния на эту науку в СССР, то они практически не изучены. В монографиях Э.И. Колчинского (1999; 2006) о связи науки и идеологии в СССР и недавней коллективной монографии под его редакцией об институционализации и организации науки в Первую Мировую войну (Колчинский и др., 2018) о гидробиологии нет практически ни слова, если не считать просто упоминаний нескольких имен гидробиологов и отдельных событий. Весьма показательно, что в известных сборниках «Репрессированная наука» (Репрессированная наука, 1991; Репрессированная наука, 1994) гидробиологам посвящена только одна статья, касающаяся арестов на Мурманской биологической станции. Американский профессор Д. Вайнер (или Уинер в некоторых русскоязычных публикациях; D. Weiner) специально занимался взаимоотношением науки и власти в эпоху тоталитаризма в СССР на примере экологии (Weiner, 1988; Weiner, 1999). Но его анализ именно в отношении экологии как теоретической науки, во-первых, ограничен сугубо 1930-ми гг., а во-вторых, очень сильно увязан исключительно с природоохранными проблемами. И, конечно, он совершенно не ка-

сается гидробиологии за исключением буквально простого упоминания единичных имен. Крупный советолог Л. Грэхем (Graham, 1987) не уделяет никакого внимания экологии советской эпохи, останавливаясь лишь на генетике и физиологии.

Социальный аспект в гидробиологии в зарубежной историко-научной литературе изучен лишь не намного лучше. Исследователи уделили внимание в основном влиянию хозяйственных запросов на программу и практики изучения водоемов гидробиологами и лимнологами (см., например, Bocking, 1990; Nyhart, 1998; Schneider, 2000; Hubbard, 2014). Идеологические аспекты холизма в экологии (в связи с идеологией национал-социализма) также обсуждаются, хотя и в слабой степени (Golley, 1993; Jax, 2020).

Видимо, гидробиология, как и экология в целом, были отраслями на периферии общественного внимания, в отличие, например, от генетики, где и сами исследования, и их историография чутко реагировали на общественные процессы (Фандо, 2020). В этой связи, как полагает А.А. Протасов (2011), снижение интереса к гидробиологии и ее истории на протяжении нескольких последних десятилетий может быть объяснимо резким «сужением» области социального заказа. Например, давно ушли в прошлое крупные проекты гидротехнического строительства. Что касается сугубо когнитивного фона, то следует принять во внимание определенную консервативность экологии на протяжении почти столетия ее развития (Carmel et al., 2013), которая, возможно, и определила слабое, «время от времени», внимание к этой науке историков.

В целом можно отметить, что история пресноводной гидробиологии получила крайне скудное освещение в работах как гидробиологов и лимнологов, так и профессиональных историков науки, в нашей стране и за рубежом. Особенно большой пробел представляют российские и советские работы первой половины XX века. Нужно понимать, что работы наших ученых привлекали внимание специалистов, прежде всего, в СССР и России. Это особенно верно для периода так называемого изоляционизма 1930–1950-х гг., обусловленного политическими причинами. Вместе с тем, именно анализ «наших» работ 1930–1940-х гг. исключительно интересен с позиции оценки влияния идеологии на науку. Интересно, что в нашей стране, в отличие от общемировой практики, историей экологии и гидробиологии профессиональные историки и философы науки практически не занимались. Даже столь редкое обсуждение методологических вопросов (соотношение холизма и редукционизма, роль органицистских взглядов) выполнено не философом, а биологом (Гиляров, 1988, 1992; Ghilarov, 1992, 2001).

Существенным обстоятельством является то, что во всей историко-научной литературе, как в России, так и в мире в целом, никто из авторов не взялся за анализ того, как гидробиология совершила переход к идее целостности водоема. Никто не ответил на вопрос — каким образом и почему произошел крупный скачок от фаунистических и флористических описаний, количественного учета, прикладных рыбохозяйственных исследований, отдельных экспериментов по влиянию физико-химических факторов, господствовавших в первой четверти XX века, к изучению круговорота веществ в водоеме. Отдельные попытки, предпринятые, например, в связи с анализом работ Э. Берджа (Frey, 1963), выглядят как частные случаи и картины не меняют.

Глава 2. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРЕСНОВОДНОГО ПЛАНКТОНА И БЕНТОСА В ПЕРВОЙ ЧЕТВЕРТИ XX ВЕКА

1. Планктон и формирование представления о водоеме как индивидууме

Со времени основополагающей работы В. Гензена 1887 г., в которой был впервые введен термин «планктон», эта группа организмов стала считаться основным пищевым объектом рыбы (Лебединцев, Кизерицкий, 1905; Самсонов, 1913).

Интересно, что даже обыденное сознание крестьян и рыбаков отождествляло явления в жизни планктонных организмов и количество рыбы. Так, участник Псковской научно-промысловой экспедиции Н.А. Самсонов (1913) приводит такой эпизод: «В разговоре с одним из них (*рыбаков — А.Р.),* на мой вопрос: «почему нынешнее лето было мало рыбы?» — рыбак отвечал: «вода цвела плохо»» (с. 14). Характерны названия работ того времени: например, статья И.Н. Арнольда «О летнем и зимнем составе планктона некоторых водоемов Валдайской возвышенности в связи с вопросом о питании рыб» (1900). А.С. Скориков (1904) писал: «Богато ли, или бедно планктоном оз. Пестово? — вот первый вопрос, который должен быть поставлен прежде всего каждым, исследующим продуктивность водоема. С этого начинается первое знакомство с озером…» (с. 47). В.А. Кевдин (1915), рассуждая об экономических аспектах рыбного хозяйства, прямо писал о соответствии количества планктона и рыб: «Планктон вод, то есть общее суммарное содержание возможной рыбной пищи, дает возможность существовать некоторому определенному количеству рыбы» (с. 112).

В то же время многие ученые и деятели рыбного хозяйства были не склонны переоценивать значение планктона в питании рыб. Они хорошо понимали, что связь между рыбой и ее пищевыми объектами имеет сложный характер. По мнению А.А. Лебединцева (1913), количество и качество планктона играет роль как бы этапа в «обмене веществ» в водоеме при питании хищных рыб, поедающих себе подобных. По И.Н. Арнольду (1905): «планктон представляет, в сущности, только одно из звеньев общей цепи факторов, составляющих в своей совокупности одно, стройное целое» (с. 440). В то же время: «Планктон тем и интересен, что он является одним из первых наиболее осязаемых и сравнительно легко дающихся в руки наблюдателя этапов органической жизни водоема…» (там же, с. 440–441).

Гораздо большее, не связанное непосредственно с рыбохозяйственными задачами, значение увидел в планктонных исследованиях известный исследователь водоемов начала XX века, ученик Н.Ю. Зографа, Н.В. Воронков (1913), который писал: «Изучение планктона особенно интересно потому, что сравнительно легко учесть физиологические отношения входящих в его состав организмов и окружающей их среды. Мы всегда можем подвергнуть анализу естественные воды или

воды аквариума, в котором находятся исследуемые планктонные организмы. Таким образом нами определяются вещества, необходимые для этих форм, вещества, поглощаемые ими в известный период времени из окружающей среды, и вещества, в эту среду выделяемую. Исследования такого рода не требуют при этом сложных специальных приспособлений, какие необходимы для опытов по физиологии наземных организмов. Кроме того, здесь мы можем иметь дело с физиологическими явлениями не у одной особи, а сразу у целого громадного комплекса их, можем определять влияние этого комплекса на окружающую среду, с одной стороны, и зависимость его от этой среды, с другой» (с. IV). В этих словах Воронкова заложен очень важный смысл с позиции продукционных воззрений. Во-первых, физиологическим функциям планктона придается первостепенное значение. Во-вторых, признается взаимное влияние планктона и водной среды благодаря этим функциям. В-третьих, неявно подразумевается целостность планктона. По сути дела, монография Воронкова «Планктон пресных вод» (1913) является одной из первых сводок общелимнологического характера. Планктон оказался той группой организмов, при изучении которого ученые, даже решавшие сугубо прикладные вопросы, пришли к выводу о единстве биологических и физико-химических процессов в водоеме, что хорошо видно по сводке Воронкова. Анализ некоторых этих аспектов будет проведен ниже.

При исследовании планктона, в частности, ставилась задача установить отличие в составе прибрежного и пелагического планктона (Арнольд, 1905). С этим аспектом также связан вопрос о характере распределения планктонных организмов, как горизонтального, так и вертикального.

Пелагический планктон считался более изученным, тогда как прибрежным формам внимания практически не уделялось. Н.А. Самсонов (1908) провел количественное исследование соотношения прибрежных и пелагических форм планктона в одном из озер Лифляндии. Он установил, что весна и лето характеризуются сильным преобладанием береговых форм, осень и зима дают обратную картину. По мнению автора, это находится в связи с развитием береговых зарослей макрофитов, которые создают благоприятные условия для жизни определенных групп планктонных организмов. Н.В. Воронков (1913) отмечает, что, исходя из данных, полученных на разных водоемах, прибрежная зона обычно более богата планктоном, нежели открытая вода. Соответственно береговая зона водоема имеет особое значение для планктона, поскольку именно в ней организмы могут переживать неблагоприятные условия. Данное обстоятельство является одной из причин того, что водоемы «с широкой береговой полосой обладают гораздо более высокой производительностью, чем те, у которых эта полоса узка» (там же, с. 162). По А.С. Скорикову (1909) среди организмов планктона следует различать «постоянно-планктонные» и «случайно-планктонные» формы. Последним, по его мнению, не уделяется должного внимания в исследованиях. В то же время как раз количество и состав случайно-планктонных форм позволяют выделять в водоеме различные районы.

Что касается вертикального распределения планктона, то исследователям в этот период хорошо была известна закономерность, состоящая в сильной концентрации планктона (главным образом, растительного) в поверхностных и приповерхностных слоях воды, создании им так называемого «питательного слоя» (по Н.В. Во-

ронкову), в котором происходит образование и накопление органического вещества. А.С. Скориков (1909) писал: «В наших широтах обычно верхние несколько метров озерной воды населены наиболее густо, а в подлежащих слоях планктонная жизнь падает в определенной последовательности» (с. 69). Этот же автор указывает и на разницу в зоне открытой воды и у берегов: «У берега же, где более сильное нагревание, пока оно не превышает известного optimum'а, вызывает более интенсивное развитие жизни, а слой воды естественно менее мощен» (там же). В качестве основных факторов, обусловливающих неравномерность вертикального распределения планктона, Скориков называет температуру и освещенность.

В вопросе вертикальной неоднородности планктона неизбежно столкновение со всей совокупностью физико-химических условий в водоеме. Одним из главнейших факторов, с которыми связаны все остальные, является глубина водоема. Глубина рассматривалась уже в то время как важнейший параметр водоема, определяющий его продуктивность, о которой судили по количеству планктона. По наблюдениям многих авторов, как правило, глубокие водоемы содержат меньшее количество планктона, нежели мелководные. Так, Н.А. Самсонов (1913) приводит весьма эмоциональную фразу: «… при очень незначительной глубине наш водоем, можно сказать, насыщен планктонными организмами. Какое обилие корма! Какие дивные пастбища для рыб! — лучшие во всей России. Какое громадное количество рыб может вскормить и взрастить наше озеро!» (с. 18).

С глубиной естественным образом связаны температурная стратификация водоема и прозрачность его воды. По А.С. Скорикову (1904) в соответствии с неравномерным распределением температуры по слоям воды, неравномерно распределяется и планктон. Он обратил внимание на взаимосвязь глубины озера и распределение температуры в нем: «В этом влиянии глубины озера на распределение температуры в нем, нам кажется, мы должны видеть важный фактор, влияющий на производительность озерного планктона. В нем, быть может, заключается корень, приводящий к разделению озер на два типа на основании количества производимого ими планктона» (Скориков, 1904, с. 57). Прозрачность воды озера рассматривается как наиважнейший показатель, позволяющий косвенно судить о содержании планктона в воде: «Завися в сильной степени от количества взвешенного в воде планктона, прозрачность служит некоторым показателем населенности озера планктонными организмами. Нужно иметь только в виду, что не одной этой причиной обусловливается прозрачность озера…» (там же, с. 50). Скориков указывает на то, что на прозрачность влияет как свойства самой воды, так и количество взвешенных в ней минеральных веществ. С уменьшением глубины эти влияния усиливаются: «Вот почему нельзя всегда ожидать строгого соотношения между наблюдаемой в озере прозрачностью и количеством планктона в нем, но в глубоких альпийских озерах эти две величины находятся почти в математической «обратной» пропорциональности» (там же). По А.А. Лебединцеву (1913): «По прозрачности можно также судить приблизительно о богатстве озера планктоном или о богатстве его кормом» (с. 18).

Н.В. Воронков (1913) обращает внимание на то, что распределение по глубине растительных и животных компонентов планктона отличается. А именно водоросли в большей степени приурочены к поверхностному слою как наиболее освещенному. По этой причине растительные организмы резко преобладают над

животными в поверхностных слоях воды. Он приводит замечательное наблюдение: «Поэтому летом даже на первый взгляд легко отличить пробу поверхностного планктона от глубинной. Первая обычно имеет желтую или синеватую окраску (смотря по тому, какой растительный организм преобладает), глубинный же планктон такой окраски лишен и состоит главным образом из большего или меньшего количества Copepoda» (Воронков, 1913, с. 207). По наблюдениям Воронкова, животный компонент планктона в наибольшей степени связан с изменениями температуры, тогда как растительный — с освещением. Он подчеркивает: «Соответственно распределению водорослей озеро может быть разделено на две зоны — поверхностную, где благодаря жизнедеятельности водорослей преобладают процессы образования органического вещества (зона фотосинтеза), и более глубокую, где на первый план выступают процессы органического распада (зона разложения)» (там же, с. 161).

Углубляя вопрос взаимосвязи планктона и температуры, А.С. Скориков (1904) говорит о том, что не всегда повышение температуры приводит к увеличению количества планктона: «По-видимому, существует некоторый температурный оптимум, выше которого для жизни известной части планктона наступают неблагоприятные условия. Несмотря на это, но принимая сказанное во внимание, мы не можем отрицать того факта, что в озерах с более высокой температурой, вообще говоря, наблюдается и более обильная производительность планктона» (с. 58). Кроме того, чем мельче озеро, тем позднее наступает максимум в развитии планктона. Скориков приходит к важному выводу о том, что жизнедеятельность ряда форм прибрежного планктона протекает более интенсивно, нежели в открытой воде в глубоких местах озера.

Однако наряду с глубиной на количественное развитие планктона накладывают отпечаток и общие климатические условия местности. В силу этого, по мнению Скорикова, наши озера, даже отличающиеся по глубине, будут более сходны между собой по количеству планктона, нежели одинаковые по глубине, но расположенные на разных территориях. Так, автор сравнивает новгородские озера и озера Германии («германские озера»). Разность климатических условий дает ему повод говорить о том, что в России нужно проводить собственные исследования озер разных типов, нельзя в этом отношении жить «чужим умом»: «…оригинальность нашей природы лишает нас возможности на сей раз жить на счет западноевропейского знания» (Скориков, 1904, с. 61).

Идея двух типов водоемов (богатых и бедных планктоном), выделяемых на основании показателей глубины и прозрачности, нашла глубокое биологическое выражение в работе Н.А. Самсонова (1908). Наряду с этими параметрами Самсонов рассматривает наличие/отсутствие в каждом из двух типов определенных групп организмов. Так, в богатых планктоном озерах при их низкой прозрачности и малой глубине хроококковые водоросли многочисленны, рачок *Chydorus* присутствует в составе планктона, водоросль *Dinobryon* отсутствует или редка. В бедных по планктону озерах характеристики диаметрально противоположные. Эти водоемы характеризуются высокой прозрачностью и большой глубиной, хроококковые водоросли редки, динобрион отсутствует или редок, рачок *Chydorus* присутствует только в литоральной зоне или вообще его нет. Также как и Скориков, Самсонов обращает внимание на то, что на основании физических признаков озеро может быть отнесено к богатому или бедному типу, а по результатам количественного учета планкто-

на этому типу не соответствовать. На основании сравнительного анализа озер разных стран Самсонов (1908) приходит к выводу об общей низкой продуктивности наших озер сравнительно с западно-европейскими: «…русские озера вообще, повидимому, беднее германских и следовательно их продуктивность должны определять иным уменьшенным русским масштабом» (с. 87).

Сезонные колебания количества и состава планктона также были предметом исследования гидробиологов. В этом отношении много сделано тем же Самсоновым, который, в частности, занимался периодичностью «цветения» воды. При изучении озера Шпанкау в Лифляндии он отмечал, что наиболее резкие количественные колебания дает фитопланктон, который особенно чувствителен к условиям среды (Самсонов, 1908). Такой же вывод был им сделан при изучении Псковского озера: «…объем планктона особенно в теплое время года зависит преимущественно от фитопланктона, этот же последний — величина очень капризная: развитие той или другой водоросли может сразу сильно увеличить его объем, так как развиваются они в огромном количестве; но время такого расцвета для многих водорослей очень коротко; проходит неделя, другая, водоросль падает до прежнего своего количества, и поднятый ее развитием объем тоже уменьшается» (Самсонов, 1913, с. 11). И далее: «Гораздо большей устойчивостью в этом отношении отличается животный планктон; в истории развития его представителей нет таких резких скачков; за исключением некоторых отдельных случаев, его нарастание, равно как и вымирание, идет более постепенно» (там же, с. 11–12). Отсюда Самсонов приходит к объяснению того, почему «цветение» воды водорослями идет во времени растянуто и может быть неодинаковым по интенсивности. Все дело в разных видах водорослей: каждый из них может дать резкую вспышку развития, после ее угасания новая вспышка приходится уже на другой вид.

В сезонной жизни водоемов в основном гидробиологи часто отмечали скудость зимней фауны и флоры планктона и расцвет их в летний период. По данным того же Самсонова, в конце лета превышение количества планктона над мартом составляет 50 раз. Этот автор со свойственной ему эмоциональностью, пользуясь аналогией продуктивности водоемов и плодородия почвы, отмечает по поводу летнего развития планктона: «Такой урожайности мог бы позавидовать каждый земледелец» (Самсонов, 1913, с. 13). Н.В. Воронков (1913) обращал внимание на разницу в реакции растительных и животных форм на сезонные изменения: максимум развития растительных форм приходится на лето, зимой же растения исчезают, и преимущество в планктоне остается за животными. В то же самое время возможен и зимний фотосинтез. Так, о фотосинтезе водоросли мелозиры зимой пишет А.А. Лебединцев (1913). Кроме того, по наблюдениям Н.А. Самсонова (1913), именно середина весны, а не зима, на Псковском водоеме характеризовалась минимумом планктона. Ученые обращали внимание на разницу между количеством видов и количеством индивидуумов: «… при взгляде на характер зимней фауны описываемых озер, бросается в глаза сравнительное обилие индивидуумов в ущерб разнообразию видов — явление, как известно, присущее всем водоемам вообще сравнительно малой производительности в зависимости от неблагоприятных внешних условий» (Арнольд, 1900, с. 12).

Несомненно, что качественные и количественные исследования планктона в 1900–1910-е гг. способствовали формированию представления о водоеме как опре-

деленном единстве. Например, по А.С. Скорикову (1909): «Контингент планктонных обитателей определяется наиболее общими, господствующими, биологическими условиями данного водоема, которые в их сумме мы называем «биологическим потенциалом» водоема» (с. 33).

Поскольку в каждом водоеме действует столь много различных факторов, то это дает возможность едва ли не каждое озеро рассматривать как уникальный объект со сложным сочетанием условий в нем: «Надо помнить, что каждый водоем как целое представляет собой самостоятельный индивидуум. Конечно, в биологии всех озер имеются сходные черты, определяющие тип озера вообще, но в то же время от всей совокупности физико-химических условий зависят определенные индивидуальные черты водоема, в разных озерах очень различные. В связи с этим и цикл жизни отдельных организмов идет различным путем, а общая сумма жизни в свою очередь отражается на физико-химических условиях» (Воронков, 1921, с. 5). В этом высказывании отчетливо проявляется указание на взаимную связь биологических и физико-химических особенностей водных объектов.

Представление о водоеме как индивидууме нередко приводило гидробиологов к обращению к организмоцентристским аналогиям: «Так как процессы поглощения одних газов и образования других совершаются непрерывно, то мы имеем право говорить о «газовом обмене» водоема» (Воронков, 1913, с. 152).

Характерно также отметить, что исследователями отчетливо проводилась аналогия между продуктивностью водоема и плодородием почвы. Здесь стоит отдельно упомянуть высказывание Н.А. Самсонова (1913, с. 18): «Когда мы видим тучную землю, дающую плохой урожай — мы обвиняем пахаря. Когда нам будут жаловаться на безрыбье, мы знаем теперь <…> что само озеро в этом неповинно, что оно приготовило пышную трапезу и готово кормить какое угодно количество рыбы. Только бы рыбе дали возможность свободно проходить в эту столовую… Только бы не губили ее…». Кроме того, некоторые авторы проводили и количественные сопоставления производительности водоемов и сельскохозяйственных угодий — традиция, начало которой положил В. Гензен (см., например Сомов, 1920).

В качестве существенной особенности планктонных исследований начала XX века можно назвать повышенное внимание к глубине водоема. Глубина рассматривалась как важнейший фактор, от которого зависит степень проникновения и распространения световой и тепловой энергии в водоем. С глубиной тесным образом связан уровень развития прибрежной растительности. Все это вместе определяет качественное и количественное развитие планктона и разделение водоемов на два типа — мелкие и глубокие (впрочем, специалисты не указывали пограничное значение глубины для водоемов разных типов).

2. Количественные исследования бентоса в 1910–1920-е гг.

Переход гидробиологов и специалистов рыбного хозяйства к изучению бентоса мог быть осуществлен только после разработки количественного метода учета этой экологической группы. В 1911 г. одновременно Дж. Петерсеном (J. Petersen) в Да-

нии и С. Экманом (S. Ekman) в Швеции были разработаны и предложены два дночерпателя соответственно для морских и пресных вод (Бродский, 1934; Eggleton, 1939). В 1912 г. облегченным вариантом дночерпателя Петерсена, который они сконструировали, пользовались Ф.Ф. Каврайский и Ф.Е. Классен в дельте Волги (Каврайский, Классен, 1913), однако работали им мало и не привели данных учета бентоса (Чугунов, 1923). В 1913 г. на шведских озерах с дночерпателем Экмана работал Н. Розен (N. Rosen) (Верещагин, 1916). Летом 1915 г. количественные исследования бентоса были проведены в ходе работы Витебской озерной экспедиции (Верещагин, 1916; Боруцкий, 1952). Участники экспедиции не располагали прибором Экмана, а пользовались драгировкой и промывали образцы ила через особые металлические сита.

Наиболее известной отечественной работой, в которой приводятся результаты количественных исследований бентоса с целью определения продуктивности водоемов и их участков, безусловно, является статья Н.Л. Чугунова (1923), работавшего в дельте Волги, начиная с 1916 г. Чугунов предлагал пользоваться показателем сухого веса организмов как универсальным для сравнения продуктивности участков водоемов. Он полагал, что сухой вес хорошо отражает продуктивность, поскольку не зависит от химического состава организмов. Чугунов также предложил сопоставлять организмы по степени их питательности для рыб и разработал соответствующие таблицы. Так, по его расчетам, например, одна весовая часть олигохет по питательности соответствует нескольким весовым частям гастропод. Правда, Чугунов не дает пояснений, на основании каких данных он пришел к подобным сопоставлениям. Чугунов также предложил различать полезных (кормовых) организмов и бесполезных (хищников).

В целом стоит отметить, что работы по количественному исследованию бентоса в 1920-е гг. были не так многочисленны, как планктонные исследования 1900–1910-х гг. и носили преимущественно рыбохозяйственный характер. В теоретическом отношении изучение бентоса было связано с установлением границ биоценозов, а также с анализом зависимости распределения и обилия организмов от характера субстрата и глубины. Наибольший вклад в продукционные исследования пресноводного бентоса внесли Б.С. Грезе, Н.К. Дексбах, П.Ф. Домрачев, В.И. Жадин, П.Л. Пирожников, А.А. Черновский, Н.Л. Чугунов.

Гидробиологов долгое время занимал методический вопрос о разнице между сырым и сухим весом бентоса. Если Чугунов предлагал пользоваться сухим весом, то Л.В. Арнольди (1929) и Н.К. Дексбах (1925) считали удобным выражать продуктивность в сыром весе на единицу площади, что, по мнению Дексбаха, наиболее подходит для работы в полевой обстановке в силу быстроты непосредственного взвешивания.

Особым вниманием пользовалось соотношение биомассы рыб (F) и кормового зообентоса (B): в 1922 г. шведский ученый Г. Альм (G. Alm) предложил известный F/B-коэффициент (Бродский, 1934; Карзинкин, 1952). Именно бентос в работах 1920-х гг. отчетливо связывался с рыбопродукцией, поскольку его считали (как ранее планктон) основным пищевым объектом рыб. Так, Б.С. Грезе (1930), исследовавший озеро Неро, писал: «По современным воззрениям количество рыбопродукции замкнутого водоема в большинстве случаев определяется кормовыми ресурса-

ми дна, иначе говоря, зависит от степени развития «бентоса» — того сообщества животных организмов, которое приурочено к озерному дну. Между развитием придонного населения — бентоса и рыбным населением существует прямая пропорциональность, поэтому детальное исследование бентоса с применением количественной методики ставится в основу всех работ по рыбохозяйственной таксации озерных угодий. Эта задача и поставлена была мной по отношению к озеру Неро…» (с. 3). Грезе приводит пример: «Лещ, в лице своих старших возрастных групп, являющийся исключительным потребителем бентоса открытой части озера, не имеющим почти конкурентов — будет конечным продуктом в круговороте питательных веществ в водоеме; количество леща должно определяться количеством пищи, в первую очередь тех же хирономид» (там же, с. 18). Л.В. Арнольди (1929) произвел расчет числа особей форели, которая может питаться имеющимся количеством бентоса, исходя из ее суточного рациона.

Однако исследователи отчетливо понимали, что не всякий бентос может быть использован рыбами. Так, П.Ф. Домрачев (1927) выделил три основные группы бентоса: продуктивный, малопродуктивный, и непродуктивный. Интересно, что третью группу автор называет еще и «бесполезным». По Домрачеву к продуктивному бентосу относятся те организмы, которые в силу своих очень небольших размеров могут быть непосредственно использованы в пищу рыбами. Это черви, личинки насекомых, ракообразные и мелкие моллюски. Малопродуктивный бентос представлен моллюсками средних размеров (2–3 см), которые лишь при случае используются крупными рыбами. Крупные же двустворчатые и брюхоногие моллюски из-за своих размеров и наличия прочной раковины рыбами практически не используются. Б.С. Грезе (1930) полагал, что разделение бентоса, предложенное Домрачевым, полезно с рыбохозяйственной точки зрения: «…хотя бентос и характеризует собой производительные силы водоема, однако качество продукции будет основным моментом в хозяйственной оценке угодья» (с. 8).

Также П.Ф. Домрачев предостерегал от переоценки значения бентоса как основного кормового объекта. Он подчеркивал, что рыбы питаются как бентосом, так и планктоном. Более того, гидробиологи предполагали, что связь между бентосом и рыбой может быть опосредованной. По Б.С. Грезе (1930) планктонные организмы через поток детрита обусловливают пищевые условия зообентоса: «Далее довольно значительная минерализация воды озера, способствующая продолжительному и пышному развитию фитопланктона, имеет своим косвенным следствием постоянное обогащение ила свежим материалом в виде планктоногенного детрита, создающего хорошие условия для питания зообентоса…» (с. 10).

В качестве одного из основных факторов количественного развития бентоса исследователи часто рассматривали характер субстрата. Так, В.И. Жадин (1925) изучал количественное распределение бентоса в реке по различным стациям. Стации выделялись им в зависимости от характера грунта и гидрологических особенностей участков реки или водоема, связанного с рекой. В реке Оке Жадин выделяет серединную и прибрежную зоны. В серединной зоне он рассматривает стации быстрого течения (отдельно с песчано-каменистым дном и с песчаным дном) и стацию замедленного течения с песчано-иловым дном. В составе прибрежной зоны им выделяются стации: прибрежья с косами; илистого дна; серой глины. По данным Жадина, продук-

ция прибрежья значительно превышает продукцию серединной зоны. В прибрежной зоне наиболее богата бентосом стация серой глины. В середине реки лидируют стации с песчано-иловатым дном и песчано-каменистым дном. Наименьшая продуктивность приходится на область песчаных перекатов. По А.А. Черновскому (1931) максимум количества экземпляров и биомассы бентоса олигохет (одной из преобладающей групп в составе зообентоса) в карельском озере Тямбозеро приходился на участки с илистым грунтом, тогда как на песчанистом и песчаном грунте величины этих показателей были не столь велики. Согласно П.Ф. Домрачеву (1927): «…в более глубоких местах озера с илистым грунтом число Chironomidae вообще и, в частности, количество крупных личинок постоянно возрастало и, наоборот, уменьшалось на более мелких местах и песчаном грунте» (с. 124).

П.Л. Пирожников (1929), проведший комплексное монографическое исследование озера Сартлан, осуществил анализ донных биоценозов, выделенных им на основе характера грунта: биоценоз гниющего ила, биоценоз скоплений водорослей, биоценоз зарослей тростника, биоценоз тростниковых остатков, биоценоз обнаженного песчаного грунта, биоценоз песка, покрытого водорослями, биоценоз песчано-илисто-глинистого грунта, биоценоз серой пластичной глины, и многие другие. Он обнаружил, что средний вес организмов зависит от биотопа, причем в наибольшей степени — от характера грунта: максимальный средний вес донных организмов наблюдается на тростниковых остатках и в зарослях рдеста, а наименьший — на глине. Между ними располагаются (в порядке возрастания среднего веса): черный ил и песок; песок с илом и гиттией[2]. Подходя к оценке продуктивности дна озера, Пирожников определяет продуктивность отдельных биоценозов и затем суммирует ее с учетом занимаемой каждым биоценозом площади. Он устанавливает очень высокую амплитуду продуктивности разных участков озера, равную 130 кг/га. Минимум наблюдается на «практически бесплодной» глине телесного цвета, а максимум представлен «высоко-кормным биотопом» песка с илом. На основе сопоставления продуктивности различных участков дна Сартлана, Пирожников выделяет область со средней (115,7 кг/га) и область с низкой (15,55 кг/га) продуктивностью. В области со средней продуктивностью оказываются все донные биотопы, кроме песка и глины телесного цвета, а в области с низкой продуктивностью — песок (первая область составляет 60% площади дна, а вторая — 35%).

В качестве другого фактора, обусловливающего колебания биомассы бентоса, исследователи называли температуру воздуха и воды.

Б.С. Грезе (1930) принадлежит исключительно подробный анализ колебаний биомассы бентоса по годам и сезонам. Им сделан вывод, что наиболее высокий прирост продукции происходит в летние месяцы, достигая максимума сырого веса в осенние месяцы. Осуществляется это, главным образом, за счет роста личинок хирономид. В отношении межгодовой динамики Грезе обращает внимание на воздействие температуры. Он объясняет минимум биомассы в один год наблюдений (1928) «ненормально низкой» температурой. Это влияние температуры на личинок автор объясняет двояким образом. Во-первых, оно может быть косвенным: «…если предположить, что низкая температура лета 1928 г. подавляла развитие планкто-

[2] Гиттия — разновидность иловых донных отложений.

на в озере (а планктон в нем — растительный), вызывая тем самым обеднение дна свежим планктоногенным детритом; благодаря этому ухудшились кормовые свойства дна для личинок хирономид, и последние сильно снизились в своей численности» (Грезе, 1930, с. 19). Во-вторых, низкая температура воздуха может негативно влиять на имаго хирономид: «Можно полагать, что низкая температура воздуха уменьшает количество созревающих у самок яиц, препятствует лету, спариванию и кладке; следствием этого и будет уменьшение числа личинок и падение продуктивности бентоса в озере» (там же, с. 20). В целом, говоря о факторах, воздействующих на продуктивность дна озера Неро, Грезе подчеркивает: «…картина резкой убыли личинок и тем самым понижение общей продуктивности летом 1928 г. явилась, по всей вероятности, сложным результатом воздействия многих из перечисленных мной условий, как в самом водоеме, так и вне его…» (там же). Грезе также сообщает, что резкие колебания массы бентоса по годам вообще характерны для озер, где в составе этой группы организмов преобладают личинки хирономид: «Последнее обстоятельство таким образом будет в неблагоприятные годы играть роль фактора-минимума, неизбежно ограничивающего рыбопродукцию» (там же, с. 23).

К выводам Грезе близки наблюдения А.А. Черновского. На примере карельского озера Тямбозера он отмечает, что летом биомасса бентоса уменьшается вдвое по сравнению с весной, а осенью она возрастает до значений, превышающих весенние величины. Автор полагает, что «это было вызвано очень теплым летом» (Черновский, 1931, с. 56).

Весьма интересны попытки исследователей связать уровень количественного развития бентоса с типом озера по уровню трофии (согласно классификации, предложенной в 1920-е гг. Э. Науманном (см., например, Науманн, 1927; Дексбах, 1928; Naumann, 1929)), а также проводимый ими сравнительный анализ разных озер друг с другом по количеству бентоса. При переходе к типам озер, сравнительному анализу водоемов, ученые ставили также многие теоретические вопросы продуктивности.

При изучении группы Валдайских озер, Б.С. Грезе (1933) установил, что количество бентоса «в общем находится в положительной корреляции с минеральным режимом озер; водоемы низкой трофичности и сильно гумифицированные — наиболее бедны бентосом и наоборот» (с. 117). Этот вывод сделан им на основе количественного изучения бентоса в озерах четырех групп, выделенных на основе минерального состава воды, цвета воды, и ее окисляемости. В первой группе величина pH наиболее высока — реакция среды здесь щелочная, содержание солей выше, вода почти бесцветна, характеризуется незначительной окисляемостью. В четвертой группе водоем приобретает черты дистрофного: характеризуется кислой реакцией среды, темноокрашенной водой, слабой минерализацией, высокой окисляемостью. Соответственно во второй и третьей группах осуществляется постепенный переход показателей химического состава и одновременно снижение уровня трофии (в смысле Э. Науманна). Первую группу можно квалифицировать как эвтрофную, вторая — мезотрофная, третья — дистрофированная в той или иной степени, четвертая включает полностью дистрофные водоемы. Примечательно, что озера разных групп по наблюдениям Грезе отличаются и по глубине: наиболее глубокие озера более трофны, нежели мелководные. Для каждой группы Грезе приводит предельные величины биомассы бентоса (сырой вес). Он выяснил, что соотно-

шение массы бентоса для трех первых групп (четвертая группа не учитывалась) составляет 4:2:1, а соотношение уловов рыб в озерах разных групп составляет 3,5:2:1. По Грезе (1933): «Близкий параллелизм рядов продуктивности по рыбе и бентосу бросается в глаза, и выражает собой очевидную закономерность» (с. 126).

Н.К. Дексбах на основании сравнительного анализа биомассы бентоса в различных озерах (по собственным и литературным данным) выявил, что водоемы разного уровня трофии отличаются по этому показателю на порядки. Так, согласно Дексбаху (1925): «…в озерах эвтрофного типа имеем очень высокую продуктивность, которая выражается иногда сотнями килограмм на гектар, в озерах олиго- и дистрофных мы имеем очень небольшую продуктивность, сплошь и рядом выражаемую даже однозначными цифрами» (с. 37).

Несмотря на такую попытку провести границу между разными типами озер по бентосу, авторы количественных исследований в рассматриваемый период в основном сопоставляли результаты своих учетов с данными по другим водоемам и делали вывод, что то или иное озеро средне-, низко-, или высокопродуктивное или даже о том, что озеро имеет «хорошую» или «плохую» продуктивность. В качестве примера можно привести слова А.А. Черновского (1931): «Сравнивая биомассу дна Тямбозера с биомассой дна евтрофных водоемов Финляндии, обследованных Valle (1927–28 гг.), от 6 до 69,7 кг/га — мы должны отнести Тямбозеро к озерам с хорошей продуктивностью» (с. 56).

Б.С. Грезе (1933) обсуждает возможность пользоваться коэффициентом Альма для разных озер. Он полагает, что если для озер лещевого типа, где преобладают бентосоядные рыбы, им пользоваться можно, то «вопрос в корне меняется при подходе к тем мезотрофным и эвтрофным озерам (большинство наших водоемов I и II групп), где в составе рыбного населения много потребителей планктона; здесь, очевидно, придется искать еще свой особый коэффициент…» (Грезе, 1933, с. 128).

П.Л. Пирожников (1929) ставит два важных вопроса в связи с изучением продуктивности. Во-первых, он предлагает различать продуктивность и кормность водоема. Если под продуктивностью автор понимает количество и массу организмов на единицу площади, то под кормностью — количество кормовых организмов, причем с точки зрения использования их рыбами в пищу. В последнем случае учитывается не только спектр питания рыб, но и их темп роста. Кроме того, с помощью коэффициента Альма учитывается степень использования рыбами донных организмов. Во-вторых, Пирожников вслед за другими авторами (в особенности, Н.К. Дексбахом) рассматривает вопрос о разном уровне продуктивности планктона и бентоса в одном водоеме, «дисгармонии воды и дна». В этих двух аспектах Пирожников проявляет подход к водоему с точки зрения всей совокупности связей в нем: «в нижеследующих строках мы попытаемся сопоставить продуктивность дна и воды Сартлана, питание промысловых рыб, обитающих в нем, и их темп роста. Рассмотрение каждого из этих явлений порознь, вне взаимной связи, как мне кажется, не может быть полезным с рыбохозяйственной стороны. Если продуктивность водоема зависит от физико-химического режима его и является производной 1-го порядка, то темп роста обитающей в водоеме рыбы, при оптимальном для рыбы гидрологическом режиме, зависит от продуктивности и является производной 2-го порядка» (Пирожников, 1929, с. 73). В результате автор приходит к следующим выводам.

В сравнении с другими озерами (сравнение проведено с озерами Чаны и Ильмень) озеро Сартлан обладает наименьшей продуктивностью дна, наибольшей рыбной продукцией на гектар, наиболее совершенной используемостью кормовых запасов, и хорошим (быстрым) темпом роста плотвы. Далее Пирожников раскрывает причину такого несоответствия между продуктивностью дна и рыбной продуктивностью. Интенсивный рост рыбы в Сартлане обусловлен более высоким уровнем использования ею пищевых ресурсов в данном озере. Отсюда даже при небольшой донной продуктивности рыба здесь получает относительно больше корма, чем в других озерах, поэтому растет быстрее, и рыбная продуктивность оказывается высокой.

Вопрос несоответствия продуктивности водной толщи и дна озера детально анализируется Н.К. Дексбахом. Правда, он в шкалу трофности включает вслед за Э. Науманном не биомассы планктона и бентоса, а физико-химические показатели воды и грунта. Он различает гомотрофные и гетеротрофные водоемы. Согласно Дексбаху (1925): «…в первом случае и вода, и дно будут одной степени трофичности, во втором вода и дно имеют разую степень трофичности» (с. 27). В другой работе (Дексбах, 1926) относительно количественного развития планктона и бентоса автор уточняет: «В олиготрофных водоемах незначительная продукция планктона может иногда случайно сопровождаться богатой донной фауной… Для эвтрофных водоемов, насколько мне известно, подобные случаи дисгармонии не указывались еще» (с. 29). Вообще подобный «дисбаланс» воды и дна, по мнению Дексбаха, может наблюдаться для водоемов, переходящих из одной стадии в другую. По П.Л. Пирожникову (1929) причина дисгармонии продуктивности планктона и бентоса в одном водоеме состоит в комбинации нескольких факторов. А именно необходимо учесть питательную ценность ила и содержание кислорода в глубине водной толщи. Так, при высоком уровне количественного развития планктона небольшое содержание кислорода в воде ограничивает развитие бентоса.

Работы по количественному исследованию бентоса, разумеется, продолжались и в последующие десятилетия, ведутся они и сейчас. Однако исследования 1920-х гг. отличались от последующих тем, что в них были подняты многие важнейшие проблемы изучения продуктивности, а также развиты принципы понимания водоема в его целостности. В частности, все авторы признавали сложную систему взаимосвязей между планктоном, бентосом и рыбой. Некоторые исследователи наметили путь разделения теоретических и прикладных задач в изучении продуктивности. Это относится, например, к П.Л. Пирожникову, который предложил различать понятия «кормность» и «продуктивность». Комплексные исследования водоемов послужили основой для работ по их типологии. Отличительной чертой в исследованиях бентоса стал и учет характера грунта, а не только водной толщи, как это было в планктонных работах. При этом наблюдения свидетельствовали, что песчаный грунт дает наименьшую биомассу донных животных, тогда как наивысшая продуктивность характерна для заиленного субстрата.

В сущности, в работах 1920-х гг. наметилась дихотомия исследований продуктивности водоемов: «планктон – бентос» и «водная толща – грунт». Если исследователи планктона были в большей степени ориентированы на восприятие водоема в его целостности, то бентосо-ориентированные гидробиологи были более близки к изучению отдельных биоценозов. Для первых были важнее физико-химические характеристики водной толщи, а для вторых — характер субстрата на дне водоема.

Глава 3. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНИЗМА И СРЕДЫ КАК ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА

1. Истоки организмоцентризма в экологии и лимнологии

Организмоцентристский стиль мышления в биологии — один из вариантов холистического восприятия действительности. Использование этого стиля в научной работе предполагает уподобление какого-либо объекта организму, вплоть до прямого приписывания неживым системам свойств и особенностей живого. Это приписывание имеет целью не только поиск удобной модели (организм как наиболее знакомый и более понятный объект окружающего мира), но и определенные логические основания, вытекающие из природы изучаемого объекта (Шварц, 1970). Сложилось так, что наиболее яркое и плодотворное воплощение органицизм нашел именно в гидробиологии. Он раскрылся здесь в двух основных и тесно сплетенных ипостасях: с одной стороны, развитие водоема рассматривалось по аналогии с развитием организмов, с другой — предполагалось, что жизнедеятельность водоема складывается из жизнедеятельности отдельных организмов. Последний аспект немало способствовал широкому внедрению экспериментальных и физиологических методик в изучение взаимосвязи организмов друг с другом и со средой.

Существенно, что многие первые исследователи биологических процессов в водоемах и морях были по специальности физиологами (например, уже упомянутый В. Гензен). В 1908 г. А. Пюттер, изучая обмен организмов, предпринял попытку рассчитать количество пищевого материала, находящегося во взвешенном и растворенном состоянии в морской воде (Скадовский, 1914; Ерохин, 2009). Для этого ученый, в частности, ставил эксперименты по потреблению и выделению кислорода в склянках с образцами воды из Неаполитанского залива. Он пришел к выводу, что имеющейся взвеси недостаточно для питания организмов. Пюттер высказал предположение, что свои пищевые потребности гидробионты могут покрывать за счет осмотического поглощения растворенных органических веществ, выделяемых водорослями. Работы Пюттера, которые он продолжил и в 1920-е гг., могут служить первым примером попытки экспериментального и количественного обоснования динамики органических веществ в водоеме.

Однако наиболее плодотворным для гидробиологии оказалось пристальное внимание к газовому режиму водоемов. Один из признанных лидеров лимнологии начала XX века, глава висконсинской школы в США, Э. Бердж (Birge, 1907) говорил и писал о «дыхании озера» (термин lake respiration вынесен в заглавие цитируемой статьи; см. также Whipple, Parker, 1902) в связи с его кислородным режимом. Заняться этим вопросом его побудило изучение вертикального распределения зоопланктона. Бердж обнаружил, что на определенной глубине исчезает одна из форм рачков (Birge, Juday, 1911). Ее исчезновение он связал с отсутствием кислорода на этой глубине в водоеме.

Бердж рассматривал озеро как наиболее замечательный объект для нахождения сходства между живым и неживым (Birge, 1907). Бердж писал: «Озеро подобно ор-

ганизму имеет свое рождение, периоды роста, зрелости, старости, и смерть… Озеро является морфологически очень простым созданием, напоминающее скорее гигантскую амебу, нежели более высокоорганизованное существо. Возможно, было бы лучше сравнить озеро для целей настоящего исследования не с организмом в целом, но со специальной дыхательной субстанцией животных — кровью» (Birge, 1907, p. 223). Это сравнение помогает автору прийти к выводу, что поверхность абсорбции озера очень мала относительно его массы. Поэтому, как считает Бердж, озеро сильно уступает животному в возможности поглощения кислорода. В результате «…во многих озерах количество и характер жизни, которое озеро в состоянии поддержать, будет определяться скорее количеством содержащегося в нем кислорода, а не пищи, которое оно может производить» (там же, p. 230). Бердж приводит пример с озерной форелью, которая не может жить в водоеме, имеющем дефицит кислорода в придонных слоях воды. Автор подчеркивает, что необходимо особенное внимание уделять дыхательным условиям в озере, а не только его способности поддерживать тот или иной запас пищи. Бердж обращает внимание на значительный источник кислорода в озере, обусловленный фотосинтезом водорослей. По этой и по некоторым другим причинам, согласно Берджу, жизнь обильнее в больших и мелководных озерах. Таким образом, пользуясь организмоцентристской аналогией, Бердж пришел к идее решающего значения кислородного режима для жизни в озере. В тексте Берджа, хотя и неявно, подразумевается, что между развитием жизни в озере и его кислородными запасами существует определенное количественное соотношение. Однако интересно, что он не проводит никаких расчетов в подтверждение этого предположения.

В те же годы, когда Бердж в США сравнивал озеро и организм, в Российской Империи гидрохимик Арсений Арсеньевич Лебединцев предложил количественный подход к изучению газового режима и продуктивности водоема. Лебединцев был сотрудником рыбохозяйственного учреждения и в отличие от Берджа исходил из практических задач. Однако так же, как и его американский коллега, российский ученый пришел к выводу об основополагающем значении кислородного режима для жизни рыб и других гидробионтов в водоемах. Особенно существенны особенности кислородного режима для периода ледостава, который в условиях Северо-Запада Европейской России занимает заметную часть года (нередко до полугода). Явление заморов было довольно распространено и приносило немалый ущерб рыбному хозяйству. Лебединцев подчеркивал, что даже при значительных запасах корма в озере «кислородный баланс к концу зимы все же является решающим» (Лебединцев, Кизерицкий, 1905, с. 2) с точки зрения рыборазведения, «когда иссякание кислорода в озерах ведет за собой заморы либо всей рыбы, либо лишь некоторых ее пород» (там же). В то же время возможности пополнения запасов кислорода в водоеме невелики: «Единственным источником (если не считать репродуцирование кислорода водорослями под влиянием света из угольной кислоты в верхних слоях водоема) для пополнения в воде кислорода, расходуемого, как на дыхание животных, так и на процессы окисления органического мертвого вещества, является атмосфера, причем вода может производить пополнение запаса своего кислорода лишь в тот момент, когда она находится на поверхности водоема, или при смешении с водой, более богатой кислородом» (Лебединцев, 1904, с. 113).

Рассматривая газовый режим водоемов в нескольких своих статьях, Лебединцев постоянно употребляет такие словосочетания как «газовый обмен», «жизнедеятельность озера». Он пишет: «…весь процесс газового обмена представляет собой как бы процесс дыхания водоема» (Лебединцев, 1904, с. 113). Лебединцев уподобляет поверхность водоема «легким», куда притекает венозная (бедная кислородом вода), а оттекает артериальная (богатая кислородом вода) кровь. В процессе дыхания озера, как и дыхания организма, по Лебединцеву, наблюдаются и «патологические случаи». В этой связи он рассматривает условия появления сероводорода в водоемах и случаи минимума кислорода в них. Здесь Арсению Арсеньевичу, очевидно, помогал его опыт работы на Черном море, придонная зона которого как раз называется сероводородной, так как содержит высочайшие концентрации этого газа.

Лебединцев, по-видимому, впервые в мире осуществил расчет кислородного баланса конкретного водоема. Результаты этих расчетов нашли отражение в опубликованной им в 1908 г. небольшой работе. К сожалению, этот опыт прошел практически незамеченным. Работа Лебединцева будет подробно рассмотрена в следующей части главы. В заключение настоящего раздела я бы хотела остановиться на другом аспекте органицизма в экологии, связанном с идеей развития.

Безусловно, американский ботаник Ф. Клементс, разработавший представление об экологической сукцессии, внес заметный вклад в развертывание организмоцентристской аналогии в экологии. Клементс в 1916 г. писал: «Сукцессию следует рассматривать как процесс развития или как жизненную историю климаксной формации. Она является основой естественного процесса растительной жизни, который заканчивается взрослой, или конечной, формой этого сложного организма. Все стадии, предшествующие климаксу, являются стадиями роста. Они имеют такое же отношение к конечной устойчивой структуре организма, как и размножающееся растущее растение к взрослой особи. Более того, всякий раз, когда позволяют условия, взрослое растение повторяет свое развитие, воспроизводит самое себя; точно также поступает климаксная формация. Эту параллель мы можем продолжить значительно дальше. Цветущие растения могут повторить себя полностью, могут пройти начальное воспроизводство от исходной эмбриональной клетки, воспроизводство может быть вторичным или частичным, начинаясь от побега. Подобным образом климаксная формация может повторять одну из основных стадий роста в основной области или воспроизводить себя только в своих позднейших стадиях, как это происходит во вторичных регионах. Короче говоря, *процессы естественного развития по своей сути одинаковы как для особи, так и для сообщества*» (цит. по: Никольский, 2014, с. 105; здесь и далее, если не оговорено особо — курсив в цитатах мой).

Гидробиологи могли наблюдать сукцессии на примере водоемов, которые постепенно мелеют и зарастают под воздействием заиления и приносимых с водосбора веществ. Например, уже значительно позже В.И. Жадин (1927) писал: «Водоемы не остаются неизменными с течением времени. Они, как и люди, имеют свою жизнь — свою молодость, зрелость, старость и смерть» (с. 26). Стоит вспомнить и вышеприведенные слова Э. Берджа. Интересно, и, видимо, неслучайно, что на рубеже 1930–1940-х гг. именно изучение «стареющего» озера привело молодого Р. Линдемана к формулировке общих принципов трофодинамики. Работа Линдема-

на была одной из многих в серии исследований, проводившихся под общим началом У. Купера, который в свою очередь некоторое время работал под руководством Ф. Клементса.

2. Опыты А.А. Лебединцева на Никольском рыбоводном заводе по кислородному балансу озер

А.А. Лебединцев и Никольский рыбоводный завод

Гидрохимик Арсений Арсеньевич[3] Лебединцев (1865–1920) был выходцем из семьи священнослужителя (Рикун, 2011). В 1885 г. он окончил с золотой медалью отделение естественных наук физико-математического факультета Новороссийского университета. Первые годы научной карьеры Арсения Арсеньевича были посвящены исследованию химического состава воды южных морей. Он принимал участие в многочисленных морских экспедициях, работая с таким выдающимися деятелями отечественной науки, как Н.И. Андрусов, Н.М. Книпович. В частности, в 1890–1891 гг. исследовал сероводородную зону Черного моря. Лебединцевым сконструированы некоторые приборы и усовершенствованы ряд гидрохимических методик.

С 1902 г. Арсений Арсеньевич начинает работать в гидрохимической лаборатории Никольского рыбоводного (рыборазводного) завода им. В.П. Врасского (Персова, Печников, 2005; Шевцова, 2014). В первое время он сотрудничал с заводом в качестве прикомандированного Департаментом земледелия специалиста. Но командировка, первоначально рассчитанная на три летних месяца, затянулась на многие годы. В результате Лебединцев практически становится полноценным сотрудником завода, а гидрохимическая лаборатория завода, которую он вскоре начал возглавлять, превратилась в общепризнанный в России центр гидрохимических исследований пресных вод. С 1912 г. Лебединцев принимает от О.А. Гримма, директора завода, и заведование всем учреждением.

Никольский рыборазводный завод был основан в 1854 г. в селе Никольском Демянского уезда Новгородской губернии помещиком Владимиром Павловичем Врасским (ныне территория завода находится в границах Национального парка «Валдайский»). Первоначально исследования этого первого в России рыбоводного учреждения были посвящены в основном вопросам искусственного оплодотворения рыб и другим хозяйственным аспектам, связанным с воспроизводством рыбы. Однако на рубеже XIX–XX вв. благодаря усилиям выдающегося ихтиолога О.А. Гримма, руководившего заводом, здесь стали заниматься научными исследованиями, направленными на изучение окрестных водоемов и окружающей их местности. При заводе были созданы гидробиологическая и гидрохимическая лаборатории. Ввиду невозможности работы постоянных сотрудников некоторые специалисты прикомандировались сюда на довольно длительные сроки. С 1899 г. стал

[3] В разных работах встречаются различные варианты написания его имени и отчества (Арсений Аркадьевич, Аркадий Аркадьевич). Совершенно точно, что имя ученого — Арсений, так как именно так подписаны его публикации. Я называю его Арсением Арсеньевичем вслед за автором подробной генеалогии рода Лебединцевых (Рикун, 2011).

выходить собственный научный журнал «Из Никольского рыбоводного завода». По сути дела, Никольский рыбоводный завод функционировал как полноценная научно-исследовательская станция, занимавшаяся широким спектром гидробиологических вопросов, связанных с рыбохозяйственными задачами.

Примечательно, что на Никольском заводе проводились комплексные исследования водоемов, которые с полным правом можно назвать лимнологическими. Основным модельным (выражаясь с позиции сегодняшнего дня водоемом) послужило расположенное недалеко от завода озеро Пестово. Сотрудники лабораторий завода принимали участие и в экспедициях за пределами Новгородской губернии, а также обрабатывали присланные им другими специалистами материалы экспедиций и сборов.

Наибольшее количество работ на озере Пестово и других окрестных водоемах было связано в соответствии с духом времени с изучением планктона (Арнольд, 1899, 1900; Гейнеман, 1899; Кучин, 1901; Скориков, 1904). Но с появлением на заводе Лебединцева планктонные исследования приобрели несколько иной характер. Он занимался не только ставшим уже почти традиционным количественным учетом организмов, но и определял их химический (содержание минеральных и органических (белков, жиров, углеводов) веществ) состав (причем не только планктона, но и рыбы) (Лебединцев, 1905а, б, 1908в). Особое значение Лебединцев придавал методике весовых исследований организмов, рассматривая особенности определения сырого и сухого веса (Лебединцев, 1905б).

Лебединцев, как и многие современные ему исследователи, поначалу ставил количественную оценку обилия и химического состава планктона на первое место при определении так называемой «кормежной» способности водоема для рыбы. По Лебединцеву «…урожайность планктонных форм вообще может служить своего рода барометром, показывающим вообще общую кормность озера и ее изменяемость в течение года» (Лебединцев, Кизерицкий, 1905, с. 5).

В то же время он предостерегал от переоценки значения одной конкретной экологической группы организмов. По Лебединцеву не совсем верно уделять внимание только пелагическому планктону, как это обычно делается, так как рыбы не всю жизнь проводят в открытой воде, а в определенный период идут на нерест в прибрежную зону водоема, в которой также развиваются и мальки. Кроме того, «… не все рыбы и не во всяком возрасте выбирают себе планктонный стол» (Лебединцев, Кизерицкий, 1905, с. 3). Согласно Лебединцеву нельзя судить о пищевых (для рыбы) запасах в озере, основываясь лишь исключительно на данных «планктонных ловов». Он приводит пример с одним озером в Германии, которое при обилии планктона в отношении запасов рыбы «дает плачевные результаты», так как его береговая зона бедна фауной и флорой.

Лебединцев этим примером обращает внимание на то, что соотношение между запасами рыбы и ее кормовых объектов может быть разным и довольно сложным. Автор подчеркивает, что: «С появлением или исчезновением (или другими словами с урожаями) тех или других мелких организмов находится в зависимости и существование более крупных, а от урожайности сих последних стоят в зависимости те или другие породы рыб, которым сии организмы идут в пищу» (Лебединцев, Кизерицкий, 1905, с. 4). Он указывает на так называемый «симбиоз пресноводных ор-

ганизмов» и приводит соответствующий пример: «Появление и исчезновение судака в некоторых германских озерах замечается параллельно с появлением и исчезновением снетка, идущего ему в пищу, и в свою очередь с появлением и исчезновением рачка *Leptodora*, служащего, главным образом, пищей снетку» (там же, с. 5).

Кроме того, он предлагает учитывать видовой состав и биологические особенности животных: «…необходим биологический анализ планктона, который указал бы, из каких отдельных форм слагается данный планктон, какие формы в нем преобладающие и годится ли сей планктон в пищу той или другой породы рыбы, каковые желательно в сем озере развести» (Лебединцев, Кизерицкий, 1905, с. 7). Так, относительно наблюдающегося летнего максимума планктона Лебединцев указывает, что в это время «среди планктонных форм пышно развиваются растительные организмы, исключительно преобладающие. Это, так сказать, урожай растительного корма в озерах и рыба переходит в этот период на вегетарианский стол, что сказывается, и довольно резко, на вкусе и запахе ее мяса (явление, давно подмеченное крестьянами — приозерами)» (там же, с. 8).

Результаты наблюдений и учетов дали возможность Лебединцеву провести сравнительную количественную оценку «кормности» озер. Можно смело сказать, что Лебединцев произвел первые в гидробиологии продукционные расчеты. Ученый сравнивает по количеству планктона два озера — Едровское и Валдайское (Новгородская область) (Лебединцев, Кизерицкий, 1905). Сначала Лебединцев сопоставляет массу сухого вещества планктона (в единице объема воды), затем сопоставление проводится только по органическим («усвояемым») веществам, относительное количество которого составляет около 90% массы. Эти сопоставления приводят автора к выводу, что в озере Валдайском планктона в 32 раза меньше, чем в Едровском. Однако, если учесть глубину и провести расчет на 1 $м^2$ поверхности, то соотношение запасов планктона будет составлять уже не 32, а только 2. При пересчете на площадь поверхности вовсе оказывается, что Валдайское озеро превосходит Едровское по запасам планктона. Кроме того, Лебединцев делает оценку разницы в запасах планктонного корма между летним максимумом и зимним минимумом. В целом, исходя из всех своих расчетов, Лебединцев делает вывод о том, что запасов корма (в виде планктона) в новгородских озерах должно быть достаточно для обеспечения им рыбного населения водоемов.

Приведенные выше материалы свидетельствуют, что работы Лебединцева по планктону практически не отличаются от работ других исследователей того времени. Пожалуй, можно отметить лишь большее стремление автора проводить количественные сопоставления. Однако одна его работа выделяется из общего круга самым резким образом.

Расчет кислородного баланса водоема и запасов рыбы

По мнению А.А. Лебединцева (1908б), нельзя судить о запасе рыбы в озере, основываясь исключительно на данных уловов, так как в таком случае мы зависим от степени технической оснащенности рыболовства. Естественно, что по мере роста этой оснащенности будет вылавливаться все большее количество рыбы, даже такой, существование которой в данном водоеме могло ранее и не предполагаться. Поэтому Арсений Арсеньевич говорит о необходимости попытаться определить

реально имеющиеся запасы рыбы. Он полагает, что, если для моря или океана в силу их обширности решение этой задачи пока утопично, то для небольшого замкнутого водоема оно вполне осуществимо.

Для того, чтобы рассчитать запасы рыбы в озере Лебединцев ставит задачу количественно оценить статьи расхода кислорода в нем в подледный период (рис. 1).

До покрытія озера ледянымъ покровомъ по подсчету въ озерѣ находилось свободнаго кислорода *19/XI* 1902 г. (н. ст.)

107.137 кубич. метровъ.

Къ моменту размерзанія озера (*1/IV* 1903 г. н. ст.) осталось . .	= *58715* куб. м.	= *54.8%*
Израсходовано за 133 дня . .	= *48422* куб. м.	= *45.2%*
Расходъ распредѣляется такъ:		
1) на окисленіе грунта . .	= *40.227* куб. м.	= *83%*
2) на дыханіе планктона . .	= *2.910* „ „	= *6%*
3) на дыханіе рыбъ . . .	= *5.285* „ „	= *11%*
Итого . . .	*48.422* куб. м.	= *100%*

Рис. 1. Статьи расхода кислорода в озере в течение подледного периода по А.А. Лебединцеву (из: Лебединцев, 1913).

На примере озера Пестово Лебединцев рассматривает три статьи («слагаемых») расхода кислорода подо льдом: дыхание рыбы (включая мальков и икру); поглощение планктонными организмами (животными и растительными); окислительные процессы, происходящие в грунте (в том числе, дыхание организмов, живущих в грунте). Идея Лебединцева состояла в том, чтобы, оценив общий расход кислорода в озере за зиму, а также отдельно потребление его планктоном и грунтом, определить тот остаток, который и приходится на дыхание рыб. Дальше на основе этих данных возможно рассчитать весовое количество рыбы, которое может потреблять такое количество кислорода. Это можно было сделать, пользуясь результатами физиологических экспериментов по дыханию рыб, мальков и икры. Эксперименты по дыханию рыб были уже ранее проведены Лебединцевым (1905а).

Общее потребление кислорода за зиму Лебединцев определял по разнице между максимумом и минимумом потребления кислорода. Проведя сравнения убыли кислорода за три зимы, он сделал важный общий вывод: «…как запасы кислорода, так и его расход сравнительно не особенно колеблются из года в год» (Лебединцев, 1908б, с. 88).

Далее Лебединцев поставил опыты по потреблению кислорода планктоном и грунтом. Он задался целью «определить экспериментальным путем количество кислорода, потребляемое 1 весовой частью планктона (считая на сухое вещество планктона) в единицу времени» (там же, с. 90). Склянки с планктоном экспониро-

вались в сосуде с проточной водой при температуре 1,6–2 °С, «каковую обыкновенно имеет зимой вода озера». По разнице в содержании кислорода в начале опыта и в конце (в воде склянок с планктоном) определялось потребление кислорода с пересчетом на единицу веса и единицу времени: «Зная, как мы видим, объем склянки, содержание в ней кислорода до начала опыта, количество взятого планктона, время продолжения опыта и наконец содержание остающегося в склянке неизрасходованным кислородом, мы имеем возможность определить, какое количество кислорода поглощается весовой единицей планктона в единицу времени» (там же, с. 91). В результате расчетов Лебединцев определил, что за зиму планктон потребляет 6% от всего количества расходуемого за этот период озером кислорода.

Эксперименты с потреблением кислорода грунтом проводились Лебединцевым с помощью склянок с притертыми пробками, в которых помещались образцы грунта, заливавшиеся водой. Склянки помещались в проточную воду с постоянной температурой (такой же, как и для опытов с планктоном — 1,6–2 °С; автор полагал, что эти величины близки к значениям придонной температуры озера зимой). Склянки с грунтом находились в темноте в течение нескольких дней (вплоть до нескольких недель). В ходе периодического определения содержания кислорода в воде из опытных склянок Лебединцев обнаружил, что с каждым днем поглотительная способность грунта в отношении кислорода падает. Ученый предположил, что так происходит в условиях опыта. В условиях же озера ситуация может быть несколько иной: «В озере новые и новые мертвые разлагающиеся вещества, попадающие в грунт, конечно будут поддерживать эту поглотительную способность ежедневно и она может падать вообще в зависимости от жизнедеятельности озера в различное время года. К концу зимы, когда жизнь в озере вообще замирает, пополнение запаса органических веществ в грунте уменьшается, уменьшается, можно полагать, и поглотительная способность его к кислороду» (Лебединцев, 1908б, с. 99).

Основываясь на результатах экспериментов, Лебединцев подводит общий количественный баланс кислорода в озере Пестово, на основе которого собирается рассчитывать весовое количество рыбы. По его расчетам: «…общий расход кислорода за зиму составляет 45% всего запаса кислорода в озере к началу зимы. 6% этого расхода идет на планктон, 83% на грунт и лишь 11% приходится на рыбу. Теперь мы переходим к расчислению количества рыбы по весу, ведя расчет по количеству кислорода, расходуемого 1 весовой единицей рыбы в единицу времени» (там же, с. 100).

Лебединцев обращает внимание на видовую принадлежность рыб, обитающих в озере: «…как показали наши наблюдения, на 1 весовую часть снетка требуется в единицу времени кислорода почти в 3 раза более, чем для уклеи. Таким образом при имеющемся запасе кислорода в данном месте уклеи может там прожить в 3 раза больше, чем снетка» (Лебединцев, 1908б, с. 104–105). Основываясь на экспериментах по дыханию рыб (кстати, проведенных ранее при температуре, близкой к температуре опытов с планктоном и грунтом), Лебединцев принимает среднюю величину потребления кислорода 1 пудом мелкой рыбы (именно мелкая рыба преобладает в озере Пестово) за всю зиму (133 дня) и определяет общий запас рыбы в озере. Сопоставляя эти данные с величиной уловов, он приходит к выводу, что вылавливается около 10% имеющихся в озере запасов. В заключение Лебединцев подчеркивает, что условия постановки им лабораторных опытов «не вполне подходят

к условиям, при которых происходят те же явления в природе, а именно в данном случае в озере» (там же, с. 111).

Таким образом, Лебединцев предлагает оценивать продуктивность водоема не по уловам, а по величине запасов рыбы, которая реально участвует своей жизнедеятельностью в газовом режиме водоема. Для этого необходима постановка эколого-физиологических экспериментов по потреблению организмами (как самими рыбами, так и планктоном) кислорода.

Лебединцев был, по всей видимости, первым, кто указал на материальную основу процессов, связывающих живые организмы и неорганические условия существования водоема в одно целое. Эта основа — газовый режим водоема и дыхание организмов. Показательно, что Лебединцев выбрал для исследований такой период в сезонной жизни озера, когда оно максимально изолировано, по крайней мере, от атмосферы. Данное обстоятельство в еще большей степени подчеркивает конкретность восприятия ученым водоема как некоего цельного и обособленного за счет своей замкнутости объекта.

Интересно, что при таком подходе соответствие между рыбой и ее кормовым объектом (планктоном) рассматривается Лебединцевым не как прямолинейное и непосредственное, а как отношение более сложного характера, включенное в систему общих связей в озере. Важно, что Лебединцев предложил подход к количественной оценке вклада отдельных групп организмов в общий круговорот органических веществ в озере через учет потребления кислорода рыбой и планктоном.

Примечательно подчеркивание Лебединцевым понятия «кислородный баланс», правда, он учитывает только расход кислорода. Первостепенное значение газового режима логично вытекает из его понимания озера как организма с присущими ему функциями (в частности, дыханием). С другой стороны, необходимо принять во внимание, что Лебединцев придавал наибольшее значение изучению водоемов в зимний (подледный) период, который является наиболее критичным с точки зрения жизненного цикла рыб, так как именно зимой чаще происходят заморы. При наличии ледяного покрова обмен газами с атмосферой, понятно, исключен. Не происходит (вернее, крайне ограничен по скорости) и фотосинтез. Эти обстоятельства дают возможность рассматривать водоем как замкнутую систему, в которой происходит только разрушение органического вещества, сопровождающееся потреблением кислорода. Количественное выражение потребления кислорода разными частями водоема способствует пониманию их роли в процессах в озере как целом.

Ученый также попытался дать количественную оценку различным сторонам круговорота веществ в водоеме. Так, оперируя величинами убыли планктона за зиму, он приходит к выводу о количестве мертвого органического вещества, осевшего на дне озера, «увеличив в грунте на это количество запасы мертвого органического вещества» (Лебединцев, 1908б, с. 90). Далее, учитывая летний период, Лебединцев подсчитывает количество органического вещества, оседающего на дне озера за весь год: «Иначе говоря, на десятину поверхности дна озера Пестово ежегодно попадает мертвого планктона 10,9 пуда, в коих 7,6 пуда чистого органического вещества, коим вносится, судя по нашим анализам планктона, около 3,5 пудов азотистых веществ. Вот какое количество удобрительных туков ежегодно вносится природой в грунт озера, который со временем бесспорно сослужит великую службу земледелию, составляя

запас плодородной почвы для будущего» (там же, с. 95). Лебединцев отводит грунту водоема особую роль в круговороте органических веществ в озере: «Грунт озера, служа как бы кладбищем трупов умерших обитателей озера, а также приносимых в озеро с берегов органических веществ, очевидно постепенно обогащается не успевшими разложиться органическими остатками, придающими ему как особую окраску, так и особые физико-химические свойства, в том числе и способность к более или менее энергичному поглощению кислорода» (там же, с. 93).

Работа Лебединцева 1908 г. по кислородному балансу озер не имела аналогов ни в России, ни в других странах. Несомненно, что работы Лебединцева резко выделялись из круга современных ему и далеко опережали свое время.

Нужно отметить, что в дальнейшем Лебединцев не развивал свою методику определения рыбных запасов. Не возвращались к ней и другие авторы. Впоследствии при оценке вклада Лебединцева в развитие представлений о продуктивности водоемов его работа 1908 г. по определению запасов рыбы только упоминается и кратко характеризуется в двух контекстах. Отмечается, что Лебединцев был представителем так называемого гидрохимического направления в гидробиологии (Жадин, 1940б; Карзинкин, 1952), то есть, определял уровень продуктивности по степени влияния организмов на химический состав воды. Несколько иной аспект работам Лебединцева придает Г.Г. Винберг (1960), который высоко их оценивает, считая эти исследования первой попыткой в направлении так называемого биолимнологического изучения водоемов. Согласно Винбергу (1960) биолимнологическое направление в гидробиологии занято «изучением явлений и закономерностей биотического круговорота» (с. 9).

Нетрудно видеть, что исследования Лебединцева были первыми на пути внедрения экосистемных представлений задолго до появления и соответствующего термина, и других работ в этом направлении. Безусловной заслугой автора является особенность его исследования, состоящая в придании первейшего значения обмену организмов, их дыханию. В результате количество кислорода послужило сравнительной единицей, позволявшей проводить сопоставление участия как живых организмов (планктон и рыбы), так и субстрата (грунт водоема) в общем кислородном балансе озера. Более того, хотя Лебединцев и не говорит об этом прямо, но в своей работе он наметил особую роль донных отложений. Наряду с газовым режимом донные отложения являются тем субстратом, в котором тесная связь живых организмов и неорганической части среды наиболее ярко выражена.

Поразительно, что Лебединцев пришел к своим крупным теоретическим обобщениям, исходя из чисто практических задач рационализации подходов к определению запасов рыбы и ее кормовых объектов. Остается открытым вопрос, почему Лебединцев так резко перешел от обычных, пусть и углубленных, планктонных и гидрохимических исследований к необходимости изучать кислородный баланс водоема. Возможно, это была внезапная догадка. Сыграл роль и опыт проведения им физиологических экспериментов. В результате ему удалось разработать основополагающие принципы изучения продуктивности водоема с точки зрения круговорота органических веществ в нем.

Очевидно, что в 1900-е гг. гидробиологи не были готовы к восприятию системных идей, поэтому только позже произойдет возврат к ним на новом уровне. Одна-

ко тот факт, что представление о необходимости количественного измерения «дыхания» водоема сформировалось уже в самом начале XX века, свидетельствует, что метаболический подход к водоему — объективно возникший стиль мышления. Эта идея как бы «витала в воздухе», но должно было пройти определенное время, чтобы она была подхвачена.

3. Исследования в области экспериментальной биологии в школе Н.К. Кольцова и зарождение гидрофизиологии

Исследование работ и взглядов Сергея Николаевича Скадовского (1886–1962) и созданного им гидрофизиологического направления представляет специальный и особенный интерес, поскольку непосредственным учеником Скадовского был Георгий Георгиевич Винберг (1905–1987). Более того, первые научные работы Винберга были сделаны в лаборатории Скадовского в рамках его гидрофизиологической программы. Сам Скадовский был близок и к продукционной проблематике, а в 1955 г. издал монографическую сводку, в которой проанализировал эколого-физиологические материалы по гидробионтам в связи с круговоротом органических веществ и продуктивностью водоемов (Скадовский, 1955).

Скадовский был учеником Н.К. Кольцова, одним из наиболее ярких сотрудников его лаборатории экспериментальной биологии, активным проводником идей физико-химической биологии (Озернюк, 2012). Скадовский сделал попытку перехода от физиологии отдельных организмов к процессам в водоемах в целом, основав в рамках экспериментальной биологии новое направление — «гидрофизиологию».

Внимание биологов разных специальностей к физиологической проблематике и экспериментальной постановке вопросов на рубеже XIX–XX вв. было достаточно серьезным. Наряду с морфологией и систематикой физиологические эксперименты (как с растениями, так и с животными) занимали видное место в биологии этого времени. Достаточно вспомнить о работах П.И. Бахметьева (1900), занимавшегося влиянием температуры на насекомых, и, в частности, открывшего явление анабиоза. В гидробиологии можно отметить работы по физиологии водорослей (Артари, 1913), например, по их питанию.

Новый импульс физиологическим исследованиям был дан открытиями в области физической химии, особенно разработанным в 1909 г. водородным показателем, pH (Винберг, 2006). Показатель pH был введен в науку датским химиком С. Серенсеном. Серенсен изучал процессы ферментации для целей пивоваренного производства и обнаружил, что поведение белков в сильной степени зависит от реакции среды (Скадовский, 1955). Он предложил состав первых буферных растворов и разработал колориметрическую и электрометрическую методики определения pH. Существенно, что с появлением pH и внедрением методов его измерения в практику химического анализа у многих специалистов появилась возможность удобно выражать очень маленькие концентрации ионов водорода и гидроксила, которые оказывают иногда решающее влияние на протекание многих биохимических процессов (за счет изменения ферментативной активности) в разных средах. Все большее вни-

мание стали привлекать коллоидные и осмотические свойства клетки, их изменчивость под влиянием pH и различных ионов. Более того, у биологов появилась надежда объяснить многое в поведении целого организма, исходя из физико-химических свойств протоплазмы клетки (пример такого подхода см. в: Loeb, 1916), реакция среды которой определяет, например, ее коллоидное состояние.

Основателем и главой физико-химического направления биологии в нашей стране стал выдающийся биолог Н.К. Кольцов (Озернюк, 2012). В основе этого направления — экспериментальное изучение закономерностей и интенсивности протекания физиологических процессов живых организмов, а также изменчивости животных, в зависимости от условий внешней среды. Такая установка объединяет вопросы наследования признаков, которые интересовали уже вступавшую в свои права генетику, проблемы так называемой механики развития (современная эмбриология), а также традиции физиологических экспериментов начала XX века. Неслучайно большинство представителей школы Кольцова известны своими работами в области генетики и биологии развития. Однако его школа физико-химической (можно сказать шире — экспериментальной) биологии дала целую плеяду славных имен, в том числе, гидробиологов. Здесь и Сергей Николаевич Скадовский, и Надежда Станиславовна Гаевская[4], основавшие целые новые, опять же, экспериментальные, направления в изучении водоемов (гидрофизиологическое и трофологическое соответственно).

Интерес самого Кольцова к физико-химическим и физиологическим аспектам биологии проявился еще в сравнительно молодом возрасте. Он был связан, прежде всего, с воздействием ионов на внутриклеточные процессы. Начав свою деятельность с классической для зоологии его времени сравнительно-анатомической области, Кольцов после окончания Московского университета в 1894 г. заинтересовывается цитологией (Озернюк, 2012; Юрченко и др., 2012). Практически сразу же он приходит к мысли о необходимости изучения формообразования и деления клетки экспериментальным путем. Наиболее полно это его устремление реализовалось в период работы на Неаполитанской и Виллафранкской зоологических станциях (1902–1904 гг.). Здесь Кольцов проводил опыты со спермиями десятиногих раков, воздействуя на них растворами неорганических солей и сахаров. В результате этих экспериментов он приходит к мысли о наличии в клетке особых структур, поддерживающих ее форму. И программой работы Кольцова стало экспериментальное изучение формы клетки в зависимости от воздействий различных соединений. В работе «Исследования о форме клетки», вышедшей в двух частях в 1905 и 1908 гг. (Кольцов, 2006), он раскрыл общие физико-химические закономерности в организации клетки. Кольцов много экспериментирует с одноклеточными организмами (Озернюк, 2012; Юрченко и др., 2012): в 1910 г. проводил опыты по влиянию осмотического давления и ионного состава раствора; в 1915 г. совместно со Скадовским Кольцов провел эксперименты по влиянию pH на фагоцитоз у инфузорий (изучалось образование пищеварительных вакуолей). В 1911 г. Кольцов начинает работать над рукописью «Физиологический ряд катионов», в которой обосновывает силу воздействия разных ионов на внутриклеточные процессы.

[4] О Н.С. Гаевской подробнее см.: Валькова, 2013.

В 1912 г. в Университете им. А.Л. Шанявского Кольцовым была создана лаборатория экспериментальной биологии, в которой его ученики и сотрудники занимались опытами по влиянию физических факторов (главным образом, температуры) и веществ и ионов на внутриклеточные процессы, изменчивость, движение, размножение и развитие организмов, изучали соотношение полов (Фандо, 2018). Так, М.М. Завадовский занимался проницаемостью оболочек яиц аскариды, в частности, в отношении кислот, солей, органических веществ, влиянием на развитие зародышей температуры и подсыхания. А.С. Серебровский, исследуя влияние температуры на набухание семян гороха и размножение инфузории, пришел к важному общебиологическому выводу о том, что скорость физиологических процессов зависит от особенностей текучести цитоплазмы. Сотрудница Р.И. Гальперин изучала то, как ионы редких металлов влияют на изменчивость некоторых видов планктонных организмов. В.Г. Савичем исследовался вопрос о воздействии ряда катионов и анионов, а также pH, на инфузорию стилонихию. Вот в таком окружении и начинает в 1912 г. работать только что окончивший Московский университет Скадовский.

Скадовский широко знаменит тем, что, еще будучи студентом, в 1910 г. основал в своем имении на берегу Москвы-реки близ Звенигорода биостанцию, которая существует и поныне как Звенигородская биостанция МГУ (Озернюк, 2012). С самого начала своей научной деятельности Скадовский был не только сугубо экспериментатором, но находился в кругу гидробиологической проблематики. Этому способствовало то обстоятельство, что еще в студенческие годы он познакомился с планктонологом Н.В. Воронковым. По утверждению самого Скадовского (1915в): «Нашему первому знакомству с этой наукой (*гидробиологией — А.Р.*), с ее основными методами исследования, мы обязаны Николаю Васильевичу Воронкову, заведующему станцией на Глубоком озере» (с. 240). Очевидно, что идеи Воронкова оказали на Скадовского, действительно, очень большое влияние. В 1911 и 1914 гг. Скадовский изучал состав планктона реки Москвы в районе Звенигорода (Скадовский, 1915б). В этом исследовании он изучает вопрос о различии в составе и особенностях биологии прибрежного и пелагического планктона. Находившийся под влиянием идеи Воронкова о типах рек, выделяемых по фауне зоопланктона (коловраток), Скадовский задался целью сравнить население реки в среднем течении и в прибрежной зоне. Скадовский наблюдает преобладание фитопланктона над зоопланктоном, отмечая, что это характерно для рек вообще. Ученый отмечает, что между планктоном открытой воды и береговой зоны существует тесная связь. Вероятно, в силу этого опыта планктон стал излюбленным объектом исследований Сергея Николаевича. Гидробиологическая тематика в сильной степени затронула Скадовского, и с 1915 г. он начинает работать ассистентом на кафедре гидробиологии, которой заведовал крупный гидробиолог и организатор гидробиологической науки и образования С.А. Зернов, в Тимирязевской сельскохозяйственной академии. В 1919 г. Скадовский вместе с Зерновым и рядом специалистов в области рыбного хозяйства принимает участие в организованной Губернским земельным отделом научно-промысловой экспедиции по озерам Московской губернии (Карзинкин, 1967).

Все же с 1912 г. экспериментальная научная работа Сергея Николаевича протекала под непосредственным влиянием Кольцова, который поручил ему исследовать воздействие pH на процессы жизнедеятельности некоторых организмов. Уже в 1915 г. Скадовский выполнил исследование, которое по своим выводам резко от-

личалось от всех проводившихся в лаборатории (Скадовский, 1915а). Он обнаружил, что в культурах простейших по мере увеличения плотности популяции в связи с размножением организмов меняется реакция среды от слабощелочной до сильнощелочной. В ходе этих исследований Скадовский установил оптимальный диапазон pH для отдельных видов протист. Весьма примечательно, что в этой работе, в отличие от других, выполнявшихся в той же лаборатории, установлено не только влияние условий среды на организм, но и самих организмов на среду. Последнее в то время было, если не совсем новаторским, то не очень привычным выводом. В тот же год Скадовский (1915в) написал о задачах Звенигородской биостанции: «В ближайшем будущем станция ставит себе целью всестороннее изучение той связи, которая существует между различными физико-химическими факторами и биологическими явлениями в водной среде. Эта задача стала вырисовываться перед станцией за последние два года, с тех пор, как установилась тесная связь между ней и биологической лабораторией профессора Н.К. Кольцова, которому станция в значительной мере обязана этим направлением» (с. 235). С 1917 г. Скадовский руководит отделом физико-химической биологии в Институте экспериментальной биологии, созданным и возглавлявшимся Кольцовым. В числе тем, разрабатывавшихся его сотрудниками под руководством Сергея Николаевича, были вопросы выживаемости гидробионтов в растворах различного ионного состава, влияния pH на соотношение полов в популяциях, и т.д. (Озернюк, 2012). В частности, Скадовский пытался ответить и на вопрос о том, в какой мере физиологические признаки, как и морфологические, устойчивы и могут служить в качестве видовых критериев. В годы своей активной экспериментальной работы Сергей Николаевич не оставлял и гидробиологические исследования.

Нужно отметить, что гидробиологи не сразу включили водородный показатель в свой арсенал. Так, в сводке Воронкова 1913 г. среди разбираемых им физико-химических показателей воды pH нет. По Скадовскому (1955), в 1912 г. первые определения pH были сделаны в воде ряда морей сотрудником С. Серенсена С. Паличем (S. Palitzsch). Измерения pH в пресной воде, как пишет Скадовский (1955), в России были впервые произведены на Звенигородской биостанции в 1914–1915 гг. Определенной датировки начала pH-метрии пресных вод в лимнологической практике установить пока не удалось. Можно лишь сказать, что измерение pH воды водоемов широко входит в практику лимнологических исследований только в 1920-е гг. (см., например, Strom, 1924). Так, гидрохимическая работа Висконсинской лимнологической школы, известной своим всесторонним исследованием водоемов, впервые содержащая данные именно по pH-метрии, вышла в 1924 г. (Juday et al., 1924), но эти авторы ссылаются на немецкоязычную статью K. Buch 1914 г. в журнале «Fennia», в которой приведены величины pH в некоторых водоемах Финляндии. П. Велч (Welch, 1927) указывает, что колориметрическое измерение pH в пресных водах стало рутинной процедурой с 1920 г. По мнению К. Строма (Strom, 1928), не исключено, что многие явления в водоемах, которые ранее были отнесены на счет дефицита или наоборот избытка кислорода, обусловлены как раз колебаниями концентрации ионов водорода, которые были на тот момент слабо изучены.

Интерес к pH в гидробиологии, по крайней мере, в СССР, возрос особенно сильно в конце 1920-х гг. Тому было две причины. Одна из них была связана с необхо-

димостью решения малярийной проблемы (определения пределов pH для выживаемости личинок комара анофелеса, развивавшихся в водоемах), а другая — с интересом к дистрофным водоемам с точки зрения торфоразработок (Андроникова, 1973). В частности, в исследованиях по торфяной проблематике принимал участие и коллектив Скадовского.

В целом в первой половине 1920-х гг. Сергей Николаевич продолжал изучать в основном исключительно физиологические аспекты и совершенствовал методы определения активной реакции в разных средах, включая кровь и мочу (Строганов, 1968). Он продолжал эксперименты и с гидробионтами. Так, Скадовский исследовал газообмен рыб в зависимости от pH (Скадовский, 1923), а также влияние pH на скорость обмена личинок хирономид (Скадовский, 1924). В начале 1920-х гг. Скадовский в результате своих исследований приходит к выводу, что понять жизнедеятельность водоема в его целостности можно, если изучать жизнедеятельность отдельных организмов. В этот период он вводит термин «гидрофизиология» для обозначения соответствующего круга проблем. Вероятно, впервые данный термин (Hydrophysiologische) употребляется в статье Скадовского на немецком языке, опубликованной в 1923 г. в центральном в те годы гидробиологическом журнале, издававшимся под эгидой Международного общества теоретической и прикладной лимнологии (Озернюк, 2012). Статья была подготовлена по материалам доклада Сергея Николаевича, зачитанного С.А. Зерновым на конгрессе общества в 1922 г. В 1925 г. на очередном Международном лимнологическом конгрессе оргкомитет поручил Скадовскому выступить с одним из пленарных докладов, посвященным новому междисциплинарному направлению, что и было им сделано (Строганов, 1968). Примечательно, что идея изучения физиологии водоема как целого в те же годы звучит у другого гидробиолога С.И. Кузнецова (1925): «Нам кажется, что, изучая отдельно деятельность различных групп организмов, легче будет подойти к физиологии всего водоема» (с. 49). Конечно, в этом виден след, скорее всего, непосредственного влияния воззрений Скадовского.

Скадовский (1924) считал, что именно pH как фактор среды является ключом к раскрытию гидрофизиологической проблематики: «Принимая во внимание, что, по современным воззрениям, постоянство активной реакции среды является одним из важнейших условий для нормального течения биохимических процессов, следует признать, что пресные воды с этой общей физико-химической точки зрения являются средой неблагоприятной для осуществления жизненных процессов. Вместе с тем, естественно было предположить у пресноводных организмов существование по отношению к изменению активной реакции известной резистентности, выраженной в большей или меньшей степени» (с. 3–4). Большие перспективы для изучения адаптаций и изменчивости организмов в зависимости от pH открываются и за счет широкого градиента водородного показателя, наблюдающегося в водоемах. О пределах варьирования pH в водоемах и других водных объектах в 1926 г. он публикует специальную работу на немецком языке (Щербаков, 1928). Один из учеников Скадовского А.П. Щербаков (1928) конкретизирует, почему большое значение имеет именно изучение pH в гидробиологии: «Активная реакция, так сказать, чувствительно отражает на себе изменения в *физиологии водоема*. Поэтому, мне кажется, режим активной реакции может служить хорошим признаком при характеристике озер» (с. 41).

Скадовского активно интересуют также вопросы типологии водоемов (Скадовский, 1928). Он задается целью раскрыть, насколько типы водоема, выделяемые согласно популярной классификации Э. Науманна, имеют тот или иной диапазон pH воды. Во второй половине 1920-х гг. сотрудники его лаборатории исследуют разнотипные водные объекты (главным образом, пруды, а также болота) в окрестностях Звенигородской гидрофизиологической станции. В 1927 г. под руководством Скадовского была проведена экспедиция на некоторые водоемы Калининской области (в работах принимал участие Г.Г. Винберг) (Скадовский и др., 1928). Ученые изучали, главным образом, планктон с точки зрения условий его жизни в зависимости от pH. Скадовский считал планктон наиболее удобным объектом для разработки вопросов взаимосвязи организма и среды в водоеме: «Мы сознательно ограничили наши гидробиологические исследования главным образом изучением биологии планктических организмов, организмов свободной воды, так как именно по отношению к этим организмам анализ внешних физико-химических факторов может быть проведен с достаточной полнотой» (Скадовский, 1928, с. 64). В этом высказывании чувствуется очень сильная перекличка с тем, что было написано Н.В. Воронковым в 1913 г., в предисловии к его «Планктону пресных вод», только в гораздо более развернутом виде. Таким образом, очевидно, что гидрофизиологические процессы связывались с толщей воды, с планктоном, что вполне естественно с точки зрения особенностей этой группы организмов. Несомненно, что Скадовским был осуществлен перевод проблемы целостности водоема в водную толщу.

Наибольшее внимание в исследованиях коллектива Скадовского уделяется болотам как имеющим очень кислую реакцию среды, что представляет экстремальные условия для подавляющего большинства гидробионтов. Так, достаточно много работ выполнено на подмосковном Луцинском болоте. Сотрудники Скадовского занимались видовым составом планктона, его количественным развитием (по числу экземпляров и биомассе), соотношением полов в популяциях, изменчивостью организмов. Итогом работы коллектива Скадовского по изучению влияния pH водоемов разных типов (с широким диапазоном показателей химического состава) на видовой состав, пространственное распределение, временную динамику, изменчивость, и миграции гидробионтов, стал вышедший под его редакцией в 1928 г. сборник «Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод», посвященный «…глубокоуважаемому и дорогому учителю Николаю Константиновичу Кольцову» (Применение методов физической химии…, 1928). За эту работу в 1929 г. Скадовский был удостоен Ленинской премии. В этом сборнике была опубликована первая научная работа Винберга (Винберг, 1928), в которой автор анализировал зависимость качественного и количественного развития планктона одного пруда (Попов пруд) от физико-химических особенностей его воды.

Один из наиболее важных выводов, которые сделал Скадовский, подытоживая работу своего коллектива, было то, что он обратил внимание на случаи так называемого «подщелочения» воды в прудах и озерах под влиянием фотосинтетической активности фитопланктона и то, что это подщелачивание связано с увеличением содержания кислорода в воде. Он писал: «В зависимости от интенсивности и соотношения между процессами ассимиляции и дыхания (*в водоеме — А.Р.*) устанавливается то или иное распределение pH…» (Скадовский, 1928, с. 54). Отсюда: «…

показатель pH в водоеме является важнейшим и характерным признаком для суждения о типе водоема, о его физиологическом типе в особенности» (там же, с. 55). Особенно ярко эта идея прослеживается в статье В.И. Олифан (1928), опубликованной в анализируемом сборнике. Показатель pH, таким образом, получил признание как индикатор жизнедеятельности водоема в целом. Скадовский (1928) заключает, что в проникновении методов физической химии в гидробиологические исследования заложена основа прочной связи между гидробиологией и общей физиологией.

В конце 1920-х – начале 1930-х гг. Скадовский расширяет программу сравнительно-лимнологических исследований водоемов. В качестве физико-химических факторов среды он рассматривает не только pH, но и ионный состав воды, ее цвет, и т.д. В ранних работах такой подход также присутствовал, но здесь он становится уже более отчетливым, так как pH перестает выступать как доминирующий фактор: «Группировка озер, намеченная проф. С.Н. Скадовским, является началом такого обобщенного анализа, где pH дается все время в тесной связи с остальными важнейшими компонентами, как электропроводность (общая соленость), окисляемость, CaO, бикарбонаты» (Амлинский, 1933, с. 47). Сергей Николаевич разделяет водоемы на группы по их физико-химическим показателям. Для характеристики состояния живых организмов Скадовский (1933) предлагает учитывать биомассу зоопланктона, выраженную в скорости потребления кислорода: «Чтобы получить общую единицу для сравнения (*озер — А.Р.*), я сделал попытку выяснить для каждого озера количество кислорода, потребляемого всей совокупностью зоопланктона (коловратки и ракообразные) в 1 м^3 в течение часа» (с. 96). Хотя Скадовский и не говорит это прямо, но из текста можно понять, что он считает именно биомассу зоопланктона показателем общей продуктивности водоема: «Установление количественных данных по планктону с указанием общего количества особей не дает ясного представления о ресурсах питательного материала, распределенного в толще воды, так как потребность в пище у различных зоопланктеров весьма различна. <…> Универсальным, общим показателем интенсивности обмена, а следовательно и потребности в пище служит потребление кислорода» (там же, с. 106).

Характерной чертой исследовательской программы Скадовского стало внимание к наиболее мелким формам водных организмов — планктону, которым он занимался с самого начала своей научной деятельности. Здесь, с одной стороны, оказали свое влияние традиции, ведь планктоном в то время занималось большинство гидробиологов. С другой стороны, планктон в силу своих небольших размеров наиболее удобен для экспериментов. Во-вторых, выбор им (под влиянием Н.К. Кольцова) pH как фактора среды привел к выводам о соотношении ассимиляционных и диссимиляционных процессов в водоеме и о том, что организм может воздействовать на среду, как и среда на него. Постановка таких вопросов была бы невозможна без подготовки в рамках школы Кольцова. И именно такая постановка вопроса привела Скадовского к идее целостности водоема на физиологической основе. Здесь Скадовский проявил себя очень ярким сторонником организмоцентризма. Если самого Кольцова интересовали, разумеется, исключительно физиологические реакции организмов и биохимические процессы в клетках в их зависимости от условий среды, то Скадовский, имевший опыт и сугубо гидробиологической работы, осуществил переход от организмов к водоемам: «Поднятая им (*Кольцовым — А.Р.*) проблема зависимости биологических процессов от реакции

среды стала главной в исследованиях лаборатории физико-химической биологии Института экспериментальной биологии — ею заведовал С.Н. Скадовский. Итогом многолетней работы был том трудов под редакцией С.Н. Скадовского «Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод» — важное подтверждение того, что физико-химическое направление Н.К. Кольцова получило продолжение в делах его учеников и сотрудников» (Винберг, 2006, с. 265).

Является весьма примечательным, что Скадовский впоследствии перешел от исследования зависимости организмов от pH к изучению их скорости обмена. В целом уже к середине 1930-х гг. он близко подошел к продукционной проблематике балансового толка (в смысле Г.Г. Винберга), к изучению процессов деструкции, что наглядно видно из его монографии «Экологическая физиология водных организмов» (Скадовский, 1955). Скадовский (1955) писал: «Успехи в области микробиологии и физиологии водных организмов приводят к важнейшему выводу о том, что именно водоросли и бактерии, благодаря особенностям их обмена, размножаемости и приспособляемости играют основную роль как в создании, так и в разрушении органического вещества. Животные играют, сравнительно с бактериями, второстепенную роль в общем процессе разрушения органического вещества» (с. 9); «Физиологический подход к изучению биоценозов, основанный на изучении закономерностей энергетики фотосинтеза и дыхания — важнейшее и необходимое условие для дальнейшего, более углубленного изучения гидробиологических процессов» (с. 305).

Иногда Скадовского считают физиологом, ставшим гидробиологом (Гиляров, 2005), но весь анализ его деятельности показывает, что это не так. Скадовский сумел объединить чисто физиологические эксперименты и классические планктонные исследования, с которых началась его деятельность. В результате такого объединения целостность водоема, о которой так много говорили гидробиологи, все больше приобретала материальную основу.

Одним из непосредственных учеников Скадовского был Г.Г. Винберг. В годы аспирантуры под его руководством он выполняет не только упомянутую работу по Попову пруду, но и исследует особенности летальности ионов (Винберг, 1932). Винберг в начале 1930-х гг. также принимает участие в экспедициях Тропического института по обследованию прудов-холодильников в связи с малярийной проблемой. Руководила этими экспедициями ученица Скадовского — В.И. Олифан (Винберг и др., 1934).

4. Организм как фактор среды и водоем как «биологически» целое в работах В.М. Рылова

С.Н. Скадовского, как и многих экспериментаторов первой четверти XX века, интересовало в основном влияние физико-химических факторов на организм. Вместе с тем, постепенно накапливалось все больше данных в пользу того, что сам организм может выступать активным преобразователем среды. Проблема взаимного влияния организма и среды была намечена Скадовским, но не развита им в сильной степени. В 1920-е гг. наряду с гидрофизиологией Скадовского специалистом

по пресноводному планктону, работавшим в Зоологическом музее Академии наук в Ленинграде, В.М. Рыловым были предложены интересные и оригинальные теоретические представления о целостности водоема (Жадин, 1947б). Рылов был первым исследователем, поставившим вопрос об организме как факторе среды, причем факторе, играющем значительную средопреобразующую роль.

Вячеслав Михайлович Рылов (1889–1942): краткая биография и начало научной карьеры

Вопреки опубликованной биографии В.М. Рылова (Киселев, 1963), в которой сообщается, что Вячеслав Михайлович родился в семье педагогов, он был незаконнорожденным сыном повивальной бабки Елизаветы Александровны Шершовой. В очень раннем возрасте (в декабре 1890 г.) Вячеслав был усыновлен семьей «старшего контролера винокуренных заводов» Санкт-Петербургской губернии Михаила Михайловича Рылова (СПбФ АРАН. Ф. 55. Оп. 4. Д. 100. Л. 63). Детские годы Вячеслава прошли в городе Кологриве Костромской губернии (Киселев, 1963). Уже здесь у него, еще ребенка, зародился интерес к изучению природы, наблюдениям за ней. В 1909 г. Рылов поступает на естественное отделение Петербургского университета. С осени 1916 г. и до конца жизни он — сотрудник Зоологического музея Императорской Академии наук — Зоологического института Академии наук СССР (ЗИН) (СПбФ АРАН. Ф. 55. Оп. 4. Д. 100. Л. 27 с оборотом). В период с 1929 по 1942 г. Рылов заведовал отделением ракообразных и планктона этого института, входившим в состав созданного в 1930 г. при реорганизации ЗИНа отдела гидробиологии (до 1936 г. Рылов руководил всем отделом). Параллельно с работой в Зоологическом институте Рылов работал в других учреждениях. В 1915–1916 гг. он состоял ассистентом на кафедре рыбоводства Петербургских сельскохозяйственных курсов. С 1920 по 1931 г. работал ученым специалистом Петергофского естественнонаучного института. С 1924 по 1935 г. был профессором Ленинградского университета, где читал курс планктонологии (читал его здесь также в 1920–1921 гг.). С 1919 по 1935 г. работал в Государственном гидрологическом институте (ГГИ): сначала гидрологом, затем старшим гидрологом. В 1934 г. Вячеславу Михайловичу была присвоена степень доктора биологических наук без защиты диссертации. Во время блокады Ленинграда Рылов тяжело заболел (Киселев, 1963). Он и его жена (лаборант-гидробиолог Л.П. Рылова), к сожалению, по каким-то причинам поздно приняли решение об эвакуации из осажденного города. Рылов оставался в ЗИНе в период эвакуации до последнего для охраны его коллекций. Тяжелые условия эвакуации обострили течение болезни ученого. 22 марта 1942 г. в день своего рождения (9 марта по старому стилю) Вячеслав Михайлович умер в эвакуационном госпитале на станции Мантурово Костромской области; он похоронен на местном кладбище.

Научные изыскания Рылова начались еще в студенческие годы (Киселев, 1963). Он занимался сбором зоопланктона различных водоемов Российской Империи. Так, в 1911–1912 гг. по поручению нижегородского губернского земства молодой ученый исследует фауну Нижегородской губернии; в 1913–1914 гг. Рылов командирован Санкт-Петербургским обществом естествоиспытателей на озеро Селигер (изучение озерного планктона); в 1915 г. — работа на Мурманской морской биологической станции, в особенности на озере Могильном на острове Кильдине (Киселев, 1963). В результате уже за период учебы в университете Вячеслав Михай-

лович накопил большой материал по систематике и фауне пресноводных Crustacea (Copepoda и Cladocera). Работая с коллекциями Зоологического музея, он описал и ряд новых видов этой группы.

Первые работы Рылова были посвящены почти исключительно вопросам систематики и фаунистики планктонных ракообразных. Но на основе обширного материала он занимается и задачами общетеоретического характера (Киселев, 1963). Так, он рассматривает проблему ледниковых реликтов, а также само понятие «планктон», «планктонный организм». Даже в ранних работах Вячеслава Михайловича намечается его стремление к детальному анализу не только состава, но и происхождения фауны. Например, он рассматривает типологию изучаемых озер по планктону и анализирует соотношение в них пелагических и прибрежных форм. Хотя такая постановка проблем практически не отличает его работы от большинства работ гидробиологов того времени, но свидетельствует о склонности исследователя к глубокому экологическому анализу материала.

«Цветение» воды и организм как фактор среды

В начале 1920-х гг. В.М. Рылов начинает публиковать ряд работ, в которых постепенно приближается к проблеме целостности водоема. Интересно, что на 1923 г. приходится большое количество его публикаций, посвященных одной из волновавших его в те годы научных проблем — воздействия организма на среду, организма как фактора среды.

С начала 1920-х гг. и на протяжении почти 10 лет Вячеслав Михайлович исследует биологию планктона прудов Петергофского парка (Рылов, 1923а, б, 1925, 1929б), но, конечно, посещает с целью сбора материала и другие водоемы (Рылов, 1929а). Как планктонолог, он сочетает количественный учет организмов и установление их таксономического состава с определением гидрохимических показателей воды. Такой подход был достаточно традиционным среди гидробиологов первой четверти XX века (Frey, 1963).

Поначалу Рылова в большей мере привлекает явление «цветения» воды в водоеме. В статье, посвященной замору рыбы (Рылов, 1923в), ученый говорит о вредном влиянии массового развития фитопланктона для хозяйства. Это влияние выражается не только в закупорке орудий лова и жабр молоди рыб, но и в изменении химического состава воды: «Гораздо более распространены, однако, случаи вредного влияния массового развития фитопланктона, обусловливаемого изменениями химических свойств воды вследствии его отмирания. В мелких, хорошо прогреваемых стоячих или слабопроточных водоемах умеренных широт, летом нередко происходит массовое развитие синезеленых планктонных водорослей…» (Рылов, 1923в, с. 42). В этой работе отчетливо проявляется акцент на изменении химического состава воды в результате посмертного разложения планктона.

Однако Рылов (1923а) обращает внимание и на прижизненное воздействие организмов планктона на состав и свойства водной массы во время «цветения»: «Заслуживает внимания необычайно сильное повышение содержания растворенного кислорода в поверхностном слое, обусловленное, бесспорно, деятельностью *Anabaena scheremetievi* (совместно с *Pandorina morum*) при ее массовом развитии. <…> Весьма сильное повышение содержания растворенного кислорода вследствие жизнедеятельности планктонных водорослей, уже неоднократно отмечалось» (с. 108). В другой работе он отмечает падение прозрачности воды во время «цветения» (Рылов, 1925).

Исследуя вертикальное распределение газов в одном из прудов, Рылов проводит сравнительную оценку роли жизнедеятельности организмов и абиотической составляющей (которая может быть и чисто химической природы). В поверхностном слое воды обогащение кислородом происходит за счет фотосинтеза: «Высокое содержание этого газа (*кислорода — А.Р.*) в поверхностных слоях летом объясняется, конечно, непосредственным соприкосновением водной поверхности с атмосферой, а равно и деятельностью фитопланктона, подавляющая масса которого в Кристателлевом пруде концентрируется именно в слое 0–1 метр, в силу наиболее благоприятных для фотосинтеза световых условий этого слоя воды» (Рылов, 1923б, с. 9–10). В то же время в придонных слоях изменение химизма происходит за счет энергичных процессов в иловых отложениях: «Бесспорно, главным образом вследствие энергичной деятельности ила происходит потеря кислорода летом в придонном слое, и именно ил играет первостепенную роль в потреблении кислорода в период ледостава, когда роль зоопланктона, ввиду его крайнего обеднения, сводится почти к нулю, а значение бентонических животных вряд ли сколь либо значительно. Принимая во внимание количество и характер этих животных в нашем пруде, и тот факт, что огромное большинство их зимой в нем пребывает в состоянии ничтожной окислительной деятельности, можно утверждать, что необычайно тяжелые зимние условия Кристателлевого пруда создаются главным образом вследствие биохимических процессов, протекающих в толще иловых отложений, и что в биологии этого водоема последним принадлежит роль первостепенного значения» (там же, с. 13).

Проведенные наблюдения дали возможность Вячеславу Михайловичу сформулировать основную, по его мнению, задачу гидробиологии. Это было сделано им в докладе на Первом Всероссийском съезде зоологов, анатомов, и гистологов, состоявшемся в Петрограде в декабре 1922 г. Доклад назывался «Об одной из основных проблем гидробиологии и о некоторых ближайших задачах гидробиологических исследований» (Рылов, 1923г). В этом докладе Вячеслав Михайлович, пожалуй, впервые среди гидробиологов четко сформулировал понимание «водоема как биологического целого». Водоем Рыловым рассматривается не как организм, индивидуум, «микрокосм», и т.д. Суть биологической целостности водоема по Рылову состоит в том, что не только среда влияет на водное население, но равным образом и это население влияет на среду. В качестве примера он приводит фотосинтетическую деятельность водорослей, изменяющую газовый режим водоема. Кроме того, ученый указывает на биохимические процессы в иловой толще, протекающие за счет активности микроорганизмов. По Рылову (1923г) в водной среде «подобные влияния необычайно значительны» (с. 68). Дальше он подчеркивает взаимовлияние среды и организма: «…водная масса является как бы аккумулятором воздействий со стороны происходящих в ней биологических процессов. В силу своих физических свойств, аккумулируя эти воздействия, водная масса непосредственно отражает их на своем населении» (там же). Поэтому среди всех исследовательских проблем роль организма как фактора среды, по мнению Рылова, должна быть выдвинута на первое место. В разрешении этого вопроса необходимо сочетание экспериментального и полевого подхода. По мнению ученого, нужно детальное биологическое изучение конкретных видов планктонных животных и растений с целью выяснения «пределов оптимальных условий относительно различных факторов водной среды» (там же).

Дальнейшее изучение прудов подтверждало и углубляло прежние наблюдения Рылова (1925): «За ночь, вследствие подавления ассимиляционной деятельности водорослей, энергичного разложения ила и, вероятно, дыхания животных организмов, в частности зоопланктона, своб. CO_2 накопляется в поверхностном слое, в котором констатируется от 3 до 9 mgr. своб. CO_2 ‰» (с. 86).

Вопрос взаимовлияния организма и среды Рылов обобщает в большой работе, опубликованной в международном издании на немецком языке (Rylov, 1927a). Данная статья подготовлена по материалам доклада, прочитанного автором на III Международном лимнологическом конгрессе в 1925 г. Рылов говорит о необходимости количественного исследования взаимной связи организма и среды. Он подчеркивает, что, благодаря Э. Науманну, разработавшему представления об экологических спектрах, проблема влияния среды на организм уже начала разрабатываться количественно. Однако совсем иная ситуация сложилась в отношении влияния организма на среду. По Рылову (Rylov, 1927a): «Определенная комбинация химических (и отчасти чисто физических) условий водного биотопа в очень высокой степени обусловлена непосредственным влиянием его населения»[5] (S. 406). Рылов подчеркивает, что это влияние имеет физиологическую природу: «Очевидно, что активное воздействие на водную среду является результатом физиологической активности организмов…» (там же). Он приводит хорошо известные примеры. Так, «даже при интенсивном, вызванном иловой ферментацией образовании углекислого газа, высокое развитие фитопланктона приводит к полному исчезновению свободного углекислого газа» (там же, S. 407). По Рылову пересыщение кислородом верхних слоев эпилимниона является довольно обычным явлением. С другой стороны, зоопланктон выступает как бы антагонистом продуцентов, так как в результате дыхания животных углекислый газ, наоборот, выделяется.

Рылов разработал классификацию путей влияния водных организмов на среду. Он подразделяет все возможные воздействия на биотические и некротические или абиотические. Внутри биотических влияний он говорит об активных и неактивных влияниях. Чисто биологические воздействия, непосредственно связанные с жизнедеятельностью организмов, Рылов называет активными влияниями. Примеры их приведены им в первую очередь, когда он начал рассматривать вопрос влияния организмов на среду. В том случае, когда жизнедеятельность организмов действует на среду опосредованно, Рылов выделяет косвенные (неактивные) влияния. Например, при массовом развитии планктона прозрачность воды резко уменьшается. Некротические влияния по Рылову связаны с изменениями химического состава воды при разложении отмирающих организмов: «Со смертью планктонных организмов их влияние на водную среду еще не закончилось» (Rylov, 1927a, S. 412). Но это всегда только неактивные воздействия.

Планктон представляется Рылову, как и Скадовскому, особенно удобным для исследований взаимосвязи организма и среды, поскольку организмы этой группы развиваются в массе. К тому же методы количественного учета именно для планктона хорошо разработаны.

Рылов постоянно обращается к идее наблюдаемого им и другими гидробиологами количественного соответствия между изменениями в химизме водной среды

[5] Здесь и далее перевод работ В.М. Рылова с немецкого языка по моей просьбе любезно сделан доктором Катрин Шнибс (Katrin Schniebs) (Зенкенбергский музей естественной истории в Дрездене (Германия)).

и уровнем развития планктонных организмов. Он считает каждый организм «единицей жизни определенной физиологической способности». И далее: «…влияние определенной планктонной ассоциации на водную среду фактически определяется совокупным индивидуальным влиянием организмов этой ассоциации. Общий эффект изменения окружающей среды, вызванного планктоном, напрямую связан с индивидуальной физиологической способностью отдельных организмов, образующих ассоциацию» (Rylov, 1927a, S. 413). Рылов пытается оценить результирующий эффект изменения среды организмами различных групп: «Например, высокая продукция фитопланктона с одновременным истощением зоопланктона (что обычно совпадает) указывает на преобладание ассимиляционной активности, когда изменения в водной среде принимают определенное направление» (там же, S. 414). В то же время: «Только при определенных оптимальных внешних условиях организм может полностью продемонстрировать свою потенциальную физиологическую способность» (там же).

В понимании Рылова проблема количественной оценки влияния планктона на водную среду в методологическом отношении распадается на две части: количественная оценка изменения среды; одновременная количественная оценка самой планктонной ассоциации, вызывающей эти изменения. Чтобы конкретизировать этот аспект, ученый вводит понятие биодинамического титра (BP[6]-титр), выражаемого с помощью неравенства, где в правой и левой частях приведены величины, характеризующие состояние активности в начальной и конечной фазе физиологического процесса (например, количество выделяемого при фотосинтезе кислорода), а в середине — количество самого планктона. По мнению Рылова, с помощью BP-титра мы получаем приблизительную меру амплитуды изменения показателя среды в связи с определенной величиной продукции. В частности, «BP-титры могут дать некоторые важные сопоставимые показания для количественной оценки кислородпродуцирующей активности различных ассоциаций фитопланктона» (Rylov, 1927a, S. 418). Автор конкретизирует, что количество планктона удобнее выражать не в количестве индивидуумов, а ввиду их маленьких размеров — через содержание органического вещества планктона, что в 1920-е гг. было не совсем традиционным взглядом.

Далее Вячеслав Михайлович обращает наше внимание на то, что организмы различных таксономических категорий «в зависимости от их реакционной поверхности и их конституциональных свойств не оказывают эквивалентного воздействия на водную среду при одинаковых условиях внешней среды» (Rylov, 1927a, S. 419). Он поясняет: «То, что фитопланктон и зоопланктон по-разному влияют на водную среду, вполне понятно. Однако в одной и той же систематической группе организмов планктона рода и даже виды имеют очень разные способности, например, по моим наблюдениям, Copepoda лимнопланктона, вероятно, потребляют кислород гораздо более интенсивно, чем Cladocera. Вряд ли можно сомневаться, что маленькая коловратка потребляет гораздо меньше кислорода в час, чем большой *Cyclops*» (там же). Рылов предлагает подход к измерению «физиологической способности организма»: «…понимать под индивидуальной физиологической способностью организма к данному фактору окружающей среды количественное изменение (±)

[6] Аббревиатура автором не разъяснена. Можно предположить, что это первые две буквы от слов «биологическая продукция», вероятно, на немецком языке.

последнего в час и в наиболее оптимальных для этого организма условиях» (там же). Сравнивая ВР-титры для разных организмов, можно говорить о биодинамическом стандарте (ВР-стандарте), с помощью которого получаем сравнительную меру оценки показателей разных организмов. Для этого необходимы экспериментальные исследования по физиологии планктона. А выражать результаты экспериментов необходимо как раз в виде стандартов. Например, при измерении фотосинтеза какой-либо водоросли следует выражать увеличение кислорода в среде в ходе одночасовой активности в 1 $см^3$ на 1 $мм^2$ реакционной поверхности при оптимальных условиях фотосинтеза.

Таким образом, Рылов, пожалуй, впервые в гидробиологии ввел конкретный показатель для учета и сравнения средообразующей активности организмов. До него такая задача еще никем не была поставлена.

Единство геологических и биологических процессов — водоем как «лимнологически целое»

В.М. Рылов, изучавший планктон множества разнотипных водоемов, прекрасно сознавал, что в водоеме действуют не только те процессы, что обусловлены «динамикой» (жизнедеятельностью) планктона, но также и чисто геологические явления. Вячеслав Михайлович предложил логическую схему того, как соотносятся эти две группы процессов, введя представление о первичном и вторичном трофостандарте (Rylov, 1929[7]). Свои взгляды он во многом основывает на идеях региональной лимнологии Э. Науманна.

Под первичным трофостандартом Рылов подразумевает свойства воды, приходящей в водоем. Эти свойства в значительной степени определяются геологическими особенностями местности. Поэтому продукционный тип водоема, то есть, уровень первичной продукции в нем, напрямую зависит от химического состава поступающей воды. Рылов подчеркивает: «Геологические факты являются основой, на которой в принципе основывается концепция трофизма водоема» (Rylov, 1929, S. 541). В этом суждении Рылов практически повторяет основную идею Науманна.

Поступающая в водоем вода претерпевает ряд превращений в самом водоеме: «В результате процессов, происходящих в самом водоеме как *лимнологическом целом*, свойства воды, питающей водоем, аллохтонные по природе, претерпевают ряд изменений» (Rylov, 1929, S. 542). Эти изменения определяются особенностями самого водоема.

То есть, первичный трофический стандарт также изменяется. Для этих процессов по Рылову существует две группы причин. Во-первых, это биогенные процессы, обусловленные жизнедеятельностью организмов, в особенности ассимиляционными процессами фитопланктона. Во-вторых, это процессы эрозии почвы, слагающей водный бассейн. В результате можно говорить о формировании вторичного трофостандарта. Важнейшей задачей лимнологии является изучение взаимосвязи первичного и вторичного трофостандарта. Иными словами, речь идет об изучении связи высоты количественного развития фитопланктона и геологических условий бассейна водоема. Для того, чтобы эффективно проводить такие исследова-

[7] Статья написана по материалам доклада на очередном Международном лимнологическом конгрессе.

ния, Рылов намечает пути их стандартизации. В частности, он предлагает выбирать для работы водоемы со сходными характеристиками. В этой связи Рылов заостряет внимание на необходимости расширения гидрохимических исследований водоемов. Особенно важно накопление данных по азоту и фосфору.

По мнению Рылова: «Лимнобиологические исследования постоянно требуют сравнения биологии организма и химических факторов окружающей среды. Эти сравнения должны обеспечить богатый исходный материал, без которого невозможно рационально и фактически приблизиться к распределению спектров окружающей среды в соответствии с принципом трофических уровней (поли-, мезо- и олиготрофия)» (Rylov, 1929, S. 547).

Пожалуй, в данных работах Рылов подчеркивает две важнейшие группы процессов, определяющие целостность водоема: жизнедеятельность организмов и геологические явления на водосборе.

В те же годы в связи с проблемой соотношения первичного и вторичного трофостандарта, то есть, аллохтонных и автохтонных процессов, Рылов обращает свое особое внимание на донные отложения водоемов. В 1927 г. вышла его работа по иловым отложениям озера Ильмень (Rylov, 1927b), в которой ученый выясняет их происхождение и приходит к выводу, что богатство илов отмершим фитопланктоном свидетельствует о высоко продуктивном состоянии водоема. Ученый полагает необходимым исследование вопроса о влиянии донных отложений на физико-химический режим водной среды.

Рылова, как и многих исследователей того периода, интересует вопрос о газовом режиме придонного слоя воды. Например, характер хода кислородной кривой в водоеме для А. Тинеманна послужил в качестве одного из типологических показателей трофии водоема. При обследовании озера Кардывач в Закавказье, Рылов (1930) обсуждает вопрос о возможности потребления кислорода донными отложениями олиготрофных озер. Как полагает автор, озеро это, характеризующееся слабым развитием планктона, то есть, олиготрофное, тем не менее, накапливает значительный запас органического ила, который при определенных условиях может поглощать кислород. Ил этого озера является аллохтонным по происхождению, то есть, озеро заносится материалом, привносимым извне, с водой притоков. В то же время, потребление кислорода илом происходит в слабой степени. Но объяснение этому в данном случае состоит не в бедности отложений органическим веществом, а в особых гидрологических условиях, которые приводят к интенсивной циркуляции воды в придонной области, поэтому кислород и не успевает поглотиться илом в значительных количествах. Рылов видит в описанном им случае «прекрасный пример зависимости озера, и в частности его биологии, от окружающей местности» (Рылов, 1930, с. 112).

В заключение анализа укажем, что в одной из своих работ 1920-х гг., выполненной на прудах Петергофского естественнонаучного института, Рылов обращает внимание на средообразующее воздействие фитопланктона и макрофитов, проявляющееся в сдвиге pH воды (Рылов, 1929б). Здесь же он рассуждает об относительной роли автохтонных и аллохтонных процессов. По Рылову первые выступают на передний план, когда сводятся к минимуму внешние влияния: «При сухой устойчивой погоде, канавы, несущие гуминовые воды в Кристателлевый пруд, вполне или в значитель-

ной степени пересыхают и приток дистрофирующих вод сводится к минимуму. В это время в пруде начинают выступать на передний план автохтонные условия, резко влияющие на режим pH, обусловливая сдвиг pH вправо, в сторону щелочности. Это, во-первых, повышение продукции фитопланктона и, во-вторых, разрастание зарослей макрофитов. В открытой толще воды (пелагиаль) сдвиг pH вправо должен происходить насчет ассимиляции фитопланктоном, при которой имеет место подщелачивание. Принципиально тот же процесс происходит и в прибрежной области, где, однако, он идет в первую очередь насчет фотосинтеза зарослями макрофитов» (там же, с. 117). Далее Рылов указывает: «Вообще pH может служить прекрасным индикатором на физиологическое состояние макрофитов в прибрежной области, где амплитуда суточных колебаний pH в течение года колеблется в связи с вегетационным циклом макрофитов» (там же, с. 119). И, наконец, колебания водородного показателя могут быть связаны и с продукцией и деструкцией планктона: «…при высоте продукции фитопланктона <…> и притом при одновременном развитии *фитопланктона* (гл. обр. *Rotatoria*) (*видимо, опечатка, так как Rotatoria относятся к зоопланктону — А.Р.*), я нередко наблюдал (в отсутствии макрофитов) сдвиг pH в течение дня не свыше 7,4–7,5» (там же, с. 122).

Как ни удивительно, но в 1930-е гг. Рылов не развивал подробно высказанные им в 1920-е гг. идеи взаимосвязи автохтонных и аллохтонных влияний в водоеме. Более он не возвращался и к вопросу количественной оценки влияния организма на среду.

Место работ В.М. Рылова в современной ему гидробиологии

Анализ работ В.М. Рылова позволяет проследить эволюцию взглядов гидробиологов первой четверти XX века. Начав с вполне традиционного для этого периода исследования фауны и систематики планктона, Рылов перешел к количественному анализу воздействия организма на среду. Во взаимовлиянии организма и среды, а применительно к водоему — первичного и вторичного трофического стандарта, то есть, аллохтонных и автохтонных влияний, Рылов видел биологическую целостность водоема. Рылов также подчеркивал необходимость экспериментального изучения жизнедеятельности планктона, поскольку именно планктон развивается в водоемах в массовых количествах, и между интенсивностью его жизнедеятельности и изменениями в химическом составе воды существует пропорциональность. Кроме того, Вячеслав Михайлович указывал на разнонаправленность изменений в среде, которые происходят за счет жизнедеятельности разных групп организмов — фито- и зоопланктона.

Рыловым был сделан существенный шаг вперед на пути познания целостности водоема. Он показал путь перехода от количественного учета планктона и физиологического эксперимента с организмами к исследованию связи между геологическими условиями водоема и внутриводоемными процессами. До Рылова почти никто вопрос целостности водоема подобным образом не ставил. Существенно также, что Рылов впервые предложил количественный показатель продукционной способности организмов, измеряемый через скорость изменения химического состава воды (биодинамический стандарт), например, по концентрации кислорода.

5. От лаборатории к водоему: фотосинтез как ключевой процесс и скляночные опыты

Несомненно, что большое стимулирующее воздействие на лимнологов Европы (и СССР, в частности) оказала разработка Э. Науманном и А. Тинеманном основных принципов так называемой региональной лимнологии и классификации водоемов по уровню трофии. Не вдаваясь в детали данной системы взглядов[8], можно уверенно сказать, что она была по своей сущности одновременно и географической и физиологической.

Науманн полагал, что водоемы, располагающиеся на геологически неоднородных территориях, являются различными и в биологическом отношении. Так, водоемы горных областей в силу геологических особенностей территории содержат небольшое количество солей, тогда как водоемы на плодородной равнине имеют богатую электролитами воду. Согласно Науманну от состава воды зависит и уровень развития фитопланктона в нем. Вместе с тем, водоемы разных трофических типов отличаются также по характеру донных отложений, вертикальному распределению кислорода, уровню количественного развития бентоса. Науманн попытался рассмотреть водоем как своеобразную «единицу жизни», в которой фитопланктон играет ключевую роль.

Идеи региональной лимнологии не только стимулировали «проверку» существования тех или иных типов водоемов в разных участках земного шара, накопление данных по их характеристикам, но и в определенной степени способствовали формированию интереса к фотосинтезу планктонных водорослей как к ключевому процессу в биологии водоема. Например, венгерский гидрохимик Р. Мауха, работы которого сейчас практически забыты, в связи с этим рассматривал кинетические аспекты поглощения и выделения газов водой и клетками водорослей (см., например, Maucha, 1924). Для этого он поставил эксперименты с выделением и поглощением кислорода в образцах воды из прудов и озер, заключенных в склянки. Мауха обратил внимание на то, что поступление кислорода в силу физико-химических причин эффективнее через поверхность клетки планктонной водоросли, нежели через поверхность воды. Отсюда он сделал вывод об относительной независимости гидробионтов от воздушной среды над водоемом. Мауха видел в фотосинтезе планктонных водорослей ключ к решению проблемы единства живых организмов («hydrobios» в его терминологии) в водоеме и неорганической среды в духе региональной лимнологии. Примечательно, что он был учеником химика Л. Винклера — автора методики определения содержания кислорода в природной воде (Entz, 2008). Мауха (Maucha, Unger, 1924) также обратил внимание на источники углеродного питания водорослей (углекислый газ, гидрокарбонаты) и констатировал, что в целом ряде случаев между планктонными водорослями и бактериями существует своеобразный «симбиоз»: выделяющийся при распаде органических веществ за счет бактерий углекислый газ используется при фотосинтезе водорослей. Более того, по мнению Мауха, продукция фитопланктона чаще всего лимитирова-

[8] См. оригинальные работы Э. Науманна: впервые идеи региональной лимнологии он излагает в статье 1921 г. на немецком языке, а подробно ученый их развивает в статье 1927 г., которая приобрела большую известность (Дексбах, 1927). В том же году работа была переведена на русский язык Н.К. Дексбахом (Науманн, 1927), а в 1929 г. вышла и на английском языке (Naumann, 1929).

на углекислым газом, поскольку скорость выделения кислорода пропорциональна содержанию углекислоты.

Физиологические эксперименты в самих водоемах и с образцами воды, заключаемыми в склянки, имеют достаточно давнюю историю. Так, еще в 1891 г. P. Regnard опубликовал схему эксперимента с проростками редиса и кресс-салата, закрепленных на разной глубине в Средиземном море близ Монако (Talling, 1984). Цель этой работы — определить, сколько образуется хлорофилла в зависимости от степени ослабления света на разных глубинах. Г.Г. Винберг (1960) указывает на один из первых примеров использования склянок: К. Кнауте (K. Knaute), статья которого была опубликована в 1898 г., с помощью данного метода выяснял причины увеличения содержания кислорода в воде пруда при лунном свете.

Но большинство работ на рубеже XIX–XX вв. выполнялись для целей изучения физиологии водорослей, а не для измерения количества образуемых и разрушаемых органических веществ. Так, склянки применялись для измерения зависимости скорости фотосинтеза водорослей от глубины (например, в работе Ф. Руттнера (F. Ruttner) 1926 г.). Мной уже упоминалась работа А. Пюттера 1908 г., в ходе которой ученый экспонировал склянки в лаборатории на свету и в темноте в течение 22 часов. В статьях 1924 (Putter, 1924) и 1926 гг. Пюттер продолжает эксперименты по определению скорости фотосинтеза в склянках с природной водой. В работе 1926 г. Пюттер экспонировал склянки в течение нескольких суток, погрузив их в аквариум «в тени большого дерева» (Винберг, 1960). Эксперименты с погружением склянок непосредственно в море проводил Х. Гран в 1916 г. Эти эксперименты он продолжал, по крайней мере, до 1932 г. (Clarke, Oster, 1934). Наконец, уже упомянутый Мауха предложил характеризовать продуктивность водоемов по величинам скорости фотосинтеза фитопланктона, измеряемым в лаборатории при температуре 27,7 °С, которую он на основании своих опытов посчитал оптимальной (поскольку именно при этой температуре скорости выделения и потребления кислорода равны). Мауха также предложил единицу продуктивности водоемов «1 винклер», названную в честь учителя и соответствующую 0,046 мг кислорода в сутки. Ученый также сравнивает продуктивность разных озер в винклерах, переводит кислород в количество глюкозы, в калории и даже в лошадиные силы. Винберг (1960) полагал, что работы Мауха абстрактны и умозрительны. В дальнейшем серьезного внимания они, действительно, не получили. Между тем, по всей видимости, именно Мауха (если не считать Кнауте) стоит считать самым первым исследователем, применившим склянки для изучения продуктивности пресноводных водоемов.

Интересно, что морские биологи, как считается, опередили лимнологов в применении скляночной методики. Традиционно в литературе, посвященной метаболизму экосистем, указывается, что первый опыт работы со склянками принадлежит Т. Гаардеру и Х. Грану (Gaarder, Gran, 1927; Staehr et al., 2012). С культурами фитопланктона в светлых и затемненных склянках, погружавшихся в море, работали Г. Кларк и Р. Остер, которые измеряли интенсивность фотосинтеза и дыхания в натурных условиях (Clarke, Oster, 1934).

Начиная с 1930 г., количество публикаций, в которых рассматриваются скляночные опыты, стремительно растет. Правда, не все эти работы имели целью рассчитать первичную продукцию — часто по-прежнему исследователи находились в

кругу физиологической проблематики. Так, в 1930 г. на одном из британских озер работала П. Дженкин (Jenkin, 1930), изучавшая интенсивность фотосинтеза диатомовых водорослей на разных глубинах (примечательно, что ее работа, видимо, осталась без внимания гидробиологов, поскольку мне нигде не встретились ссылки на эту публикацию, хотя она и появилась в известном международном издании). Интересно, что сама автор — одна из немногих первых женщин — гидробиологов в Европе, начавших работу в первой половине XX века (Toogood, Waterton, Heim, 2020). В 1932 г. начал свои эксперименты член коллектива Винсконсинской лаборатории Э. Берджа и Ч. Джудея Х. Шомер (Schomer, 1934). Он, как и Дженкин, имел дело с культурами водорослей. Зимой 1934 г. похожим способом, но уже с образцами воды, работал немецкий исследователь К. Гейнрих (K. Heinrich) (Винберг, 1960). В силу сезона он не мог измерить скорость фотосинтеза и изучал только потребление кислорода в затемненных склянках. Однако Гейнрих на основании зимних данных попытался определить скорость фотосинтеза летом. Для этого он сравнивал убыль кислорода в склянках и в открытой воде озера, предположив, что эта убыль зависит от фотосинтеза. Определив ее в 0,03 мг кислорода, он путем различных допущений определяет скорость летнего фотосинтеза в 1,3 мг кислорода на литр.

Как хорошо известно гидробиологам, в 1932 г. Г.Г. Винбергом впервые в мире было осуществлено определение годовой первичной продукции фитопланктона озера на основе метода «темных и светлых склянок» (Hutchinson, 1973). В литературе, старой и современной, метод фигурирует под разными названиями, наиболее устоявшимися и распространенными из которых являются: «скляночный метод в кислородной модификации» (Алимов и др., 2013); light-and-dark-bottles method (Goldman, 1968).

Суть методики темных и светлых склянок, которая широко используется современными гидробиологами, довольно проста и общеизвестна и описана во многих руководствах. Склянки, заполненные водой из озера, экспонируются, как правило, в течение 24 ч либо в самом водоеме (например, закрепляются на разных глубинах, как это и делал Винберг), либо в лаборатории при специальном освещении, имитирующем естественный цикл. При этом часть склянок остаются прозрачными, тогда как часть тем или иным образом затемняются на весь период опытов, чтобы исключить протекание в них фотосинтеза. Винберг покрывал их лаком и завертывал в темную клеенку, в современных работах используется обертывание в фольгу, поскольку этот материал отражает падающий свет. По разнице содержания кислорода между исходной водой и водой из склянок по истечении суток определяются скорости фотосинтеза и дыхания в водной толще (причем различаются валовая и чистая первичная продукция). Валовая первичная продукция рассчитывается как разница содержания кислорода в воде светлой и темной склянок по окончании экспозиции. Вычисление чистой продукции обязательно включает учет трат на дыхание, то есть, она определяется как разница валовой первичной продукции и деструкции. При пересчете на единицу площади и определенный период времени определяют суточную, сезонную, годовую первичную продукцию фитопланктона всего водоема или его участков.

Одним из пионеров применения метода склянок на пресных водах считается ученик крупнейшего американского эколога Дж.Э. Хатчинсона — Г. Райли. Традиционно принято, что в 1935 г. независимо от Винберга им была применена та-

кая же методика на озере Линсли Понд в штате Коннектикут, США (Hutchinson, 1973), но статья по материалам исследования была опубликована только в 1940 г. (Riley, 1940). Хатчинсон писал по этому поводу буквально следующее: «The second major technical advance in the study of eutrophication was the introduction of methods of measuring phytoplankton productivity. The first experiments in lakes were made by Winberg (26) (*ссылка на работу: Винберг, 1934б — А.Р.*) in the USSR; rather later Riley (27) (*ссылка на работу: Riley, 1940 —А.Р.*) independently started an investigation in Connecticut» (Hutchinson, 1973, p. 273). Часто указывается, что о работах Винберга в Косино никто из зарубежных исследователей на тот момент не знал (Гиляров, 2005). Однако известная история, кочующая по страницам многих публикаций, в том числе, российских авторов, не совсем верна.

В работе Райли 1940 г. (Riley, 1940), на которую ссылаются многие авторы, включая Хатчинсона, методу склянок посвящена одна достаточно общая фраза: «In order to obtain an estimate of the amount of plankton growth, it was necessary to use the *well-known technique* of measuring the photosynthesis and respiration of plankton in clear and blackened bottles suspended at different depths» (Riley, 1940, p. 282). Далее в том же абзаце: «To keep conditions as nearly natural as possible, the bottles were filled with ordinary lake water and were suspended at the same depth from which the sample had been taken. They were generally left in the lake for one week and were then analyzed for oxygen by the Alsterberg modification of the Winkler technique» (там же). Итак, метод склянок рассматривается Райли как уже известный и вполне обычный прием (technique). Никаких разработок или модификаций в статье не проводится. Весьма интересно, что наблюдения на Линсли Понд, по сведениям Райли, относятся к 1937–1938 гг., но не к 1935 г., как об этом пишет Хатчинсон, а вслед за ним Винберг. В библиографическом списке к этой статье Райли из всех его собственных предыдущих работ скляночная методика рассматривается только в двух (Riley, 1938a, 1939). В одном случае (Riley, 1938a) речь идет о наблюдениях в море (Мексиканский залив). В частности, обсуждаются возможные ошибки, связанные с заключением воды в склянки, и статистическая обработка результатов эксперимента. Опять-таки нет и намека на собственную разработку и апробацию метода или указание на него как на новый. В списке литературы к этой работе встречаем статью Райли, посвященную тонкостям определениям пигментов фитопланктона для установления количества последнего (Riley, 1938b). Наконец, в работе Райли 1939 г. (Riley, 1939) обсуждается связь продукции и гидрохимических факторов, способы выражения продукции, а также сделана попытка установить пределы продуктивности для разных водоемов (привлекаются материалы наблюдений в Мексиканском заливе и на озере Линсли Понд). Снова нет обсуждения скляночного метода с точки зрения его новизны или особенностей техники применения. Следовательно, нет никаких оснований приписывать Райли заслугу разработки метода склянок для озер. Можно лишь указать на то, что Райли руководствовался опытом предшествующих исследователей на морях, перенеся его на озеро. Остается невыясненным вопрос — почему возникло устойчивое мнение о разработке Райли именно в 1935 г. на озере Линсли Понд скляночного метода для расчета продукции фитопланктона? Почему Хатчинсон ссылается на его работу, в которой даже нет подробного описания метода, где тот упоминается в самых общих словах? Очевидно, что в литера-

туре по непонятным причинам возникла эта странная путаница. Но каковы бы ни были ее причины, не следует повторять ту же ошибку. Райли не только не нужно считать разработчиком метода склянок для озер, но стоит говорить лишь о том, что он одним из первых применил прием, употреблявшийся в океанологии, на пресных водах. И сделал это не в 1935 г., а в 1937–1938 гг., опубликовав данные не в 1940 г., а в 1939 г. Подчеркну, что в отличие от Винберга, Райли методику не разрабатывал и не адаптировал, а просто перенес в свои исследования уже известную схему. Однако Райли очень подробно обсудил особенности расчетов продуктивности, употребление разных единиц ее измерения, а также соотнес продукцию кислорода и изменчивость других физико-химических показателей. Замечу также, что Райли, как и некоторые другие исследователи в то время, практиковал длительную многодневную (1 неделя), а не 1-дневную, как Винберг, экспозицию склянок.

Наконец, отмечу, что совсем неверно полагать, что опыты Винберга остались неизвестными для специалистов за пределами СССР. На некоторые его статьи, причем на русском языке (Винберг, 1937б, в), есть ссылки в публикациях коллектива школы Э. Берджа – Ч. Джудея (Manning, Juday, 1941; Juday et al., 1943). Здесь авторы подробно обсуждают его методику и полученные числовые данные, сопоставляют их со своими материалами.

Винберг, приступивший к своим экспериментам на озере Белом в подмосковном поселке Косино в мае 1932 г., на тот момент, как он сам писал, знал только о работе А. Пюттера 1924 г. (Винберг, 1960). По воспоминаниям Винберга, приведенным в статье А.М. Гилярова (2005), он вышел на статью Пюттера, когда Л.Л. Россолимо, руководивший Косинской лимнологической станцией, дал ему задание предложить методику количественного измерения баланса органических веществ. То есть, до начала своих опытов Винбергу практически ничего не было известно о способах экспериментального изучения продуктивности. В свете сказанного выше справедливо, что сам Винберг не считал предложенный им метод принципиально новым, отмечая, что попытки измерения скорости фотосинтеза в толще воды предпринимались и ранее (Винберг, 1960). Поэтому Винберг (1960) был против того, чтобы этот метод называли его именем, равно как и именем какого-либо другого автора: «Нет никаких оснований не только для последнего названия *(«метод Винберга» — А.Р.*), но и вообще для приписывания метода склянок какому-либо одному автору. Метод склянок — обычный и весьма распространенный простейший прием измерения интенсивности фотосинтеза водных растений. Поэтому многие и обращались к этому методу для измерения интенсивности фотосинтеза планктона» (с. 64). Свою заслугу Винберг видел в том, что именно он с помощью известной физиологической методики впервые измерил годовую продукцию фитопланктона озера, то есть, первичную продукцию, что до его работ еще не производилось, если не считать попыток Р. Мауха. Также существенно, что Винберг один из немногих исследователей, кто работал с образцами воды из водоема, а не культурами водорослей. В этой связи следует полагать неправильной современную попытку наименования скляночной методики «методом Винклера – Винберга» (Широкова, Озерова, 2019).

Основные установки Винберга при адаптации им скляночного метода для расчета продукции фитопланктона в водоеме сводятся к двум аспектам. Во-первых, Винберг уже в первой своей работе, посвященной скляночной методике, перево-

дит проблему круговорота органических соединений в энергетическую плоскость. Во-вторых, он заостряет внимание на необходимости регистрации выделения и поглощения кислорода, а не других веществ. Эти две установки тесно связаны между собой, на чем следует остановиться подробнее.

Самое первое сообщение Винберга о балансе органического вещества в водоеме, непосредственно посвященное описанию нового[9] метода и опубликованное в 1934 г. (Винберг, 1934б), начинается с упоминания превращений, которым подвергаются органические соединения в озере. Причем рассматриваются они с энергетической точки зрения. Автор принимает, что в первом приближении основным процессом, приводящим к накоплению запаса энергии в водоеме, является фотосинтез: «Все многочисленные и разнообразные превращения, которым подвергаются органические вещества в озере, с энергетической стороны должны быть разделены на процессы, приводящие к увеличению общего запаса органических соединений водоема и на процессы, приводящие к уменьшению его. Процессы первого рода идут с поглощением энергии и могут совершаться только при участии живых организмов, с помощью фото- или хемосинтеза. В противоположность этому разрушение органических соединений сопровождается освобождением энергии и может совершаться как при посредстве живых организмов при дыхании и брожении, так и путем окисления без их участия. В первом приближении следует принять, что увеличение общего запаса потенциальной химической энергии в форме органических соединений в водоеме, помимо поступлений готовых органических веществ извне, может идти только за счет фотосинтеза. Необходимо помнить, что увеличение биомассы гетеротрофных организмов ведет к уменьшению суммарного количества находящегося в водоеме органического вещества, а, следовательно, и заключенной в нем энергии. Построение биомассы гетеротрофных организмов возможно только при затрате части энергии, выделяемой при окислении органических соединений пищи» (Винберг, 1934б, с. 5).

Из рассмотрения энергетической стороны дела вытекает и особая роль кислорода при изучении процессов фотосинтеза и деструкции. Винберг (1934б) обращает внимание на то, что процессы выделения и поглощения кислорода в водной толще количественно (стехиометрически) связаны с образованием и разрушением органических соединений: «Общеизвестно, что при фотосинтезе происходит разложение углекислого газа и выделение кислорода, количество которого строго пропорционально количеству образуемого продукта фотосинтеза, а следовательно и количеству поглощенной энергии. В случае, когда первичным продуктом фотосинтеза является глюкоза, 1 мг выделенного кислорода соответствует поглощению 3,51 кал. Первичные продукты фотосинтеза у многих планктонных водорослей, в особенности, диатомовых и синезеленых, не изучены. Однако для энергетических расчетов возможно принять, что углеводы (глюкоза) являются универсальным продуктом фотосинтеза, что, по всей вероятности, недалеко от истины. Это, в известной мере, произвольное допущение не может существенно отразиться на результате энергетических расчетов в тех случаях, когда они основываются на количестве выделен-

[9] Будем для удобства считать скляночный метод «новым», поскольку до работ Г.Г. Винберга данная методика все же не была общеупотребительной и распространенной; в любом случае, применение ее не было системным, никто не занимался ее адаптацией для измерения продуктивности водоемов. Особенно это справедливо для пресных вод и для СССР.

ного кислорода, т.к., если даже допустить, что продуктом фотосинтеза может являться жир, то и в этом крайнем случае поглощение энергии на единицу кислорода всего на 9,4% меньше (3,28 кал на мг кислорода). При обратном фотосинтезу процессе окисления соответственные количества энергии освобождаются при поглощении 1 мг кислорода, т.е. при полном окислении жира на 1 мг кислорода выделяется 3,28 кал, при полном окислении углеводов на 1 мг кислорода 3,51 кал» (с. 6). Таким образом, Винберг подчеркивает, что именно учет кислорода позволяет получать универсальное количественное отношение между ним и поглощенной/выделенной энергией. По Винбергу: «Очевидно, что измеряя интенсивность выделения кислорода в результате фотосинтеза планктонных водорослей и интенсивность поглощения его вследствии дыхания и окисления, возможно непосредственно получить скорость образования и разрушения органических веществ в воде и изучать зависимость этих процессов от условий» (там же). Таким путем можно изучить «некоторые стороны органического баланса водоема».

Далее Винберг описывает технические особенности предлагаемого им метода и результаты его применения для двух озер (Белое и Святое), расположенных в подмосковном поселке Косино. Эта работа была проведена им в вегетационный период того же 1932 г. В итоге Винберг (1934б) пришел к важному выводу: «…создается впечатление, что, по меньшей мере в некоторых случаях, интенсивность дыхания и фотосинтеза есть характерная для данных внешних условий величина, не подвергающаяся таким резким колебаниям, как качественный и количественный состав планктона. Из приведенных наблюдений ясно, что количественный подсчет планктона не может дать представления о скорости, направлении и размахе процессов образования и разрушения органических соединений в воде» (с. 16). И для изучения этих процессов необходимо введение в лимнологию таких методов, которые позволили бы «непосредственно получать количественную характеристику результатов жизнедеятельности планктона в конкретных условиях данного водоема» (там же).

Винбергом (1934б) сделан вывод, что как интенсивность фотосинтеза в водоеме, так и интенсивность поглощения кислорода, слабо зависят от состава и количественного развития фитопланктона, «а является закономерной функцией физико-химических свойств воды и имеет характерную величину для каждого водоема» (с. 17). При этом Винберг подчеркивает необходимость учета лимнических особенностей озера (главным образом, прозрачности воды). Он также обращает внимание на иногда проявляющееся несоответствие между интенсивностью фотосинтеза и уровнем развития водорослей. Это происходит в случаях, когда интенсивно развивающиеся водоросли затеняют друг друга.

Таким образом, внедрение Винбергом в полевые условия экспериментальной физиологической методики и регистрация жизнедеятельности гидробионтов в водной толще «по кислороду» привели ученого к энергетической трактовке процессов динамики органических веществ. В отличие от других исследователей, которые просто проводили эксперименты, Винбергом на основании применения метода склянок были разработаны общие принципы концепции биотического баланса, которая рассматривается в следующей главе.

Глава 4. КОНЦЕПЦИЯ БИОТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ВОДОЕМОВ Г.Г. ВИНБЕРГА

1. Балансовый принцип изучения круговорота органических веществ в водоеме и исследовательская программа Л.Л. Россолимо

В 1930-е гг. Лимнологическая станция в поселке Косино, который в те годы был частью Московской области, а ныне входит в состав самой Москвы, была довольно известным и авторитетным в мире центром лимнологических и гидробиологических исследований (Talling, 2008). Периодический печатный орган станции «Труды Лимнологической станции в Косине» по сути представлял собой единственный в 1930-е гг. лимнологический журнал в СССР. Работы сотрудников станции, несмотря на то, что они публиковались в этом журнале преимущественно на русском языке, были известны далеко за пределами СССР, их активно цитировали европейские и американские авторы.

Руководителем станции еще с 1924 г. был специалист по планктону Л.Л. Россолимо. Несмотря на базовое биологическое образование, Россолимо рассматривал водоем как географический объект, применяя к его изучению и соответствующую методику. Так, в 1931 г. он публикует расчет годового баланса тепловой энергии для крупного Переславского озера (Россолимо, 1931). Здесь Россолимо выражает статьи баланса в единицах энергии — калориях. Конечно, ничего оригинального на тот период времени в такой работе не было. Расчет теплового баланса, по всей видимости, впервые в лимнологии был произведен Ф. Форелем для Женевского озера еще в конце XIX века. Этот опыт повторили Э.А. Бердж и Ч. Джудей в 1912 г. (Birge, Juday, 1912). Отличие подхода Россолимо состояло в том, что он попытался дать и расчет баланса некоторых веществ, в частности, кислорода, причем по аналогии с тепловым. Насколько мне известно из литературы, на начало 1930-х гг. никто не предпринял попытку рассчитать баланс каких-либо веществ в озере (за исключением упоминавшейся работы А.А. Лебединцева по кислородному балансу 1908 г.). Наиболее массово такие расчеты баланса будут проводиться уже в конце 1930-х гг. (см., например, работу Ч. Мортимера по балансу азота (Mortimer, 1939)). Интересно отметить, что в советской литературе употребительным оказался именно термин «баланс», тогда как в общемировой — «бюджет». Иногда эти термины употреблялись как взаимно заменяемые. Возможно, что впервые термин «бюджет» применительно к химическим соединениям в водоемах, был произнесен К. Мюнстер Стромом в 1928 г. (Strom, 1928).

В 1934 г. в специальной статье Россолимо предложил балансовый принцип изучения водоема (Россолимо, 1934). В основе своей принцип баланса Россолимо был одновременно и географический, и холистический. Россолимо написал анализируемую статью с целью возможно более четко определить содержание и границы лимнологии. Поэтому он попытался выделить существенные черты озер как водных объектов. Он начал с того, что выделил специфические особенности

озер, которые непосредственно могут быть использованы в хозяйственных целях: «Утверждая, что громадное большинство хозяйственных запросов связано с определенным типом водного объекта, мы тем самым признаем, что имеются какие-то определенные специфические особенности данного водного объекта, определяющие хозяйственную заинтересованность. Таким образом, нам остается раскрыть в чем заключаются эти специфические особенности и тогда вопрос об объекте (*лимнологии — А.Р.*) будет разрешен» (Россолимо, 1934, с. 10). К таким специфическим особенностям именно озер относится замедленность стока: «Замедленность стока является очевидно основной и безусловно специфической особенностью этих водоемов, лежащей в основе самого возникновения более или менее значительных и более или менее долговременных скоплений воды на поверхности земли. Замедленность стока, позволяющая в большинстве случаев говорить о «стоячих водоемах», обусловливает целый ряд своеобразных качеств, присущих этим водоемам. Все эти качества объединяются общим понятием «водный баланс» и едва ли есть необходимость доказывать специфичность и своеобразие водного баланса озера, пруда и т.п. по сравнению с таковым других типов водных объектов. Это своеобразие черт водного баланса водоемов озерного типа и является основой их использования… <…> В связи с особенностями водного баланса вод замедленного типа и, как следствие этих особенностей, является свойство водоемов озерного типа накоплять вещество и энергию. Вся совокупность гидрофизических, гидрохимических, гидробиологических и др. особенностей этих водоемов создают сложную и своеобразную систему процессов накопления и превращения вещества и энергии. Эти процессы, протекая по различным схемам, переплетаясь между собой и образуя последовательные ряды, приводят к конечному результату — накоплению вещества и энергии» (там же, с. 10–11).

По Россолимо (1934) процесс накопления в озерах органических соединений происходит, с одной стороны, за счет фотосинтеза, который «достигает в водоемах озерного типа большой интенсивности» (с. 11). Кроме того, ассимиляция в озерах всегда превышает по скорости «дезассимиляцию». С другой стороны, процесс водообмена в озерах таков, что «дает непрерывное накопление в водоеме вещества» (там же). Россолимо различает промежуточные и конечные продукты накопления веществ и энергии в озерах. Конечными продуктами являются сапропели, а промежуточными — растительные и животные организмы. Несложно увидеть, что многие из накапливаемых озером продуктов непосредственно используются в хозяйстве. Поэтому такая схема рассуждений, помимо всего прочего, была очень удобна Россолимо в эпоху провозглашенного партийными идеологами обязательного служения науки хозяйству.

Таким образом, балансовый принцип изучения водоема по Россолимо является особым подходом в его исследовании, вытекающим из сущности его хозяйственного использования, и опирающимся на характер водообмена. Баланс озера по Россолимо следует понимать как динамику процессов превращения органических веществ, тесно связанную с водным балансом. Россолимо (1934) подчеркивает, что «баланс не является только итоговым выражением, но включает в себя развернутое представление о всех фазах и этапах динамики того или иного элемента и о всех процессах и явлениях связанных с этим» (с. 14). Например: «Изучение балан-

са энергии, заключенной в органическом веществе, не должно сводиться просто к нахождению алгебраической суммы количества солнечной энергии, связываемой в процессе фотосинтеза и отлагаемой озером в виде органогенных отложений. Для полного знания этого баланса необходимо изучение всех элементов его, всех фаз и состояний проходимых органическим веществом и заключенной в нем энергией, всех физико-химических и биологических процессов связанных с этими превращениями и перемещениями, т.е. иными словами, совершенно немыслимо понимание баланса энергии в отрыве от качественной специфичности процессов накопления и превращения энергии. В круг этих процессов включаются все биологические явления и жизнедеятельность всей совокупности живых организмов, населяющих водоемы, и каждая биологическая группировка должна рассматриваться в своем качественном и количественном участии в балансе органического вещества и связанной с ним энергии» (там же).

Проблема биологической продуктивности также рассматривается Россолимо (1934) в круге баланса органических веществ: «Очевидно, что этот баланс целиком включает в себя и перекрывает понятие биологической продуктивности водоемов, получившей за последнее время большой хозяйственный смысл» (с. 14). Вместе с тем, он отмечает теоретические трудности в осознании биологической продуктивности: «Понятие биологической продуктивности, как известно, терпит ряд непреодолимых затруднений в своем теоретическом обосновании и в решении вопроса о том, какие вещества и процессы должны учитываться и в каких формах и единицах должна выражаться продуктивность. Биологическая продуктивность до сих пор трактуется обычно очень примитивно и как правило гидробиологами и рыбохозяйственниками понимается как количественная оценка некоторых групп водного населения, найденных в водоеме в известный момент. Попытки углубить это понятие и вложить в него некоторое научное содержание не привели ни к чему положительному, очевидно, по той причине, что понимание биологической продуктивности необычайно узко, искусственно и представляет собой чистейший эмпиризм. В этом основная причина тех непреодолимых трудностей, которые встречает всякий работающий с понятием биологической продуктивности. Единственно правильная постановка вопроса о биологической продуктивности это рассмотрение его в аспекте всей динамики органического вещества в водоеме. Только этим путем возможен переход от статики к динамике, ибо по существу понятие продуктивности есть понятие динамическое. Только этим путем будут выдвинуты вопросы темпа процессов построения и распада живого вещества. Таким образом совершенно очевидной является необходимость перехода от узкого и примитивного понимания биологической продуктивности к постановке широкой проблемы баланса органического вещества, включающего в себя все то, что необходимо для научного обоснования явлений биологической продуктивности водоемов» (там же, с. 14–15).

В итоге своего анализа предмета лимнологии он заключает, что лимнология есть наука о балансе озер.

Существенно, что балансовый подход, обозначенный Россолимо (1934), есть также шаг на пути понимания водоема как целого: «Всякий водный объект, и озера в том числе, представляют собой сложнейший, но единый комплекс процессов и явлений, из которых ни одно даже самое незначительное не может быть вырвано и рассматри-

ваемо вне связи со всем комплексом. Баланс водный и баланс всех тех элементов, которые связаны с водой, очевидно составляют нечто единое и если мы говорим о возможности изучения баланса вещества, баланса энергии, и т.д., то говорим только как о форме изучения сложного комплекса» (с. 16). Примечательно подчеркивание Россолимо связи баланса вещества и энергии с водным балансом озера.

Руководствуясь балансовым подходом, Россолимо не только выполняет свои лимнологические исследования, но также организует работу других сотрудников Лимнологической станции. Под его руководством проведено исследование кислородного баланса, а также баланса биогенных элементов (азота и фосфора) в озерах (Россолимо, Кузнецова, 1934; Кузнецов, 1934); В.С. Ивлев выполняет работу по балансу железа (Ивлев, 1937). Железо в работе Ивлева выбрано по причине того, что химические превращения этого элемента наиболее тесно связаны с основными окислительно-восстановительными реакциями, протекающими в водоеме, в том числе, в придонном слое и донном субстрате. В этих работах Россолимо и его сотрудники также много уделяют внимания исследованию донных отложений, останавливаясь на проблеме взаимодействия последних и водной массы, а также скорости илонакопления в озерах.

Следует принять во внимание, что исследования баланса различных веществ выполнялись и до выдвижения Россолимо балансового принципа изучения озер. Так, С.И. Кузнецов проводил в 1921–1922 гг. регулярные химические обследования воды Глубокого озера на разных горизонтах с целью изучения баланса и превращения углекислоты и нахождения зависимостей между содержанием последней, численностью фито- и зоопланктона (Румянцев, 1923). В 1928–1929 гг. на Окской биологической станции были выполнены исследования по балансу нитрата и фосфата в реке (Жадин, 1930). О том, что подсчет «всего баланса жизни в водоеме» является задачей гидробиологии, писал в своем широко известном руководстве С.А. Зернов (1934).

Создается впечатление, что Россолимо в своей работе 1934 г. лишь теоретически организовал уже известный принцип изучения круговорота веществ в водоеме, основанный на учете разных сторон их поступления и расходования. На этой основе он разработал собственную программу лимнологических исследований. Похожей точки зрения придерживается и Г.Г. Винберг (1960): «Представление о балансе может служить организующим моментом при изучении самых различных явлений в озере, в том числе и биологических» (с. 20). И далее: «В сущности термин «баланс» имеет в основном служебное значение и полезен для краткого обозначения определенной системы представлений, направляющей и организующей конкретные исследования на водоеме. Легко назвать примеры работ советских и иностранных авторов, не употреблявших термин «баланс», которые полностью соответствуют по основным установкам тому направлению, которое в советской лимнологии обычно ассоциируется с этим термином» (там же, с. 21).

Винберг (1960) полагает, что балансовые представления имеют преемственность «с такими привычными в смежных науках построениями, как водный или радиационный баланс» (с. 21). То есть, по Винбергу, балансовый принцип — принцип в основе скорее географический, нежели биологический. Действительно, в работах Россолимо данная особенность проявляется достаточно ярко. Во-первых, в статье 1934 г. он основывает свои балансовые идеи на особенностях, вытекающих из

структуры водного баланса озер (замедленность стока и способность накапливать воду и органические вещества). Во-вторых, одна из его работ прямо посвящена тепловому балансу озера (Россолимо, 1931), и, например, расчет кислородного баланса автор предлагает проводить по аналогии с тепловым.

Но заслугу Россолимо нисколько не умаляет то, что он лишь развил уже известные положения и придал им четкость и стройность. Г.Ю. Верещагин (1932), с которым Россолимо постоянно полемизирует в своей работе 1934 г., писал: «Основой для развития лимнологии как отдельной отрасли гидрологии и служила мысль об единстве совокупности явлений в озере и желание подойти к выяснению тех причинных зависимостей, которые связывают отдельные явления озера между собою… <…> Основной метод лимнологии состоит как в том, чтобы связать в одну целую картину жизнь озера в целом, определяемую отдельными сторонами его природы так и связать каждую отдельную сторону природы озера с озером в целом» (с. 10). Однако Верещагин не предлагает пути изучения и выяснения этих системных, как сейчас бы сказали, зависимостей. В отличие от Верещагина Россолимо увидел именно в водном балансе и связанном с ним балансе органических веществ такое единое начало всех явлений и процессов в озере. Представления Россолимо о балансе могут показаться очень широкими, однако на деле они оказались вполне конкретными. Так, Винберг (1960) указывает: «Когда круговорот веществ рассматривается с точки зрения баланса, внимание фиксируется на скорости обогащения и обеднения озера тем или иным компонентом. Иначе говоря, водоем рассматривается в связи с его питанием и окружением. Изучение баланса какого-либо химического или биологического компонента не только дает характеристику соответствующим явлениям в озере, но и включает круговорот в озере в общий круговорот природы» (с. 20). Кроме того, сам Россолимо (1938) обращает внимание на динамическую сторону в исследовании баланса веществ и энергии: «Лимнология у нас за последние десять лет твердо стала на путь изучения явлений в озерах в динамическом разрезе. Количественное изучение изменений элементов во времени и пространстве стало методом современной лимнологии, к которому переходят все наши лимнологические учреждения и которым уже в течение ряда лет работает Лимнологическая станция в Косине. Частью большой проблемы динамики вещества и энергии в водоеме является проблема биологической продуктивности озер, имеющая важное и непосредственное практическое значение. В этой области советскими лимнологами проделана громадная работа» (с. 132).

Наконец, по мнению Л.В. Полищука (1986) «балансовый подход сообщил старой проблеме биологической продуктивности совершенно новое содержание» (с. 13). Действительно, от постановки проблемы динамики органических веществ можно было сделать переход к процессам, служащим материальной основой этой динамики: «…биотические процессы созидания и разрушения органических веществ выступают в роли важнейшего движущего начала круговорота вещества и энергии в водоемах» (Винберг, 1960, с. 22). Измерение скоростей этих биотических процессов (продукции и деструкции) позволило в дальнейшем получить возможность количественно анализировать продукционные процессы. Правда, разработка метода таких измерений будет сделана уже Винбергом (Гиляров, 2005), о чем речь в книге пойдет дальше.

Режим кислорода Россолимо и его сотрудники рассматривают как особенно важный в лимнологии. В этом отношении много сделано С.И. Кузнецовым, который подчеркивал ведущую роль микроорганизмов в физико-химических процессах внутри водоема. Он писал: «Подходя к изучению баланса водоема в целом в первую очередь приходится сталкиваться с его микронаселением» (Кузнецов, 1934, с. 49). Кузнецов полагал, что под воздействием микрофлоры очень быстро могут меняться физико-химические свойства и показатели воды. Так, исчезновение кислорода в одном из озер происходит преимущественно благодаря деятельности бактерий в воде. По расчетам исследователя, 98% кислорода в столбе воды убывало вследствие неизвестной причины, которой и оказалось дыхание бактерий. Также в ряде озер донное газоотделение (выделение метана и водорода при разложении илов и окисление газов водными бактериями) признано важным фактором исчезновения кислорода в придонном слое воды. Это обстоятельство поколебало традиционное представление о том, что поглощение кислорода может происходить только за счет активности богатых органическим веществом донных отложений. Соответственно степень зимнего кислородного дефицита в озерах находится в соответствии с интенсивностью донного газоотделения в них. Л.Л. Россолимо полагал, что этот путь расходования кислорода оставался до сих пор неучтенным (Россолимо, Кузнецова, 1934). Но, по выводам ученых, именно он преобладает в заморных водоемах и является их характерной чертой. Как полагают авторы, благодаря открытому ими явлению: «В разрешение общей проблемы круговорота и баланса вещества и энергии в водоеме вносится новый элемент окислительных процессов в водной массе» (Россолимо, Кузнецова, 1934, с. 98). Более того, согласно полученным данным, нельзя считать, что всегда существует связь между потреблением кислорода в водной толще и высотой первичной продукции в водоеме: «Теперь для нас ясно, что резкое падение кислородной кривой в периоды стагнации связано с донным газоотделением и окислением метана и водорода в самой водной массе, т.е. иными словами снижение содержания кислорода не есть следствие высокой продукции органического вещества вообще, а связано лишь с определенным характером разложения озерных илов» (там же, с. 104).

Влияние физиологической активности организмов на кислородный режим водоемов Россолимо подчеркивал в работах, выполненных в 1920-х гг. Так, подводя итоги изучения гидрологии и планктона озер Мещерской низменности, проведенного экспедицией Косинской станции в 1926–1927 гг., Россолимо (1928) писал: «Обращаясь к различию хода изменений содержания кислорода за летний период в наших озерах, мы с очевидностью устанавливаем зависимость этих различий от интенсивности развития фитопланктона. <…> В первых двух (*озерах — А.Р.*) продукция кислорода в трофогенном слое не покрывает даже его расхода в этом же слое, не говоря уже о трофолитическом слое. В двух последних водоемах продукция кислорода настолько интенсивна в трофогенном слое, что она покрывает потребление кислорода и в трофолитическом слое, где содержание кислорода, конечно, благодаря перемешивающему влиянию ветра сильно повышается к концу лета и весь водоем в целом обогащается кислородом» (с. 75).

Вообще расчет кислородного баланса озер Россолимо считал одной из неразрешенных проблем лимнологии. В одной из работ он попытался дать способ расче-

та кислородного баланса, основываясь на аналогии с вычислениями по тепловому бюджету (Россолимо, 1931).

Нужно отметить, что сам по себе интерес к балансу кислорода в свете продукционных исследований отнюдь не нов. Как уже сказано, еще в 1908 г. А.А. Лебединцев предпринял способ расчета его отдельных элементов. Данная работа была логичной в свете представления об озере как организме. Эксперименты по потреблению кислорода донными отложениями проводил в 1910-е гг., придерживаясь методики А.А. Лебединцева, Б.С. Грезе (1923). В 1930 г. вышла работа Н.В. Кордэ, посвященная расчету «кислородного цикла» отдельно взятого озера (Кордэ, 1930).

Особенный интерес вызывал дефицит кислорода в придонном слое воды глубоких водоемов, так как эту нехватку логично непосредственно связать с разложением отмерших организмов. Н.Н. Кузнецов-Угамский (1929) писал: «Потеря кислорода на глубине в период высшего расцвета жизни озера летом может служить меркой для определения величины продукции в поверхностном слое» (с. 166). Еще Ф. Хопп-Сейлер (F. Hoppe-Seyler), считающийся пионером изучения газового режима водоемов (Винберг, 1960), в 1895 г. рассчитывал дефицит кислорода по количеству соединений азота в воде (Hutchinson, 1938). Он полагал, что этот дефицит может быть мерой биологической активности в водоеме. В 1930-е гг. интерес к этим проблемам проявился в сильной степени, что повлекло за собой и первые продукционные расчеты. Дж.Э. Хатчинсон (Hutchinson, 1938) предложил пересчет кислородных единиц в калории, что позволяет получить энергетический эквивалент дефицита кислорода в гиполимнионе, безотносительно к природе окисляемого материала (расчет производился на 1 $см^2$ в день). Далее он сопоставил полученный дефицит с запасом энергии в планктоне. Хатчинсон заключил, что величина дефицита кислорода после 1 месяца стагнации представляет средний урожай планктона (mean standing crop). Он сопоставил озера по урожаю (продукции) планктона на единицу площади в месяц и сделал предположение о возможной географической тенденции этой величины.

Нужно заметить, что и другие биологические учреждения восприняли балансовый подход (например, Бородинская биологическая станция) (От редакции, 1939). Более того, в 1934 г. Академия наук СССР созывала плановую лимнологическую конференцию, на которой балансовый подход был признан основополагающим в изучении ведущих процессов жизни озера (там же).

Однако отнюдь не все ученые согласились с тем, что понятие баланса целиком включает в себя и даже перекрывает биологическую продуктивность. Например, С.Д. Муравейский (1936) в известной дискуссии о биологической продуктивности полагает, что Россолимо предлагает только количественный учет, забывая о провозглашенной им же самим качественной специфичности веществ, участвующих в динамике. Кроме того, по мнению Муравейского, понятие баланса относится лишь к итоговому выражению противоположных процессов — накоплению и разрушению органического вещества. Однако накопление или потеря вещества будет зависеть от процессов, протекающих в окружающей водоем среде, тогда как способность водоема воспроизводить органическое вещество определяется его положением в системе стока.

Примечательно, что сам Россолимо во второй половине 1930-х гг. практически не дал новых работ, посвященных балансовому принципу, что, наверно, может сви-

детельствовать об исчерпании автором его идеи. Последующие исследования его сотрудников и последователей ушли довольно далеко от достаточно общей логической схемы Россолимо 1934 г. В этой связи интересно, что Винберг (1975) в одном из подробных обзоров по истории гидробиологии упоминает имя Россолимо только один раз просто как основоположника балансового принципа.

Если Россолимо подошел к принципу баланса с точки зрения озера как географического объекта, характеризующегося специфическим гидрологическим режимом, то одновременно и независимо в 1930-е гг. в международном сообществе была популярна идея так называемого бюджета озера. Примечательно, что оба термина имеют еще экономический смысл. В этом легко просматривается аналогия все с той же «экономикой природы», на принципах которой, формулируя определение экологии, основывался Э. Геккель (Новиков, 1970). Этот принцип в свою очередь восходит к берущему начало в античности представлению о балансе природы, впервые приведенному в систему К. Линнеем в его трактате «Oeconomia Naturae» 1749 г. (Egerton, 1973).

Первым, кто произнес термин «бюджет» именно в отношении озера в целом, по всей видимости, был К. Стром, который в 1928 г. писал: «…мы должны основывать нашу работу на допущении, что планктон — продуцент (producer), а донная фауна — потребитель (consumer) в цикле озера. Затем мы, возможно, сможем прийти к оценке озера как организма и измерению его *бюджетов (budgets в оригинале — А.Р.) кислорода и углекислого газа*» (Strom, 1928, p. 346). Идея химических бюджетов основана на измерении массового баланса веществ (Talling, 2008). В то же время нужно всегда помнить, что еще Ф.А. Форель проводил расчеты по тепловому бюджету озер (Birge, Juday, 1912). Интуитивно понятно, что в сочетании с анализом по типу «вход – выход» можно проводить расчеты по статьям прихода и расхода различных соединений и элементов (Talling, 2008). Так, Ч. Мортимер, ученик Э. Берджа, проводил измерение баланса нитрата в озере (Mortimer, 1939). На примере этой работы интересно указать, что термины «баланс» (balance) и «бюджет» (budget) иногда употреблялись как равноправные (в заголовке статьи Мортимера использован «баланс», тогда как в заголовке таблицы, где приведены числовые составляющие баланса, указан «бюджет»).

По мнению гидробиологов, балансовый подход выражал собой взгляд на метаболизм озера как целого (Talling, 2008). Несмотря на то, что организмоцентристская трактовка целостности водоема была предвосхищена Э. Берджем еще в начале XX века, при анализе разных источников складывается впечатление, что бюджет был не физиологическим, а скорее физическим или техническим принципом. Иными словами, озеро с точки зрения баланса чаще, иногда неявно, уподоблялось не организму, а машине, у которой есть входные и выходные параметры. Это очень ярко иллюстрируется широко известной работой сотрудника Берджа Ч. Джудея, опубликованной в 1940 г. и озаглавленной «Годовой энергетический бюджет континентального озера» (Juday, 1940). Джудей взял за основу общее количество солнечной радиации, попадающей за год на единицу поверхности озера. Еще в 1912 г. Бердж и Джудей с помощью прибора пирлимнометра впервые стали проводить измерения энергии проникающей в воду солнечной радиации (Frey, 1963; Beckel, 1987), и в том же году рассчитали тепловой бюджет нескольких озер (Birge, Juday, 1912). Основываясь на результатах многолетних наблюдений, в работе 1940 г. Джудей смог подсчитать, сколько энергии идет на таяние льда,

нагревание водной массы, испарение, отражение от поверхности, и т.д., то есть, на чисто физические процессы. Затем, пользуясь результатами количественных учетов разных групп организмов в водоеме, Джудей получает так называемый «биологический бюджет энергии в озере». То, что Джудей выразил в сравнимых и общепонятных единицах энергии физические процессы и биотические компоненты в водоеме, показывает его приверженность физикалистскому видению связей в водоеме. Один из видных гидробиологов XX века, Джек Таллинг, анализируя развитие гидробиологии, писал, что «было большим стимулом для многих из нас использовать перенос энергии как характерную черту биологических систем, как будто они подобны физическим» (Talling, 2008, p. 138). И неслучайно в 1935 г. А. Тэнсли, предлагая термин «экосистема», акцентировал внимание на то, что нужно отказаться от распространенной организмоцентристской аналогии и рассматривать экосистему как физический объект (Tansley, 1935). Собственно, в годы после Второй Мировой войны, исследование экосистем и характеризовалось так называемым «технократическим оптимизмом» (Taylor, 1988). Ученые надеялись, что поведение экосистемы можно будет точно предсказывать, как это бывает в технике. К этому стоит еще добавить, что развитие экосистемных исследований во многом было связано с успехами кибернетики и являлось частью так называемого движения общей теории систем (Voigt, 2011).

Таким образом, балансовый подход (принцип) как бы сообщил новое и реальное содержание представлению о единстве и целостности водоема. В СССР, будучи внедренным в практику лимнологических исследований Россолимо, этот подход способствовал выработке программы количественного изучения динамики органических веществ в связи с газовым режимом водоема.

В отношении балансового принципа изучения водоемов стоит подробнее остановиться на отношении гидробиологов к изучению энергии в экосистеме. Как известно, в экосистеме следует различать круговорот веществ и поток энергии (Одум, 1986; Алимов и др., 2013; Голубков, 2020). Это связано с тем, что вещества циркулируют неоднократно, находятся в круговороте, тогда как энергия в соответствии с принципами термодинамики может быть использована только один раз (Macfadyen, 1948). В то же время при прочтении работ гидробиологов первой половины XX века создается отчетливое впечатление, что энергия и вещество часто ими не разделяются, рассматриваются в общем круговороте (или балансе). На такое смешение указывал еще Э. Макфедьен (Macfadyen, 1948). В целом ряде случаев осуществляется просто пересчет массы вещества (наиболее часто — кислорода) (Hutchinson, 1938) или биомассы живых организмов (Juday, 1940) в энергию. Данный пересчет открывал возможности выражения разных компонентов озерной экосистемы в сравнимых между собой, точнее одинаковых, единицах. Такое отношение, хотя и неправильно по существу, но логически понятно, поскольку все вещества заключают в себе энергию химических связей. Еще раз упомяну о том, что Россолимо настойчиво проводил мысль о балансе органического вещества и связанной с ним энергии. Хорошей иллюстрацией смешения вещества и энергии служит и тот факт, что расчет баланса кислорода Россолимо предлагал проводить по аналогии с тепловым. Россолимо настаивал также, впрочем, без конкретизации, на изучении качественной специфичности энергии (то есть, на необходимости изучения того, в каком процессе участвует энергия, в каком веществе она заключена).

Таким образом, гидробиологи первой половины XX века, конечно, зная принципы термодинамики, в своих расчетах неизменно и очень четко связывали вещество и энергию в единый круговорот. Более того, у современных исследователей (например, Л.В. Полищука (1992)) создалось впечатление, что отечественную школу продукционистов (по крайней мере, Россолимо и Винберга) явно больше привлекали процессы круговорота органических веществ, нежели потоки энергии между трофическими уровнями, первостепенное внимание к которым характерно в наибольшей степени для англо-американского научного пространства (Golley, 1993). Как будет показано в дальнейшем, это мнение далеко не лишено основания. Подробное раскрытие этих вопросов будет проведено ниже.

2. Развитие Г.Г. Винбергом методики количественного исследования баланса органических веществ в водоемах разных типов

Считая с работы 1934 г., где Г.Г. Винбергом впервые были описаны эксперименты с темными и светлыми склянками, всего было опубликовано пять статей под общим подзаголовком «К вопросу о балансе органического вещества». Данные исследования были опубликованы им (единолично или в соавторстве с коллегами) в период с 1934 по 1939 г. в «Трудах Лимнологической станции в Косине». Во всех этих публикациях Винберг конкретизирует и детализирует различные особенности использования скляночной методики на озерах разного типа. Ученый рассматривает, например, такие вопросы, как соотношение фотосинтеза и рыбной продукции рыбоводных прудов, а также особенности фотосинтеза и дыхания в водной толще темноводных (гумифицированных) озер. В этот же период вышли работы Винберга, касающиеся особенностей вертикального распределения кислорода в водоеме («К вопросу о металимниальном минимуме кислорода» (Винберг, 1934а)) и оценки запасов органических веществ в водоеме с энергетических позиций («Методика определения органического вещества и опыт калорической оценки кормовых запасов водоема» (Винберг и др., 1934)).

Перед тем, как приступить к анализу работ Винберга по апробации метода склянок, следует остановиться на одном коллективном исследовании, в котором он принял, возможно, даже ведущее участие, судя по порядку авторов (Винберг и др., 1934). Его результаты имеют непосредственное отношение к энергетической форме выражения скляночных данных. Авторы сообщают, что изучение динамики органического вещества в конечном счете стремится «дать энергетический баланс водоема». Отсюда встает необходимость перехода от количества органического вещества к величине энергии, запасенной в нем. Этот переход должен предоставлять возможность единообразного выражения всех звеньев и этапов баланса органических веществ. При разработке метода определения общего количества органического вещества в воде авторы пользуются, в частности, опытом исследования гумуса в почвоведении. При выборе формы энергетического выражения результатов они останавливаются на калории. Выбор именно этой единицы измерения определяется тем обстоятельством, что именно с помощью нее выражают питательную ценность продуктов и веществ в физиологии питания. По мнению авторов: «Зада-

ча лимнолога заключается в том, чтобы уметь оценить и выразить питательную эффективность конкретно существующих, реальных биологических группировок составляющих корм рыб в данный момент времени на данном пространстве водоема» (Винберг и др., 1934, с. 35). К этому исследованию близко примыкает работа В.С. Ивлева, в которой он определил оксикалорийные коэффициентов для широкого круга гидробионтов (Ивлев, 1939б). Результаты этих исследований показали возможность использовать величину оксикалорийного коэффициента в 3,4 кал/мгО, которой гидробиологи пользуются по сей день. То есть, энергетическая трактовка динамики органических веществ была связана не только с кислородным выражением скляночных опытов, но и вытекала из потребности выразить питательную ценность биомассы. В этой связи мне кажутся неуместными иногда встречающиеся современные попытки выражать энергетический запас организмов или величину первичной продукции в джоулях как единицах системы СИ. Калория, как видно из изложенного, является логически более обоснованной и интуитивно гораздо более понятной экологу единицей выражения энергии в экосистемных расчетах. К тому же оценки в калориях позволяют легко пользоваться фактическим материалом из работ, опубликованных в первой половине XX века.

В статье «Наблюдения над интенсивностью дыхания и фотосинтеза планктона рыбоводных прудов» (Винберг, 1937б) Георгий Георгиевич обращается к вопросу, некогда положившему начало продукционных исследований — о соответствии количества рыбы и ее объектов питания (например, планктона). Он полагает, что «даже основные зависимости между рыбной продуктивностью, населением, физико-химическими условиями и другими особенностями прудов до сих пор не поддаются количественному выражению» (Винберг, 1937б, с. 61). По Винбергу присутствие достаточного количества кормовых организмов в водоеме «зависит от наличия и количества необходимой им пищи, т.е. в конечном счете — от запасов доступного для использования органического вещества» (там же). Далее Винберг делает весьма интересный вывод из балансового принципа. Он конкретизирует, что разность образованного планктонными водорослями органического вещества и разрушенного в водной толще за то же время дает то количество органического вещества, которое как раз может идти на питание непланктонных гетеротрофов (следовательно, и рыбы) или накапливаться в той или иной форме в водоеме. Измерение же интенсивности фотосинтеза согласно Винбергу позволяет непосредственно оценить первичный эффект минеральных удобрений, вносимых в пруды.

Винберг предпринимает попытку количественно оценить роль фитопланктона в формировании рыбной продуктивности водоемов. Для этого он сопоставляет выраженную в калориях чистую продукцию фитопланктона и вес рыбы в каждом пруду, выраженный также в калориях (исходя из допущения, что 1 кг живого веса карпов дает 1000 калорий). В результате сопоставления получается, что даже в наименее продуктивном пруду продукция планктона в 5,7 раза превысила количество энергии органических соединений, заключенных в теле карпов во время облова. Винберг также считает необходимым учет не только продукции карпов, но и количество энергии, затрачиваемой рыбами в течение сезона. Правда, он не приводит способа расчета этой величины и никаких цифр, ограничиваясь указанием на «соображения и расчеты как на основании интенсивности дыхания, так и на основании

данных по питанию» (Винберг, 1937б, с. 69). Эти «соображения и расчеты» позволили Винбергу заключить, что количество затрачиваемой карпами энергии в 2 раза больше той энергии, которая заключена в их телах. Чистая первичная продукция фитопланктона также больше количества затрачиваемой рыбами энергии, по оценкам Винберга — в 2–7 раз (в среднем 4,8 раза). Винберг заключает, что планктон играет заметную роль в прудах: «Поскольку между карпами и первичным синтезом органических веществ в водоеме лежит цепь организмов, не полностью используемых карпами, и в свою очередь тратящих энергию на поддерживающий обмен, ясно, что планктон только в том случае может служить в качестве существенного источника первичного образования необходимых для питания карпов органических веществ, когда продукция его сильно превышает продукцию карпов» (там же).

После проведенных расчетов Винберг оговаривается, что сопоставления, сделанные на материалах одного года, могут не быть правомерными, необходимы многолетние наблюдения, ибо прудовый планктон очень изменчив год от года по своему составу. Например, в сезон наблюдений не было типичного «цветения» воды, а синезеленые водоросли, которые чаще всего его вызывают, могут быть непригодны для непосредственного использования зоопланктоном. Также Винберг указывает на необходимость учитывать накопление непосредственно в воде растворенных и взвешенных органических веществ. По его расчетам, основанным на определении перманганатной окисляемости воды, к концу сезона в воде пруда накапливается 105 000 калорий органических соединений. Винберг подчеркивает, что такой величиной нельзя пренебречь при точных расчетах баланса органического вещества. Винберг (1937б) заключает, что его данные заставляют «признать большое значение фитопланктона в процессах синтеза органического вещества, определяющих в конечном счете продуктивность пруда» (с. 72).

В статье «Некоторые наблюдения на гумусовых озерах (Петровские озера)» (Винберг, 1937в) Георгий Георгиевич рассматривает возможность отрицательного баланса органических веществ. Еще в публикации 1935 г. (Винберг, Иванова, 1935) Винберг обсуждает три типа баланса органических веществ: положительный, отрицательный и нулевой. Он описывает эти три случая: «1. Количество разрушенного за сутки органического вещества равно количеству синтезированного. В этом случае процессы, происходящие в водной массе водоема, не приводят к изменению запасов органического вещества в нем. 2. Количество разрушенного органического вещества меньше количества образованного. В этом случае, в результате происходящих в водной массе процессов, происходит увеличение количества органического вещества в водоеме. 3. Обратный предыдущему — случай» (Винберг, Иванова, 1935, с. 7). Винберг полагает, что отрицательный баланс может длительно существовать только при поступлении в озеро извне готовых органических соединений, что как раз наблюдается в озерах, расположенных на торфяных массивах. В целом он ожидал совпадения типов озер, выделенных Э. Науманном и А. Тинеманном (олиготрофный, эвтрофный, дистрофный), с тремя группами, выделенными им по характеру соотношения продукции и деструкции. Винберг писал по этому поводу следующее: «Только наблюдения смогут показать, можно ли в действительности наблюдать все три случая и насколько разделение водоемов по такому принципу совпадает с основными тремя принятыми в современной лимнологии типами водое-

мов. Нам кажется, что в общем следует ожидать подобного совпадения. По всей вероятности, типично дистрофные водоемы будут характеризоваться отрицательным балансом, эутрофные — положительными, олиготрофные — нулевым. Если подобное совпадение будет установлено, оно будет служить лишь доказательством того, что принятое разделение водоемов на три типа правильно отражает существенное различие их. Помимо общего итога процессов превращения органических веществ, водоемы должны отличаться друг от друга абсолютной величиной интенсивности дыхания и фотосинтеза, что в пределах каждого типа создает возможность большого разнообразия отдельных случаев» (Винберг, Иванова, 1935, с. 29).

Относительно Петровских озер Винберг отмечает, что, предположительно, в них есть все условия для отрицательного баланса, поскольку существует значительный приток гумуса из окружающих болот. Тем не менее, согласно наблюдениям Винберга, в поверхностном слое воды фотосинтез шел с достаточной интенсивностью. Это дало возможность Винбергу заключить, что баланс волной массы, если и не был положительным, то, вероятно, не был и резко отрицательным. В результате Винберг пришел к убеждению, что значительный приток органических веществ извне не обязательно приводит к отрицательному балансу. Отрицательный баланс остается только как возможность, для осуществления которой необходим ряд условий. Винберг (1937в) полагает, что «в естественных условиях отрицательный баланс, если и встречается, то лишь в специальных случаях при определенном и, вероятно, редком сочетании условий» (с. 84). Впрочем, автор признает, что имеющихся данных недостаточно для окончательного суждения. Вместе с тем, в результате применения скляночного метода на озере Глубоком, ученый приходит к выводу как раз о выраженном отрицательном балансе в его водной массе (Винберг, Кузнецова, 1939).

Кроме того, в статье по Петровским озерам Винберг останавливается на особом процессе, протекающем в озерах, богатых гумусовыми веществами. Это так называемая дегумификация — процесс разрушения гумусовых веществ, сопровождающийся осветлением воды. Винберг полагает, что это разрушение может быть обусловлено жизнедеятельностью бактерий.

Общими выводами из серии работ Винберга по балансу органических веществ, выполненных с использованием метода склянок на разных водоемах, являются следующие положения.

Прежде всего, согласно материалам Винберга, интенсивность фотосинтеза зависит не столько от количественного развития фитопланктона, сколько является выражением общей совокупности физико-химических условий в водоеме. Отсюда: «Поэтому величины, выражающие интенсивность фотосинтеза, значительно более постоянны, лучше и глубже характеризуют данный водоем, чем состав фитопланктона» (Винберг, Иванова, 1935, с. 30). Практически то же самое касается интенсивности поглощения кислорода водой, которая имеет строгую зависимость от температуры, несмотря на различный состав планктона в разные периоды наблюдений. Винберг пишет: «Неожиданно оказалось, что увеличение интенсивности поглощения кислорода с температурой, независимо от содержания планктона, соответствует тому увеличению скорости, которое следует ожидать только в результате увеличения температуры в случае, когда количество подвергающегося окислению органического вещества остается постоянным» (там же, с. 18). Поэтому: «Интенсив-

ность поглощения O_2 водой в естественных условиях должна рассматриваться как характерная для данного водоема величина, закономерно зависящая от особенностей его» (там же, с. 30). Согласно этим данным, использование величин дыхания и фотосинтеза может быть плодотворным при сравнительном изучении водоемов. Винберг подчеркивает, что для каждого водоема и периода наблюдений характерны как определенные величины скоростей дыхания и фотосинтеза, так и их характер распределения по вертикали.

Кроме того, Винберг обращает внимание на то, что его метод разработан только для водной массы, а не для всего озера в целом. Хотя процессы в водной толще, особенно для глубоких озер, наиболее важны с точки зрения баланса органического вещества во всем водоеме, следует учитывать, что метод, естественно, не позволяет проводить измерения количества органического вещества, образующегося и разрушающегося в прибрежной зоне озера, например, в результате фотосинтеза и отмирания макрофитов. Отсюда характер баланса в водной толще не обязательно соответствует характеру баланса во всем водоеме.

К тому же Винберг полагает необходимым при изучении баланса органического вещества в водоеме в целом учитывать не только физико-химические свойства воды, но и морфологические особенности озера. Так, он пишет: «Количество образующегося органического вещества в целом озере не находится в прямой связи с интенсивностью фотосинтеза в воде и зависит кроме того от ряда характеризующих данное озеро особенностей, из которых особенно большое значение имеет мощность эпилимниона и положение компенсационной точки фотосинтеза, определяемое прозрачностью воды» (Винберг, 1934б, с. 17). Автор конкретизирует это положение: «В этом случае в водоеме с мощным эпилимнионом в каждый данный момент значительная часть водорослей находится в неблагоприятных для развития условиях преобладания дыхания над фотосинтезом. Вследствие перемешивания каждая отдельная водоросль значительную часть времени находится в неблагоприятных условиях. В результате прирост фитопланктона при прочих равных условиях (прозрачность, физико-химические свойства воды, температура, качественный состав фитопланктона, и пр.) в водоеме с мощным эпилимнионом будет протекать значительно медленнее, чем в водоеме с менее мощным эпилимнионом, в котором большая часть или даже все водоросли постоянно находятся в условиях, обеспечивающих преобладание фотосинтеза над дыханием. Следовательно, при тех же физико-химических свойствах воды фитопланктон в крупных озерах не может достичь такого количественного развития, как в водоеме меньшего размера с менее мощным эпилимнионом» (Винберг, Иванова, 1935, с. 28). Относительно прозрачности воды, которая связана с мощностью эпилимниона, Винберг пишет: «Совершенно очевидно, что в каждом данном водоеме некоторая минимальная мощность трофогенного слоя, определяемая величиной прозрачности, является необходимым условием преобладания процессов образования органических веществ над процессами разрушения. Поскольку положительный баланс определяется соотношением трофогенной и трофолитической зон водной массы, ясно, что в различных водоемах минимальная мощность трофогенного слоя, достаточная для положительного баланса, будет различна. Следовательно, при прочих равных условиях, в мелких водоемах преобладание процессов образования над процессами разрушения может наблюдаться при такой величине прозрачно-

сти, которая для более крупного водоема совершенно недостаточна» (там же). В более поздней работе (Винберг, 1939а) автор обращает внимание на то, что от глубины прозрачности зависит общая продуктивность планктона: при невысокой интенсивности фотосинтеза в верхних слоях воды, но при высокой прозрачности воды, суммарная продукция может быть выше, нежели в водоеме с интенсивным фотосинтезом, но менее мощным трофогенным слоем.

Наконец, Винберг выдвигает ряд специальных вопросов, требующих отдельного изучения с помощью метода склянок: соотношение количества планктона и интенсивности фотосинтеза и дыхания, зависимость интенсивности поглощения кислорода от температуры и гроз, подледовой фотосинтез, соотношение скоростей поглощения и выделения кислорода в разных слоях воды, мощность трофогенного слоя и зависимость ее от прозрачности, особенности вертикального распределения кислорода. Он считает, что предлагаемая им методика может служить для разрешения не только вопросов баланса органических веществ, но и для изучения обмена кислородом и углекислым газом между водоемом и атмосферой.

Винберг в те же годы приступает к решению ряда намеченных вопросов. Так, он раскрывает механизм появления металимниального минимума и максимума кислорода (Винберг, 1934а). В 1932 г. во время своих опытов с использованием склянок Винберг специально изучил условия возникновения минимального содержания кислорода. Он показал, что как минимум, так и максимум содержания кислорода, вызываются сходными физико-химическими закономерностями. В своих объяснениях Винберг отталкивается от прозрачности воды. В первую очередь именно прозрачностью воды объясняется положение компенсационной точки фотосинтеза. В озерах с незначительной прозрачностью фотосинтез преобладает над дыханием только в верхних слоях эпилимниона. Ниже глубины компенсационной точки преобладает поглощение кислорода, появление его здесь в повышенной концентрации возможно только при условии интенсивного перемешивания воды. Соответственно достаточно устранения перемешивания, чтобы возник дефицит кислорода. При значительной прозрачности воды компенсационная точка лежит много ниже, и создаются условия для появления максимума кислорода.

Винберг довольно много внимания уделяет возможностям и ограничениям метода темных и светлых склянок. Прежде всего, Винберг задается вопросом, в какой мере процессы, происходящие в толще воды, не искажаются, когда вода оказывается заключенной в склянки. Обсуждая все возможные соображения, он приходит к выводу, что процессы в склянках в основном должны точно отображать динамику органических веществ, протекающую в свободной воде. Вместе с тем, в ряде случаев, например, в случае сильного «цветения» воды, когда химический состав воды резко меняется, могут наблюдаться значительные отклонения интенсивности фотосинтеза в самой толще воды и в воде склянок. Поскольку в случае «цветения» количество карбонатов и гидрокарбонатов в воде резко падает, то фотосинтез в таком водоеме осуществляется за счет углекислого газа, поступающего из атмосферы, что по понятным причинам невозможно в герметично закрытых склянках. В отношении окисления органических веществ в склянках Винберг отмечает, что оно всегда ограничено тем запасом органических соединений, которые находились в воде в момент взятия пробы, в то время как в воде водоема такого ограничения, конечно,

нет. Кроме того, в гиполимнионе озера потребление кислорода может идти за счет окисления выделяющихся со дна газов, как это показал Л.Л. Россолимо. Естественно, что в таком случае будут наблюдаться расхождения данных склянок и экспериментов в открытой воде.

В 1936 г. Винберг выполнил работу, которая будет опубликована с большой задержкой, посвященную определению соответствия между количеством бактерий в воде и интенсивностью поглощения кислорода водой (Винберг, Яровицина, 1946). Авторы установили, что за время суточной экспозиции воды в склянках не происходит увеличения количества бактерий. Это означает, что заключение воды в склянки для суточной экспозиции не меняет существенно скорость потребления кислорода водой.

Винберг пишет: «Вся совокупность наблюдений убеждает нас в том, что измерение интенсивности фотосинтеза воды предлагаемым нами методом дает результаты, достаточно точно отражающие происходящий в озере процесс. Это заключение, однако, не следует распространять на все возможные случаи применения предлагаемой нами методики. <…> Поэтому применение предлагаемого метода в новых условиях должно сопровождаться специальными наблюдениями, доказывающими его пригодность в каждом конкретном случае» (Винберг, Иванова, 1935, с. 24–25). Винберг заключает, что наблюдения, свидетельствующие об ограничении возможностей метода в ряде случаев, отнюдь не лишают его значения, а возможные различия не настолько велики. Однако в результате наблюдений и экспериментов на Глубоком озере Винберг отмечает, что «…в условиях Глубокого озера скорость поглощения кислорода в воде, заключенной в склянке, заметно отлична от скорости поглощения в свободной воде» (Винберг, Кузнецова, 1939, с. 144). В результате он предлагает способ определения первичной продукции по колебаниям концентрации кислорода в открытой воде озера в течение суток (Винберг, Кузнецова, 1939). Винберг также считает, что этим способом учитывается деструкция не только водной массы, но и других компонентов водоема. Нужно отметить, что такой же способ ранее был разработан С.В. Бруевичем для морских вод (Бруевич, 1936). Этот метод измерения колебаний кислорода в воде применим в особенности для гиполимниона глубоких водоемов, в котором процессы окисления идут с очень низкой скоростью, и заключение воды в склянки из-за этого дает искаженные результаты.

Наконец, в работе 1940 г., опубликованной в «Докладах АН СССР», Винберг осуществляет решение еще одного общего вопроса, вытекающего из практики применения метода склянок (Винберг, 1940). Он выполняет расчет обмена кислородом между водоемом и атмосферой, что помогает ему также вернуться к применимости самого метода. Интересно, что эта статья была опубликована в разделе «Гидрохимия» и рекомендована к печати самим В.И. Вернадским. По мнению Винберга, до сих пор вопрос обмена газами между водоемом и атмосферой изучался только в связи с самоочищением рек, а его работа — первая попытка такого исследования для озер. Винберг считает, что газовое равновесие между водоемами и атмосферой всегда нарушается за счет жизнедеятельности организмов, то есть, продукции и деструкции в водоеме. Согласно расчетам Винберга скорость обмена кислородом между водой и воздухом пропорциональна чистой продукции водоема. Это вытекает из того факта, что длительное пересыщение воды кислородом возможно только в силу избыточного (по сравнению с дыханием) продуцирования его фитоплан-

ктоном. В этом, как оказывается, кроется причина расхождения между значениями первичной продукции, полученными разными методами: «Рассмотрение условий, влияющих на скорость обмена кислорода с атмосферой, приводит нас к мнению, что описанное ранее расхождение результатов определения первичной продукции «методом склянок» с результатами вычислений по суточному ходу растворенного кислорода может зависеть от ускорения обмена с атмосферой в ночное время вследствие установления частичной гомотермии, что благоприятствует перемешиванию» (Винберг, 1940, с. 677).

Предложенная Винбергом методика подвергалась достаточно серьезной критике со стороны некоторых гидробиологов. Например, Г.С. Карзинкин и В.С. Ивлев (Мейен и др., 1937) подвергли сомнению числовые величины, полученные Винбергом для первичной продукции прудов. Они оказались не соответствующими их собственным измерениям с помощью метода склянок. Авторы полагали, что метод дает завышенные значения первичной продукции и не позволяет учесть продукцию макрофитов. Ивлев в дальнейшем продолжил критику скляночной методики, указав, что в ней не учитывается разное количество живого планктона, попадающего в склянки, и отмирающего в ходе экспозиции (Ивлев, 1939а). Он полагал, что чистую продукцию рассчитывать нельзя, так как деструкция зависит от многих факторов и сильно колеблется, поэтому нужно пользоваться только величиной выделения кислорода, которая более постоянна. А.П. Щербаков (1935) писал о том, что метод Винберга дает только начальную и конечную стадию превращения органических веществ, тогда как необходимо рассматривать все этапы. Выходом он считает накопление материала по интенсивности обмена разных групп гидробионтов. Д.А. Ласточкин (1943) останавливается на том, что Винберг не учел качественную специфичность планктона, а имеющееся несоответствие между биомассой водорослей и уровнем фотосинтеза следует отнести на счет сложного взаимодействия водорослей, бактерий, зоопланктона и растворенных органических веществ. Ласточкин также полагает, что в склянках в силу их замкнутости накапливаются продукты распада и газы, что искажает реальное течение процессов. Ласточкин предложил объединить метод склянок с наблюдением суточных колебаний кислорода. Американские авторы считали, что заключение воды в склянки увеличивает активность бактерий, и полагали определение хлорофилла более подходящим методом установления продуктивности планктона (Manning, Juday, 1941).

Метод также получил и высокую оценку специалистов. Так, С.К. Осипов (1939) считал работы Винберга первой практической попыткой измерить динамику органического вещества. И.В. Баранов (1948) полагал, что методика Винберга удачно связывает планктон с газовым режимом и типологией озер. Ивлев уже в другой работе (Ивлев, 1945) достаточно высоко оценивает подход Винберга. Он полагает, что Винберг дал известному скляночному методу его современную форму, как с технической стороны, так и принципиально. Испытав его на большом количестве «разнохарактерных» водоемов, Винберг получил материал, «трактующий различные стороны образования и разрушения органического вещества в водной массе» (Ивлев, 1945, с. 106). Между прочим, сам Ивлев использовал метод склянок для установления возможности фотосинтеза при лунном свете (Ивлев, Мухаревская, 1940), на что был получен отрицательный ответ.

Постепенно методом склянок стали все шире пользоваться для изучения разных аспектов биологии водоема. С.К. Осипов применил метод для определения типа водоемов по соотношению продукции и деструкции в уральских озерах (в частности, он использовал термин «автотрофный» водоем) (Осипов, 1939). В.Я. Панкратова и Г.А. Стальмакова, работавшие под руководством Винберга, использовали метод склянок для измерения баланса органических веществ в озерах, богатых сапропелем (Панкратова, 1941; Панкратова, Стальмакова, 1941). При этом они отмечали, что метод позволяет измерить скорость продукции и деструкции, однако не дает возможности рассмотреть все процессы, связанные с превращением органических веществ. В частности, он не позволяет установить роль первичного органического вещества в илонакоплении в озерах. Поэтому в тех озерах, в которых планктон является основным источником органического вещества, метод склянок дает близкую к действительности картину. Но в случае, когда планктон слабо развит, и органические вещества поступают с водосбора, скляночные данные позволяют осветить только одну сторону баланса.

3. Разработка концепции биотического баланса водоема

Хотя Г.Г. Винберг в 1930-е гг. сосредоточил свое основное внимание на апробации в различных условиях метода склянок, а также на интерпретации полученных с его помощью данных по фотосинтезу и дыханию в водной массе, он в тот же период выполнял и эколого-физиологические эксперименты с беспозвоночными. Эти исследования поначалу развивались независимо от программы балансовых исследований Л.Л. Россолимо и были связаны, главным образом, с работой Винберга в начале 1930-х гг. в лаборатории Э.С. Бауэра[10] (Озернюк, 2012). В лаборатории Института профзаболеваний, которую возглавлял Бауэр, Винберг выполняет исследования, направленные на поиск подтверждения закономерностей, объединенных под названием константы Рубнера. Работы немецкого физиолога М. Рубнера составляли значительную часть достижений экспериментальной биологии 1920-х гг. (Яценко, 1922). В частности, Рубнер считал, что произведение удельной скорости метаболизма животных и их максимальной продолжительности жизни есть величина постоянная для организмов, находящихся на одном уровне эволюционного развития. Винбергу было поручено проверить гипотезу о реальности количественных связей, постулировавшихся константой. Примечательно, что в этих экспериментах принимал участие А.П. Щербаков — также как и Винберг, ученик С.Н. Скадовского, впоследствии ставший достаточно известным гидробиологом, возглавившим станцию на Глубоком озере. Винберг и Щербаков исследовали взаимосвязь продолжительности жизни, размеров, и интенсивности дыхания дрозофилы, а также влияние температуры на скорость дыхания. Вероятно, именно такой опыт изучения скорости обмена, а также более ранняя экспериментальная подготовка в лаборатории Скадовского, привели Винберга уже в середине – конце 1930-х гг. к осознанию не-

[10] Бауэр Эрвин Симонович (1890–1938) — советский и немецкий биолог, специалист в области теоретических и физических основ биологии. Его взгляды на общие основы функционирования жизни изложены в монографии «Теоретическая биология» (Бауэр, 2002). Арестован и расстрелян.

обходимости изучать скорость дыхания у беспозвоночных гидробионтов как главного процесса, определяющего их участие в биотическом круговороте. Так, в статье «Физиологические и экологические особенности представителей донной фауны» (Винберг, 1939б) автор говорит о том, что изучение физиологических особенностей животных необходимо для познания баланса вещества и энергии в озере. Впоследствии Винберг будет глубоко изучать физиологические и биохимические вопросы, в частности, некоторые аспекты дыхания личинок хирономид в условиях дефицита кислорода (Винберг, 1948б).

В 1930-е и 1940-е гг. и в дальнейшем у Винберга вышел ряд работ, посвященных зависимости дыхания не только от внешних условий, но и от размеров тела. В 1937 г. опубликована работа по дыханию коловраток (в том числе, в связи с присутствием и отсутствием бактерий в воде) (Винберг, 1937а), а в 1949 г. — статья по обмену простейших (Винберг, 1949). В 1950 г. Винбергом опубликована статья, в которой анализируется зависимость скорости обмена ракообразных от массы тела (Винберг, 1950).

Каким же образом Винберг перешел от физиологических экспериментов к разработке биотического баланса водоема в целом? Конечно, в этом переходе существенную роль сыграло то, что метод склянок сам по себе позволял измерить баланс органических веществе в водной толще всего водоема.

В 1936 г. Винберг разработал программу продукционного исследования водоемов. Статья, в которой она была изложена (Винберг, 1936), являлась частью идеологической дискуссии, развернувшейся на страницах «Зоологического журнала» в том же году. Отбрасывая идеологическую сторону содержания (об этом речь пойдет в специальной главе), попытаемся выделить основные моменты, которые Винберг считал важными при постановке изучения проблемы продуктивности. В этой работе повторяются какие-то аспекты, которые уже были проанализированы им в сообщениях о применении скляночного метода, но в более общей форме, безотносительно к конкретным наблюдениям.

Винберг сетует, что теория продуктивности у нас в стране все еще не создана, что тормозит развитие практики хозяйственного использования водоемов. Он говорит о существующей неопределенности содержания, вкладываемого в понятие «продуктивность»: оно употребляется то по отношению к целому водоему, то по отношению к определенным организмам. Также по Винбергу (1936): «Кроме того, это же понятие применяется как к неэксплуатируемым («диким») водоемам, так и для характеристики производительности водоемов, эксплоатируемых человеком» (с. 587). Винберг подчеркивает, что понять процессы продуктивности можно лишь на основе учета всей совокупности процессов, протекающих в водоеме как едином целом. Целостность озера проявляется в стабильности его свойств, которая в свою очередь выражается в определенном постоянстве качественного и количественного состава населения организмов и химического состава воды. Винберг говорит об относительности стабильности водоема и в то же время его закономерной эволюции, приводящей к изменению его свойств и качеств и переходу водоема в новую фазу развития.

Активным началом в метаболических процессах в озере по Винбергу является жизнедеятельность организмов, благодаря которым органические вещества, поступающие в водоем, удаляются из процессов метаболизма в нем в результате кругово-

рота веществ. Удаление веществ из водоема может происходить двумя путями: либо путем вылета насекомых, либо посредством оседания в составе донных отложений.

Винберг различает две стороны продукционных явлений: процессы, происходящие на уровне всего водоема, и процессы прироста биомассы конкретных видов. По Винбергу в водоеме устанавливается некоторое соответствие населения и среды, выражающееся в определенных количественных взаимоотношениях между величиной первичной продукции и населением водоема в целом. Это соотношение является результатом истории водоема.

Винберг (1936) полагает, что на данном этапе исследований совершенно невозможно указать те «закономерные соотношения, в которых, несомненно, находятся отдельные стороны процесса продуцирования» (с. 590), но можно сказать о некоторых общих зависимостях. Первая группа таких отношений — это то, чем определяется первичная продукция. По Винбергу: «…максимальная величина «первичной продукции» определяется не только количеством поступающих в водоем извне органогенных элементов, но также и количеством ежегодно регенерирующих органогенных элементов в результате минерализации донных отложений и процессов обмена организмов» (там же). Таким образом: «отношение количества поступающих в водоем органогенных элементов к количеству регенерируемых за тот же период (годовой цикл) непосредственно характеризует степень обратимости протекающих в водоеме процессов» (там же). Вторая группа количественных продукционных отношений в водоеме — соотношение первичной и вторичной продукции. По отношению к вторичной продукции «величина первичной продукции является наиболее общим лимитирующим условием» (там же, с. 591). Однако в то же время Винберг упоминает и другие факторы, определяющие использование веществ первичной продукции, например, дефицит кислорода в придонных слоях воды. Использование первичной продукции выражается в процессах разрушения органических соединений, для которых Винбергом был впервые предложен специальный термин «деструкция». По Винбергу следует различать условия построения и условия разрушения органических веществ, и в каждом конкретном водоеме складываются некоторые особенности среды, которые определяют соотношение между первичной и вторичной продукцией. Винберг подчеркивает, что: «Сложение продуктивности всех населяющих водоем видов, каждый из которых прямо или косвенно служит пищей для других, привело бы к получению чисто условной величины, так как таким путем одно и то же количество органического вещества было бы засчитано несколько раз» (там же).

Для характеристики степени использования первичной продукции Винберг предлагает изучать наряду с продукцией деструкцию органических соединений. На практике это облегчается тем, что как продукция, так и деструкция, а также биомасса, могут быть выражены в калориях. При этом при окислении органических веществ оксикалорийный коэффициент колеблется в очень узких пределах (на 1 мг кислорода приходится всегда 3,2–3,5 калории). Все высказанные соображения «позволяют считать вполне реальным количественное определение суммарной величины первичной продукции по количеству выделенного кислорода и суммарной величины деструкции по количеству поглощенного» (Винберг, 1936, с. 592), что и можно сделать, пользуясь скляночным методом.

Винберг детализирует балансовые представления Л.Л. Россолимо. Он конкретизирует понятие баланса, рассматривая его как итог взаимно противоположных процессов — продукции и деструкции, рассматриваемых как основные во всей совокупности протекающих в водоемах превращений органических соединений. Тогда очевидно, что баланс может иметь положительное, отрицательное и нулевое значение. В первом случае продукция превалирует над деструкцией, и в водоеме откладывается некоторое количество органического вещества. Это возможно в случае, когда в озеро поступают извне неорганические вещества. В случае отрицательного баланса в водоеме преобладают процессы разрушения органических соединений, в том числе, поступающих в него с прилегающей территории. В таких водоемах (например, расположенных на торфяных массивах) консументы преобладают над продуцентами. Поэтому здесь биомасса какого-либо гетеротрофного организма (например, рыбы) лимитируется не только величиной первичной продукции (которая может быть весьма малой), но и количеством поступающих аллохтонных соединений. Винберг подчеркивает, что «не следует полагать, что водоем с отрицательным балансом должен характеризоваться низкой продуктивностью в обычном понимании этого слова, т.е. небольшим количеством биомассы гетеротрофных организмов. Должно существовать обратное соотношение: чем больше отрицательный баланс, тем больше биомасса обитающих в нем гетеротрофных организмов» (Винберг, 1936, с. 593). Согласно Винбергу возможность существования отрицательного баланса является характерной чертой тех водоемов, которым присущ мощный приток аллохтонных органических соединений. Для сохранения стабильности свойств водоема итог отрицательного баланса не может быть больше количества поступающих в него за то же время веществ. Водоемы с нулевым балансом, по мнению Винберга, должны иметь вполне обратимый метаболизм, и их возможно представить себе лишь как теоретическую абстракцию.

По Винбергу к представлениям о разных видах баланса он пришел под влиянием идеи о стабильности свойств водоема. Все рассмотренные аспекты количественных отношений между продукцией и деструкцией служат выражением стабилизирующих свойств водоема и ведут к его эволюции. Направление и скорость эволюции будет определяться определенным сочетанием продукционных процессов. Соответственно этому: «Нельзя сомневаться, что существует несколько достаточно определенных сочетаний этих процессов, а следовательно, и типов водоемов с присущими им характером и темпом развития» (Винберг, 1936, с. 593).

От продуктивности водоема Винберг переходит к продуктивности в более узком смысле — «применительно к определенному продукту». Он начинает с того, что «любой живой объект способен к безграничному размножению» (там же, с. 594), что обусловливает в благоприятных условиях образование неограниченно большой продукции. Из этого понятно, что в природе среда ограничивает продукционные возможности организма: «наблюдаемая в природе скорость продуцирования весьма далека от максимальной скорости прироста, определяемая особенностями самого объекта» (там же). Винберг полагает, что на практике гидробиологи недостаточно оценивают жесткость условий, в которые поставлен организм. Среди всех этих условий Винберг придает наибольшее значение «биоценотическим зависимостям» в противовес абиотическим факторам: «Поэтому нам кажется, что если напряже-

ние какого-либо абиотического фактора в среде приближается к предельному и он начинает оказывать неблагоприятное воздействие на организм, то это создает настолько неблагоприятные условия для конкуренции данного вида с другими формами, лучше приспособленными по отношению к данному условию среды, что он неизбежно должен уступить место другим формам и либо временно (сезонные изменения), либо совсем выпасть из состава населения данного биотопа» (там же, с. 595). Винберг подчеркивает, что общие условия, ограничивающие продукцию, действуют не на отдельные виды, а на их функционально объединенные группы.

В отношении функциональных групп Винберг придает особое значение физиологическим функциям организмов: «Вообще, по отношению к воздействию на среду, физиологические особенности организмов выступают на первый план. Легко понять, что в разных водоемах при различных условиях среды то же самое место в общей системе протекающих в водоеме процессов занимают совершенно различные организмы. И обратно, различные по своему систематическому положению организмы могут по отношению к общим процессам превращения веществ в водоеме занимать то же место» (там же, с. 596).

Среди всех физиологических функций большое значение имеют процессы обмена, так как его интенсивность характеризует скорость использования энергии: при одной и той же биомассе разная интенсивность обмена будет определять разную скорость переработки вещества и энергии в единицу времени. Здесь Винберг пытается наметить подходы к ответу на вопрос о том, как установить роль организма в водоеме. Винберг (1936) полагает, что «особенно большую роль должно сыграть применение физиологических методов, столь трудно внедряющихся в лимнологию» (с. 600) и далее пишет: «Методы, основанные на физиологических явлениях, позволяют непосредственно изучать функциональное значение того или другого явления в общей системе процессов. Нам пришлось убедиться, насколько неожиданные и плодотворные результаты может дать регистрация физиологической стороны явления на примере изучения величины первичной продукции планктона путем регистрации количества выделяемого кислорода. <…> Неоспоримым преимуществом методов, регистрирующих результаты физиологических отправлений населения, является, во-первых, возможность непосредственного сравнения значения жизнедеятельности различного по качественному составу населения, и, во-вторых, возможность сравнения результатов жизнедеятельности населения при различных условиях среды» (там же, с. 600–601).

В заключение Винберг заостряет внимание на количественных соотношениях и показателях, которые необходимо исследовать: зависимость величины первичной продукции от количества поступающих в водоем веществ, зависимость величины вторичной продукции от первичной и других условий водоема, степень использования первичной продукции, степень обратимости метаболизма в водоеме, интенсивность илообразования, величина положительного или отрицательного баланса, и др.

Винберг указывает и на необходимость более продуманного и организованного подхода к изучению продукционных процессов в водоеме. Необходимо не накапливать описательные и количественные данные по отдельным группам организмов (планктон, бентос, рыбы), либо по отдельным группам явлений (гидрологические, физико-химические), а затем их объединять, но проводить исследования, на-

правленные на выяснение частных конкретных зависимостей в рамках общей гипотезы или теории.

Винберг (1936) обращает внимание не только на количественные зависимости, но и на качественное различие живых организмов: «Далеко не безразлично, например, выражается ли первичная продукция в построении мелких протококковых водорослей, доступных непосредственному усвоению планктическими животными, или же она выражается в развитии крупных сине-зеленых водорослей, которые в общем, по-видимому, не доступны для планктических животных, в результате чего синтезированное синезелеными органическое вещество должно предварительно пройти стадию использования его бактериями» (с. 598).

Таким образом, основной идеей продукционной программы Винберга является количественное соотношение между звеньями продукционного процесса, которое носит циклический и многоступенчатый характер и является выражением эволюции водоема. Для установления этих соотношений большое значение имеет изучение скоростей физиологических функций организмов. В своей продукционной программе Винберг находится на позиции лимнологии, то есть, изучения водоема как целого, всей совокупности условий и процессов в нем. Для постижения этого целого он считает важным изучение физиологии конкретных организмов. Винберг (1936) рассматривает конкретные организмы как часть целого, зависящую от этого целого: «Из признания за водоемом свойств целого следует, что продуцирование определенных объектов, охватываемое вторым более узким пониманием термина, должно рассматриваться как звено в общей совокупности протекающих в водоеме процессов и не может быть понято до конца без рассмотрения всего вопроса в целом» (с. 588).

В другой статье Винберг в еще большей степени конкретизирует представление о водоеме как целом (Винберг, 1939а). В этой работе автор говорит об очень тесной связи между физико-химическими условиями в водоеме и его населением, которые и определяют целостность водоема: «Итак, состав и количество флоры и фауны не только зависят от химического состава воды и других особенностей водоема, но и, в свою очередь, являются факторами определяющими эти особенности. При этом в одних водоемах на первый план выступает одна сторона этого взаимодействия — влияние среды на население, в других вторая — влияние жизнедеятельности организмов на среду. <…> Очевидно, что определение относительного значения биологических процессов в жизни водоемов представляет собой одну из важнейших ступеней в расшифровке путей круговорота, необходимой для сознательного управления производительностью водоема, химизмом воды и другими свойствами его» (Винберг, 1939а, с. 39).

В наиболее законченном и полном виде концепция биотического баланса изложена Винбергом в его докторской диссертации «Биотический баланс вещества и энергии озер» (Винберг, 1946), которая была написана им, судя по ссылке в одной из его статей, не позже 1939 г., но защищена только в 1946 г., так как автор в 1940 г. был арестован. Эта диссертация, к сожалению, не опубликована. Отдельный пример расчета баланса для одного озера (Черного в Косине) без серьезных теоретических выкладок приведен им в статье 1948 г. (Винберг, 1948а). Но интересно, что еще в 1939 г. в сборнике студенческих научных работ МГУ вышла статья студента

пятого курса Э.А. Бервальда, работавшего под руководством Винберга (Бервальд, 1939). Именно в этой работе был рассчитан полный баланс для одного озера и изложены его принципы. Очевидно, что сам студент не смог бы задумать такую работу, поэтому эту статью можно считать выражением идей и подходов Винберга.

В работе Бервальда параллельно с использованием метода склянок изучено дыхание фитопланктона и поглощение кислорода дном озера. Бервальд предпринял попытку разделить — за счет каких процессов идет это поглощение и обратил внимание на так называемое ферментативное поглощение. Он учел и продукцию макрофитов, которую определял, исходя из их биомассы. Бервальд также привел в статье схему круговорота органических веществ в водоеме. На основе всех полученных им данных молодой ученый определил чистую продукцию планктона и водоема в целом, а также сделал вывод о характере баланса в нем органического вещества.

Термин «биотический баланс» впервые в печати введен Винбергом в статье 1948 г. под названием «Биотический баланс Черного озера» (Винберг, 1948а). Однако термин использован уже в заголовке докторской диссертации 1946 г. До 1946 г. речь шла о балансе органических веществ. Под биотическим балансом автор понимал «количественное итоговое выражение совокупности процессов созидания и разрушения органических соединений» (Винберг, 1948а, с. 11). Винберг отмечал, что до сих пор баланс изучался только в отношении водной массы, а сейчас осуществляется попытка разработать баланс для озера в целом. Винберг говорит об элементах баланса, под которыми понимал отдельные группы организмов, части водоемов, и даже процессы (рис. 2). Сущность его исследования состоит в том, что он сопоставляет отдельные элементы баланса между собой. Пользуясь методом склянок, Винберг, как и в предыдущих работах, вычисляет первичную продукцию и деструкцию в водной массе, на основе чего рассчитывает чистую продукцию планктона. Опираясь на данные Е.В. Боруцкого по биомассе макрофитов, он с учетом произвольно принимаемого коэффициента получает их продукцию. Во многом с помощью произвольных допущений Винберг рассчитывает и значения для других элементов баланса (в тексте постоянно встречается словосочетание «произвольно принять»). Так, произвольна величина P/B коэффициента для фитобентоса, произвольно принят вылов рыбы, поскольку сам вылов не производился. Винберг, исходя из содержания кислорода в воде в подледный период, также определяет объем зимней деструкции органического вещества. Таким образом, ученый имел числовые значения для чистой продукции планктона, продукции и деструкции макрофитов, чистой продукции фитобентоса, деструкции зообентоса и рыбы, зимней деструкции. Осталась неизвестной по причине отсутствия методов измерения лишь величина потребления кислорода илом в летний период (в таблице на рисунке 2 обозначена через *X*). В результате, как пишет Винберг (1948а): «невозможно определить, какая часть из первичной продукции планктона подвергается минерализации и какая откладывается на дне в виде новообразованных иловых отложений, т.е. невозможно закончить баланс органических веществ для водоема в целом» (с. 17). Тем не менее, оказалось возможным сопоставить различные виды деструкции с первичной продукцией. Так, бентос в ходе деструкции разрушает от 1/27 до 1/36 чистой продукции планктона, а в результате потребления кислорода подо льдом разрушается 1/8 чистой продукции планктона. Выводы Винберга сво-

дятся к тому, что в исследованном озере наблюдается исключительно интенсивный метаболизм водной массы, продукция планктона в несколько раз превышает продукцию макрофитов, в целом для озера характерен резко выраженный положительный биотический баланс.

Анализ работ Винберга позволяет сказать, что в них оказались количественно связаны все живые и неживые элементы водоема как целого. Основной процесс, который организмы связывает — это деструкция, то есть, обмен, дыхание, в результате которого рассеивается энергия, заключенная в первичном органическом веществе. В этом смысле метод темных и светлых склянок оказался не просто практическим приемом измерения динамики органических веществ, а дал возможность суммарной характеристики процессов жизнедеятельности водоема в целом. Его применение на разных водоемах стимулировало не только самого Винберга, но и других исследователей к изучению скоростей поглощения кислорода гидробионтами. Не случайно, что именно в эти же годы выполняются работы по определению продукции водоема через скорость обмена зоопланктона (Скадовский, 1933; Яшнов, 1939; Marshall et al., 1935). Снова отметим, что С.Н. Скадовский (1933) выразил биомассу зоопланктона в разных водоемах в количестве потребляемого рачками и коловратками кислорода. В.А. Яшнов (1939), возможно, независимо от Скадовского, развил эту идею и рассчитал продукцию фитопланктона в море на основе данных по количеству планктонного рачка калянуса и скорости потребления им кислорода. Иными словами, он определил продукцию через уровень деструкции.

Таблица 4

Элементы баланса органических веществ Черного озера в целом

(все величины в кг кал/м² год)

Элементы баланса	*A* Первичная продукция	*B* Деструкция	*A*—*B* Чистая продукция
I. Водная масса: фито- и зоопланктон . . .	3 014	2 303	+711
II. Заросли макрофитов	207	83	+124
III. Донная область:			
а) фитобентос	3	1	+ 2
б) зообентос	0	25	— 25
в) летняя деструкция в донных отложениях	0	*X*	— *X*
IV. Зимняя деструкция	0	98	— 98
V. Рыбы	0	20	— 20
Озеро в целом	3 224	2 530+*X*	+694—*X*

Рис. 2. Первая опубликованная в мировой гидробиологической литературе таблица биотического баланса конкретного водоема (из: Винберг, 1948а).

Дальнейшее развитие принципов биотического баланса Винбергом в конце 1940-х гг. было связано с углублением оценки роли фитопланктона в водоемах, а также с продолжением им исследований по интенсивности обмена гидробионтов. Винберг объединил коллектив специалистов для всестороннего изучения разнотипных водоемов. Этот этап его деятельности начался, когда в 1946 г. при содействии Л.А. Зенкевича он перешел на работу в Белорусский государственный университет и возглавил здесь кафедру зоологии (Озернюк, 2012). С данного момента начинается весьма плодотворный период деятельности Винберга и коллектива его учеников, в течение которого постепенно складывается современная отечественная школа продукционной гидробиологии. Этот период выходит за хронологические рамки настоящей книги.

Здесь я остановлюсь лишь на нескольких работах, которые хронологически и по существу интересны с точки зрения характеристики развития Винбергом продукционных взглядов. Но во многом они основаны на материалах, полученных до войны в Косине.

В 1948 г. выходит статья Винберга «Эффективность утилизации солнечной радиации планктоном» (Винберг, 1948в). На основании результатов определения первичной продукции фитопланктона в ходе скляночных опытов, проведенных в 1930-е гг., Винберг рассчитывает долю энергии, потребляемой планктоном озер, от общего количества поступающей солнечной радиации. Проводя этот расчет, Винберг ярко проявляет холистический и даже биосферный стиль мышления. Он пишет: «Не подлежит сомнению, что в результате длительного исторического процесса для всех типов природных сообществ установился определенный уровень использования энергии солнечной радиации, отражающий наиболее основные свойства их» (Винберг, 1948в, с. 29). Соответственно величина утилизации солнечной энергии в ходе фотосинтеза «может служить содержательной мерой функционального значения населения (биома) определенного участка биосферы» (там же). В результате расчетов и сопоставлений Винберг приходит к выводу, что озерный планктон утилизирует в ходе фотосинтеза десятые доли энергии солнечной радиации, что, как оказалось, гораздо ниже, чем для морского планктона и наземных растений. Можно сказать, что в этой работе Винберг в наибольшей степени затрагивает энергетическую трактовку продуктивности и, оперируя представлением о функциональном значении групп организмов, связывает ключевой процесс в водоемах (фотосинтез) с процессами на уровне биосферы в целом. Такие расчеты исключительно важны для понимания темпов изменения биотического круговорота в биосфере и ее общей продуктивности (Колчинский, 1990).

Если расчеты по утилизации солнечной энергии основаны, главным образом, на косинских материалах, то статья «К количественной характеристике роли планктона в круговороте веществ в озерах» (Винберг, Захаренков, 1950), содержит уже анализ данных, полученных на белорусских озерах. Здесь Винберг выходит на использование фотосинтетического пигмента — хлорофилла для оценки продуктивности водоемов. Авторы устанавливают отличия в биомассе планктона разных озер и находят, что среднее содержание хлорофилла в беззольном веществе пресноводного планктона составляет 1%. Дальнейшее изучение связи пигмента и продуктивности осуществится в 1950-е гг. В результате этих работ было, например, показано, что между интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофилла существует соотношение, которое может быть передано так называемым ассимиляционным

числом, принятым в физиологии растений (Винберг, 1956б). Характерно снова отметить проявление тесной связи гидробиологии и физиологии, которой буквально пронизано все творчество Винберга.

Наконец, в работе 1951 г. «Биомасса планктона и растворенное органическое вещество в воде озер» (Винберг, Платова, 1951) Винберг дает сводку собственных и литературных данных по содержанию взвешенных веществ (сестона) и органических веществ в воде озер, а также материал по калорийности планктона.

4. Общие черты программы исследования биотического баланса водоемов Г.Г. Винберга

На основе анализа работ Г.Г. Винберга, а также с привлечением основных положений, приведенных в его обобщающей статье (Винберг, 1956б), подводящей итог «косинским» экспериментам, можно выделить общие черты исследовательской программы Георгия Георгиевича в отношении биотического баланса водоемов, оформившиеся к середине XX века. Эта программа была в значительной мере намечена Винбергом в его работе 1936 г. «Некоторые общие вопросы продуктивности озер» (Винберг, 1936) и, исходя из анализа публикаций, можно утверждать, окончательно сформировалась на рубеже 1940–1950-х гг.:

1. Планктон как продуцирующая система. Винберг считал планктон и соответственно водную массу водоема основным источником органического вещества в нем. При этом планктон им рассматривался как единый комплекс животных и растительных организмов, вследствие чего Винберг считал уместным употреблять словосочетание «фотосинтез планктона» вместо «фотосинтеза фитопланктона». Он пояснял: «Нередко первичная продукция рассматривается как функция планктона в целом. Этому есть известные основания, так как в природе зоо- и фитопланктон органически связаны друг с другом, образуя единую систему процессов. <…> Зоопланктон и бактерии, участвуя в минерализации органических веществ, тем самым изменяют условия и создают новые возможности для прироста автотрофных организмов, для первичной продукции. Это дает основание считать первичную продукцию функцией всей системы планктонных организмов, взятых в единстве со средой, а не только фитопланктона. Поэтому вполне оправданно говорить об интенсивности фотосинтеза планктона, а не фитопланктона» (Винберг, 1956б, с. 371).

2. Потребление веществ первичной продукции происходит в ходе процессов деструкции. Уровень деструкции может быть установлен через измерение скорости потребления кислорода водой. Основная роль в деструкции органических веществ в озерах и прудах принадлежит бактериям, а не зоопланктону: «…большая часть первичной продукции планктона минерализуется не в процессе обмена зоопланктона» (Винберг, 1956б, с. 372). Зоопланктон получает лишь незначительную долю веществ первичной продукции. В целом: «Бактерии и планктон в естественных водах вместе с растворенным в воде органическим веществом представляют собой единую систему, особенности которой определяют скорость потребления кислорода водой» (Винберг, Яровицина, 1946, с. 507).

3. Процессы продуцирования следует рассматривать как лимнологическое явление, тесно зависящее от условий водоема как целого. На первом месте среди общей совокупности факторов — прозрачность воды и зависящее от нее и глубины соотношение объемов эпи- и гиполимниона, то есть, трофогенной и трофолитической зон водоема.

4. Биотический баланс водоема представляет собой количественный итог всех процессов жизнедеятельности всех живых организмов, населяющих водоем. Жизнедеятельность организмов с обобщенной точки зрения — есть совокупность противоположно направленных процессов продукции и деструкции органических соединений. Скорость этих процессов зависит от физико-химических условий в водоеме, прежде всего, от его морфологии. Эти процессы также отражаются на газовом режиме водоема, поэтому могут быть измерены на основе колебаний содержания кислорода в воде. Кислород — наиболее легко определяемый компонент газового состава воды, к тому же его концентрация количественно строго связана с поглощаемой или выделяемой энергией в ходе фотосинтеза и дыхания. Данное обстоятельство дает возможность энергетической трактовки баланса и также позволяет в сравнимых единицах выразить долю участия каждой экологической группы организмов в общем круговороте органических веществ и заключенной в них энергии. Согласно Винбергу (1956б) процесс продуцирования — «это единый процесс, этапы которого материально связаны переходом из одного состояния в другое определенных количеств вещества и энергии, что и дает возможность характеризовать связь отдельных этапов биологического продуцирования в абсолютных единицах» (с. 364).

5. Необходимо изучение закономерностей передачи энергии в ходе деструкции: «При выявлении закономерностей сложных превращений вещества на отдельных этапах процесса биологического продуцирования в водоеме путеводной нитью должен служить количественный учет использования энергии на разных трофических уровнях» (Винберг, 1956б, с. 372). Согласно Винбергу энергетический путь изучения биологического продуцирования един для водных и для наземных сообществ и может рассматриваться как одно из главных руководящих начал в экологических исследованиях.

Таким образом, ученый сочетал в разработанном им принципе биотического баланса физиологический экспериментальный подход и одновременно традиции отечественной планктонологической школы.

Особо необходимо подчеркнуть постулированное им еще в первой своей работе, посвященной методу склянок, сведение всего многообразия превращений органических соединений только к двум взаимно противоположным процессам, в дальнейшем названным им «продукция» (впрочем, этот термин, понятно, существовал и ранее) и «деструкция». Безусловно, что в этом отражен принцип баланса, заложенный Л.Л. Россолимо, который был руководящим для Винберга. Однако в то же самое время нельзя не увидеть здесь следов влияния школы гидрофизиологии С.Н. Скадовского. Действительно, Скадовский в свое время рассматривал pH как индикатор соотношения процессов «ассимиляции» и «диссимиляции» в водоеме, который может характеризовать физиологию водоема как целого и даже его тип. Для Винберга скорость фотосинтеза в воде и потребления в ней кислорода также может служить характеристикой водоема, хотя в работах 1930–1940-х гг. он еще не

занимался вплотную типологией водоемов. Винберг достаточно настойчиво проводил мысль о том, что продукция и деструкция есть суммарные показатели жизнедеятельности всей совокупности организмов в водоеме, по крайней мере, в его водной толще. Интересно, что еще в своей самой первой работе, опубликованной в сборнике 1928 г. под редакцией Скадовского, Винберг обратил внимание на взаимосвязь наиболее чувствительного по его наблюдениям «показателя жизни водоема» (pH) и динамики кислорода (Винберг, 1928).

Что касается планктонологических традиций в работе Винберга, стоит заметить, что для Винберга, как, кстати, и для Скадовского, планктон был главным объектом в водоеме. Если Скадовский, как ранее Н.В. Воронков, считал его просто удобным для изучения, то Винберг рассматривал планктон как основной источник органических веществ в водоеме. В этой связи стоит вспомнить и уже приведенные слова Воронкова, который говорил о планктоне с точки зрения его физиологического единства.

Кроме того, очевидно, что Винберг, как и Скадовский, были приверженцами организмоцентристского подхода к водоему. Винберг не мог выразить эту аналогию прямо, поскольку этому препятствовала идеологическая обстановка 1930-х гг. Скадовский в эти же годы прямо отказался от уподобления водоема организму, полагая свои ранние взгляды неправильными (Скадовский, 1936).

Очевидно, что можно проследить линию преемственности взглядов: Воронков – Скадовский – Винберг. Характерно, что в 1920-е гг. планктон уже не был главным объектом гидробиологов, все больше работ, особенно проведенных с рыбохозяйственными целями, было посвящено бентосу. С изучением бентоса были связаны и попытки провести границы биоценозов в водоеме, поскольку внимание к биоценозам среди гидробиологов в то время было достаточно сильным. И Скадовский, и Винберг, сумели снова привлечь внимание к толще воды, показать ведущее значение именно малых организмов в круговороте органических веществ в водоеме.

Интересно исследование вопроса — в какой мере Скадовский оказал влияние на Винберга как своего ученика? Сам Винберг посвятил специальную работу анализу того, как подход школы Н.К. Кольцова способствовал формированию его взглядов как исследователя. Характерно название этой статьи «Кольцовское начало» (Винберг, 2006). Винберг (2006) пишет: «…три года аспирантуры по этой же специальности (*физико-химическая биология — А.Р.*) в Институте экспериментальной биологии, любимом создании Н.К. Кольцова, уже необратимо закрепили в мышлении кольцовское начало, столь знакомое его ученикам и сотрудникам и оказавшее огромное влияние на формирование сегодняшней отечественной биологии» (с. 263). Интересно, что при этом о Скадовском нет ни слова. Очевидно, по каким-то причинам Винберг не хотел упоминать о том, что Скадовский оказал на него влияние. Возможно, что это было связано с какими-то личными аспектами их сотрудничества. Об этом свидетельствуют и воспоминания Винберга, воспроизведенные А.М. Гиляровым (2005). Гиляров (2005) пересказывает фрагмент своей беседы с Винбергом, где тот говорит о Скадовском: «…вопрос о зависимости организмов от условий был поставлен (*Скадовским — А.Р.*), а вопрос о том, «как ведут себя организмы в качестве агентов биотического круговорота, поставлен не был» (*цитата из речи Г.Г. Винберга — А.Р.*). Подобная формулировка проблемы для Скадовского

оставалась чуждой. Он мог изучать, к примеру, как влияет на дыхание дафний температура или pH, но не то, сколько при этом поглощается кислорода и какова роль дафний в потоке энергии или круговороте веществ в водоеме» (с. 50). Как видно из проведенного анализа работ Скадовского, это совсем не так. Почему Винберг исказил в интервью вполне очевидную позицию своего учителя, остается непонятным.

Тем не менее, советские гидробиологи — ученики Винберга все же считали, что программа Скадовского оказала очень большое влияние на Винберга. Они пишут: «Окончательное формирование научных интересов Георгия Георгиевича относится к периоду аспирантуры в Институте зоологии МГУ (1927–1930 гг.), в течение которого, работая под руководством проф. С.Н. Скадовского, он фактически стал сотрудником лаборатории физико-химической биологии Института экспериментальной биологии, руководимого Н.К. Кольцовым. Именно в этот период определилось основное научное направление его дальнейшей работы, соединившее в себе эколого-физиологические и гидробиологические исследования» (Сущеня и др., 1975, с. 109–110). Еще более четко такое мнение звучит в другой публикации: «В лаборатории физико-химической биологии Института экспериментальной биологии под руководством С.Н. Скадовского Г.Г. Винберг разрабатывал вопросы физиологической экологии водных организмов, что определило всю его дальнейшую научную деятельность» (Алимов и др., 2000, с. 102). Ученые полагают, что с началом работ на Косинской станции в деятельности Винберга совместились физиологическое и гидробиологическое направление, в результате чего он смог создать принципы количественного изучения биотического круговорота.

5. Краткий очерк последующего развития концепции биотического баланса

С полным правом 1950-е годы можно назвать периодом расцвета и укрепления отечественной продукционной гидробиологии (Алимов и др., 2002). Кроме этого, в данные годы оформились основные принципы продукционных исследований, которые практически без изменений сохраняются и сегодня. Как представляется, именно в 1950–1960-е гг. продукционная гидробиология, успешно преодолев общие идеологические влияния в биологии, которые, впрочем, не были очень сильны среди гидробиологов, начинает быть похожей на современную, почти не отличается от нее.

Бесспорным лидером продукционного направления в гидробиологии в СССР до конца 1980-х гг. был Г.Г. Винберг. Школа, основанная им в конце 1940-х гг. в Беларуси, с 1967 г. продолжила свое развитие в стенах Зоологического института АН СССР. Центром ее теперь становится лаборатория пресноводной и экспериментальной гидробиологии института, заведующим которой Винберг стал после ухода с этой должности по состоянию здоровья В.И. Жадина (Алимов и др., 2000). Разумеется, что в самом Белорусском государственном университете ученики Винберга (Л.М. Сущеня, А.П. Остапеня, Т.М. Михеева и многие другие) также продолжали свои исследования в рамках продукционного направления, но его ядро все же переместилось в ЗИН.

Не затрагивая подробностей развития продукционизма во второй половине XX века и не анализируя все работы, остановлюсь на наиболее крупных отечественных исследованиях, которые показывают логику развития области с точки зрения общих тенденций в экологии в целом.

Особое значение при изучении процессов деструкции в водоемах приобрело установление количественных закономерностей обмена и роста животных. Исследования дыхания гидробионтов, как уже было показано, были начаты Винбергом еще в 1930-е гг. Рост и продолжительность жизни животных в тот период большого внимания еще не получили. В 1956 г. вышла монография Винберга «Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб» (Винберг, 1956а). Ряд учеников и сотрудников Винберга занимались вопросами интенсивности обмена у беспозвоночных. Так, Л.М. Сущеня занимался дыханием ракообразных (Сущеня, 1972; Сущеня и др., 1986), А.Ф. Алимов — обменом моллюсков (Алимов, 1981). На основе изучения скорости обмена оказалось возможным дать количественную оценку участия таксонов и экологических групп организмов в общем круговороте веществ и потоке энергии в водоеме (см., например, Балушкина, 1987; Голубков, 2000).

А.Ф. Алимовым (1981) было обосновано новое направление исследований — функциональная экология гидробионтов (Голубков, 2020). На примере разных таксонов пресноводных двустворчатых моллюсков Алимов обобщил материал по скорости роста, обмена, фильтрации воды, величине плодовитости, в зависимости от внешних условий и размеров самого организма. Данные по росту и плодовитости моллюсков были использованы им для расчетов их популяционных характеристик и предельной продолжительности жизни. В результате этой работы и исследований других авторов было показано, что скорость основных физиологических процессов животных и их плодовитость зависит в большей степени от размеров, прежде всего, массы, нежели от систематической принадлежности (Алимов, Балушкина, 2014). Оказалось также, что эти зависимости могут быть описаны сравнительно простыми уравнениями степенной функции со сходными по значениям параметрами y, казалось бы, весьма далеких в систематическом отношении организмов. Поскольку масса животных определяет скорость физиологических процессов, то большую актуальность приобрело изучение размерно-весовых отношений гидробионтов, установление параметров уравнения размерно-весовой аллометрии. Все эти материалы были обобщены Алимовым в двух весьма ценных монографиях: «Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков» (Алимов, 1981) и «Введение в продукционную гидробиологию» (Алимов, 1989). Последняя книга может быть и сегодня использована как учебное пособие.

Большое значение приобретали разработанные Винбергом и его сотрудниками методы расчета вторичной продукции различных организмов (беспозвоночных, бактерий, рыб) (Алимов, 1989). В этом особую роль сыграли представления об энергетическом балансе особи, в основе которых лежит простое равенство C=P+R+f (C — рацион, P — продукция (прирост), R — дыхание, f — фекалии). Вопросы энергетического баланса особи были детально разработаны В.С. Ивлевым еще в 1930-е гг. Вклад Ивлева заслуживает отдельного упоминания.

Ивлев, также как и Винберг, был выходцем из школы гидрофизиологии С.Н. Скадовского (Бирштейн, Винберг, 1965). Работая с 1931 по 1935 г. на Лимнологической

станции в Косине, Ивлев, как и все остальные сотрудники Л.Л. Россолимо, занимался балансовыми исследованиями. В частности, он провел работу по определению баланса железа в одном из Косинских озер (Ивлев, 1937). В дальнейших исследованиях Ивлев все в большей степени концентрировался на исследованиях роста и обмена веществ с энергетических позиций. То есть, в его творчестве произошел обратный Винбергу переход — от баланса водоема к балансу организма. Ивлев ввел ряд коэффициентов, позволяющих рассчитывать степень использования потребленной пищи на рост и обмен организмов (Ивлев, 1938). Из них широко известен и применяется до сих пор так называемый коэффициент эффективности роста K_2, представляющий собой отношение энергии прироста к сумме ее и энергии, рассеиваемой в ходе дыхания. Этот коэффициент может рассматриваться как аналог КПД для организма. Он имеет большое биологическое значение с точки зрения оценки продолжительности жизни животных. С использованием этого коэффициента предложен физиологический способ расчета вторичной продукции (Алимов и др., 2013). Ивлев также составил первый энергетический баланс особи (Ивлев, 1939в). В работах Ивлева рост животных постоянно рассматривается с энергетических позиций.

На основе установления составляющих энергобаланса (рацион, продукция, обмен, экскреция), рассчитанных для популяций в целом, была выработана новая схема вычислений биотического баланса для озер. Если Винберг в конце 1930-х гг. оперировал только продукцией и деструкцией, то к 1970 г. появилась возможность сопоставлять, например, рационы и экскрецию разных групп организмов с первичной продукцией и друг с другом. В 1970 г. коллективом Винберга на озере Дривяты были впервые рассчитаны все основные элементы биотического баланса озерной экосистемы (Винберг, 1970). На базе биотического баланса были выдвинуты приемы и подходы, позволяющие оценивать самоочистительные возможности водоемов (Винберг, 1969).

Продолжались исследования первичной продукции. В статьях и монографиях В.В. Бульона (Бульон, 1983, 1994) рассмотрена зависимость показателей продукции планктона от широкого круга физико-химических переменных. По мнению Винберга (1986), работы Бульона «…могут служить примером широкомасштабных сравнительно-биолимнологических исследований…» (с. 9). Изучение планктона как единой системы наиболее полно выражено в монографии Б.Л. Гутельмахера с характерным названием «Метаболизм планктона как единого целого (трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона)» (Гутельмахер, 1986). В этой книге автор убедительно на большом фактическом материале демонстрирует, что разные по размерам организмы играют неодинаковую роль в продукционных процессах. В очередной раз было показано, что различия в размерах имеют гораздо большее значение, нежели таксономические отличия.

Достигнутые успехи позволили начать разработку моделей озерных экосистем (Умнов, 1997) и сформулировать основные положения теории функционирования водных экосистем (Алимов, 2000; Алимов и др., 2013). В частности, материалы продукционных исследований и подходы к их осмыслению в рамках биотического баланса послужили основой для анализа А.Ф. Алимовым общих свойств экосистем (стабильность, устойчивость) (Голубков, 2020). Крупным событием в гидробиоло-

гии стал выход монографии «Элементы теории функционирования водных экосистем» (Алимов, 2000), переведенной на английский язык (Alimov, 2003), и коллективной монографии «Продукционная гидробиология» (Алимов и др., 2013), в которой отражены все достижения этого направления за последние более полувека.

Продукционное направление школы Винберга получило довольно большую популярность. Вне его коллектива также проводись соответствующие исследования, в частности, среди морских биологов. Так, в Институте биологии южных морей АН УССР В.Е. Заика рассматривал связь прироста и продолжительности жизни, опубликовав две важные монографии (Заика, 1972, 1983), Н.Н. Хмелева (1973) изучала энергетический баланс морских ракообразных.

В мире в целом продукционные исследования на энергетической основе стали постепенно развертываться после выхода в 1942 г. работы Р. Линдемана (Lindeman, 1942), который впервые рассмотрел количественные отношения между звеньями в трофической цепи и оценил изменение энергетической эффективности сообществ в ходе сукцессий (Golley, 1993). Показательно, что Линдеман использовал количественные данные советских авторов (В.С. Ивлев, С.В. Бруевич). Наибольший расцвет продукционизма пришелся на 1950-е гг. и был достигнут благодаря исследованиям братьев Г.Т. и Ю.П. Одумов (Bocking, 2013). Так, Г.Т. Одум в 1957 г. впервые рассчитал биотический баланс энергии для водотока — ручья Сильвер Спринг в США (Odum, 1968). Американские авторы в 1950-е гг. работали на основе принципов, весьма сходных с положенными в основу биотического баланса Винберга, но при этом по каким-то причинам на его статьи ссылались крайне редко.

В целом продукционная экология стала одним из фундаментов современной теории экосистем (Golley, 1993), что особенно ярко выразилось в результате проведения Международной биологической программы, МБП (International Biological Programme, IBP) в 1960–1970-х гг., в которой заметное участие приняли и советские гидробиологи. По ее итогам вышли ряд методических рекомендаций по расчету продукции, в частности, разработанные под редакцией Винберга (Vinberg, 1971).

Уже на рубеже XX–XXI в. была разработана метаболическая теория экологии (Brown et al., 2004; Schramski et al., 2015), которая явилась попыткой объединить популяционный и экосистемный уровни организации живого с целью разработки общей теории экологии. В основе метаболической теории — аллометрические зависимости между размером тела организмов и скоростью их физиологических функций. Более того, с помощью этих же зависимостей анализируются, например, взаимосвязь количества видов и абиотических факторов. Можно видеть, что в основу такого аллометрического подхода положено понятие о ведущем значении массы в экологических процессах.

Глава 5. СОЦИАЛЬНЫЕ И ИДЕОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОДУКЦИОННЫХ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В СССР. ИДЕОЛОГИЧЕСКИЕ ДИСКУССИИ

1. Общие предпосылки связи проблемы продуктивности и социальных аспектов

Само появление терминов «продуктивность», «производительность», предложенных в отношении водоемов, было обязано именно хозяйственным потребностям (Карзинкин, 1952). Как уже ранее показано, начавшиеся на рубеже XIX–XX вв. исследования планктона были нацелены на определение запасов корма для рыб. И продуктивность неизменно связывалась с уловом рыбы. Первая попытка определить потенциальные запасы рыбы в озере, осуществленная в 1908 г. в рыбохозяйственном учреждении (на Никольском рыбоводном заводе) привела ее автора, А.А. Лебединцева, к осознанию необходимости изучения круговорота веществ в водоеме и его газового режима. Интересно, что многие теоретические вопросы гидробиологии и экологии решались в результате выполнения хозяйственных задач (см., например, об известных работах К. Мебиуса по биоценозам: Nyhart, 1998). Тесная связь прикладных интересов и теории с самого зарождения гидробиологии неоднократно отмечалась историками экологии (Bocking, 1990; Schneider, 2000; Hubbard, 2014).

В целом в 1920-е гг. рыбохозяйственные исследования развивались в основном по пути количественного учета кормовых организмов (главным образом, бентосных) в водоеме. Хотя некоторым ученым было понятно, что рыба включена в общий круговорот веществ в водоеме, яркую иллюстрацию чего находим в статье С.А. Озерова (1924). В этом исследовании автор определял количество рыбы в озере по содержанию азота в воде. К тому же, в широко развернувшихся в 1920-е гг. работах по количественному учету бентоса авторы предлагали различать кормность и продуктивность водоема, его биологическую и рыбную продуктивность (например, в монографическом исследовании озера Сартлан П.Л. Пирожникова (1929)).

Еще перед Первой Мировой войной земства при активном участии ученых направляли усилия на изучение ресурсов местных водоемов (Жадин, 1940а). В некоторых регионах (например, Псковская, Олонецкая губерния), изобиловавших водоемами, путем сбора опросных сведений, был проведен кадастр озер, послуживший основой для обобщающих сводок (см., например, Шкапский, 1912; Естественные и экономические условия…, 1915). Непосредственно перед войной и даже в годы войны организованы и проведены крупные научно-промысловые экспедиции (Псковская промыслово-научная, Витебская озерная) (Берг, 1923; Очерки по истории…, 1981; Маркова, 2011). Выработанные ими программы исследования водоемов включали всестороннее описание водоемов и окружающей их местности.

Это подразумевало анализ не только природных условий водоема, но и экономических особенностей промысла, жизни и быта населения, живущего на берегах озер. В этом отношении показательно название сводки по озерам Карелии, вышедшей в 1915 г. — «Естественные и экономические условия рыболовного промысла в Олонецкой губернии» (Естественные и экономические условия…, 1915). Особенно стоит отметить слова одного из участников Псковской промыслово-научной экспедиции И.Д. Кузнецова (1912): «При современном положении знаний, для правильного понимания рыболовства в том или ином бассейне необходимо начать с так называемых промыслово-научных исследований, т.е. таких исследований, когда весь промысел, во всем его целом, является предметом научного изучения. <…> В основу таких изысканий положена та мысль, что совершающиеся в природе явления находятся во взаимной связи, часто еще не вполне ясной и определенной. Особенно резко сказывается подобное положение в жизни вод, в жизни их обитателей. А если это так, то и при изучении рыболовства нельзя ограничиться изучением одних рыб или того, как и кто их ловит. Необходимо выяснить, какие явления совершаются в жизни рыбы, познакомиться с их биологией; понять соотношения жизни рыб с жизнью других существ, служащих главным образом пищей рыбам; объяснить, какие орудия и способы лова являются наиболее губительными, когда, при каких условиях. Только при таком всестороннем знании рыбного дела, в связи с выяснением значения того или другого промысла в экономической жизни местного рыболова, возможно быть настоящим хозяином данного рыболовства…» (с. 6–7). Поэтому и программа «всестороннего изучения жизни Псковского водоема» включала наряду с изучением гидрологии водоема, жизни в нем растений, животных (особенно рыб), пункт «экономическая жизнь рыбака». Нельзя не отметить выраженный холистический подход специалистов рыбного хозяйства того времени.

Последующий опыт комплексных лимнологических исследований (например, в ходе известной Олонецкой научной экспедиции (ОНЭ) 1919–1924 гг.) показал, что ученые достаточно плодотворно совмещали решение теоретических задач и местные хозяйственные запросы. Так, работа ОНЭ, развернувшаяся в 1919–1924 гг., была направлена на исследование вопроса о контакте фаун Белого и Балтийского морей в историческом прошлом (гипотеза существования так называемого пролива Ловена) (Герд, 1946; Лепнева, 1949). В то же самое время в ходе экспедиции решались вопросы условий рыболовного промысла в озерах, добычи железной руды в них, попутно собирались сведения об охотничьем промысле в регионе (Верещагин, 1924). Несколько архаичная программа этой экспедиции (в начале 1920-х гг. лимнологическая методика была уже более совершенной) наглядно и ярко демонстрирует органическую взаимосвязь сугубо научных и прикладных задач.

Собранные в итоге многочисленных комплексных научно-промысловых и лимнологических экспедиций материалы послужили П.Ф. Домрачеву основой для разработки классификации озер по комплексу физико-географических признаков, важнейшим из которых автором признана глубина (Домрачев, 1922). Географ Домрачев был также одним из известных деятелей отечественных рыбохозяйственных исследований. В частности, он принимал участие в обследовании реки Волхова в ходе комплекса изысканий для строительства Волховской ГЭС. Еще раз отметим, что в результате этой работы он предложил различать три категории бентоса по их роли в питании рыб (Домрачев, 1927).

В отношении взаимосвязи фундаментальных и хозяйственных задач в работах отечественных гидробиологов и лимнологов продукционные исследования оказываются весьма показательными. Здесь в первую очередь обращает на себя внимание аналогия продуктивности водоемов с почвенным плодородием, восходящая к К.М. Бэру. Например, А.А. Лебединцев (1908а) рассматривал грунт озера как почву, а планктон, по его мнению, аналогичен корму: «Мы уже сказали, что исследование грунта озера близко подходит к исследованию почвы, исследование же планктона к исследованию кормов, многие методы могут быть вполне одинаковыми» (с. 174). М.П. Сомов (1920) рассматривал подходы к таксации и бонитировке рыболовных угодий, широко оперируя примерами, заимствованными из практики сельского хозяйства. С 1927 г. Н.А. Мосевич на базе Петергофского естественнонаучного института проводил опыты по удобрению прудов (Обзор деятельности…, 1928).

Сказанное достаточно характеризует отчетливую связь, как в целом лимнологических и гидробиологических исследований, так и конкретно продукционных работ, с хозяйственными запросами. Никто из лимнологов, гидробиологов, зоологов, ботаников, специалистов в области рыбного хозяйства, не только не пренебрегал хозяйственными запросами, но и активно стремился к помощи правительству в их реализации. До Первой Мировой войны велико было значение инициативы местных исследователей, поддержки их со стороны местных же властей. Объединение ученых в местные научные общества в немалой степени способствовало наиболее полному и всестороннему исследованию природных и, в частности, озерных ресурсов регионов.

Традиция местных обществ с начала века была достаточно устойчивой. Краеведческое движение особенно окрепло в первое десятилетие советской власти, которое неслучайно называют «золотым» для краеведения (Соболев, 2000). Так, в 1920-е гг. возникла целая сеть обществ по изучению местного края, в которых энтузиасты, направляемые специалистами, посещали озера, представляющие интерес для хозяйства. Например, молодой краевед М.И. Федорова под руководством ихтиолога И.Ф. Правдина проводила отдельные работы на Лемболовском озере на Карельском перешейке (Ленинградская область) с точки зрения учета запаса рыб в нем (Федорова, 1930).

2. Первые институциональные изменения в гидробиологии и дискуссия 1936 г.

Первая Мировая война, принеся понятные трудности всему населению страны, не смогла серьезно навредить лимнологическим исследованиям. Как уже отмечалось, работа многих экспедиций продолжались. Вместе с тем, множество подготовленных в этот период рукописей так и остались неопубликованными или даже были утрачены (Щербаков, 1967). Разумеется, были и потери в кадрах гидробиологов, приостанавливалась работа на биостанциях, и т.д. (Колчинский и др., 2018). События Гражданской войны в ряде регионов также мешали развертыванию полноценной научной деятельности.

Приход к власти нового руководства страны после известных революционных событий 1917 г. ознаменовался и крупными институциональными изменениями в науке

(Колчинский, 2006). Во многом эти изменения базировались на тех инициативах, которые выдвигались самими учеными еще в дореволюционное время. Так, в 1919 г. в Петрограде благодаря усилиям Г.Ю. Верещагина и некоторых других специалистов был создан Российский Гидрологический институт (РГИ, впоследствии Государственный гидрологический институт — ГГИ), выделившийся из недр образованной в 1916 г. широко известной Комиссии по изучению естественных производительных сил страны (КЕПС) (Лепнева, 1963), возникшей по инициативе В.И. Вернадского. В РГИ с самого его основания занимались гидробиологическими исследованиями водоемов.

Отныне наука постепенно переставала быть частной инициативой групп ученых — после Великой Октябрьской Революции она все больше переходит от местных обществ в крупные государственные учреждения (Колчинский, 2006).

К началу 1920-х гг. гидробиологические исследования в СССР оказываются сосредоточенными в РГИ, Петергофском естественнонаучном институте (ПЕНИ) при Ленинградском государственном университете, на многочисленных речных и озерных биологических станциях, а также в университетах и рыбохозяйственных институтах и на рыбохозяйственных станциях. В 1921 г. в Москве по инициативе С.А. Зернова появляется и новая общественная организация — Общество исследователей воды и ее жизни (Алимов и др., 2002). С 1921 г. под эгидой данного общества начинает выходить первое специализированное периодическое издание — «Русский гидробиологический журнал», издававшийся Волжской биологической станцией под редакцией А.Л. Бенинга. Результаты гидробиологических исследований докладываются на Всероссийских (позже Всесоюзных) Гидрологических съездах, а также на Всероссийских съездах зоологов, анатомов и гистологов.

Примечательна особенность исследований водоемов того времени. Биологические задачи при исследовании водоемов нередко решались химическими методами. Гидрохимия и гидробиология соседствовали и тесно переплетались в работах одних и тех же исследователей. Постепенно должен был созреть вопрос о границах различных отраслей, изучающих водоем, что непосредственно связано с институционализацией исследований.

Изменившийся политический климат конца 1920-х – начала 1930-х гг. и начавшаяся новая реорганизация научных и рыбохозяйственных учреждений выделила и заострила существовавшие объективные научные проблемы.

1930-е годы традиционно рассматриваются как эпоха идеологических дискуссий в отечественной науке и в биологии, в частности (Колчинский, 1999). Именно в этот период началась так называемая диалектизация биологии. В Ленинграде ее главным идеологом был И.И. Презент, будущий сподвижник Т.Д. Лысенко. В то же самое время многочисленные идеологические дискуссии, развернутые при явном и неявном участии Презента в разных научных учреждениях, активно инспирировались самими учеными, желавшими провести реорганизацию определенной отрасли знания, пересмотреть лидерство в ней.

Э.И. Колчинский много сделал для раскрытия сущности идеологических дискуссий в советской биологии и выделил их характерные черты (см,. например, Колчинский, 1999). Во-первых, согласно Колчинскому дискуссии необходимо рассматривать в контексте самой логики развития биологии соответствующего периода времени. Только так будет понятно, почему многие ученые поддерживали, казалось бы,

навязываемые властью и ее идеологами положения. Согласно Колчинскому, на значительных отрезках времени социально-политические моменты играют подчиненную роль в развитии науки, которое определяется в основном логикой хода научного поиска. По этой причине, несмотря на разный социально-политический контекст науки разных стран, идеи в целом развивались в них сходно, независимо возникали похожие представления. Кризисы этого развития, вызванные объективными причинами, порождали научные дискуссии. В эпоху диалектизации биологии дискуссионные точки подхватывались идеологами. Так, по Колчинскому, спор сторонников и противников наследования приобретенных признаков на рубеже 1920–1930-х гг. пришелся как раз на кризис развития эволюционной теории, когда новейшие данные генетики поначалу оказались в противоречии с классическими положениями дарвинизма. И многие ученые сами по себе, безо всякой идеологии, не хотели отказываться от тех взглядов, на которых они учились. Это впоследствии создало благодатную почву для расправы с «неугодными», с представителями новых взглядов, нередко при содействии самих ученых.

Во-вторых, на заре идеологизации биологии (еще в середине 1920-х гг.) сами ученые становились активными сторонниками и проводниками разнообразных дискуссий, так как это давало возможность предлагать и отстаивать организационные и институциональные изменения в науке (открывать новые лаборатории, институты, создавать общества, и т.д.).

Одним из ярких примеров желания институционального переустройства со стороны некоторых ученых следует считать широко известную Фаунистическую конференцию, состоявшуюся 3–8 февраля 1932 г. в Зоологическом институте АН СССР (Слепкова, 2019). Ее же следует рассматривать, по всей видимости, как точку отсчета идеологических дискуссий в гидробиологии. Организация этой конференции связана не только с именем идеолога И.И. Презента, но и с именем академика С.А. Зернова (Weiner, 1988), который был крупным организатором гидробиологической науки и образования. Именно Зернов создал первую в СССР кафедру гидробиологии. Кафедра была организована в 1924 г. в Московском государственном университете (Любарский, 2009). Еще раньше Зернов первым в стране на базе отделения рыбоведения Тимирязевской сельскохозяйственной академии начал читать систематический курс лекций по гидробиологии (Скадовский, 1957). А, будучи студентом, в конце XIX века, Зернов принял участие в создании по инициативе Н.Ю. Зографа пресноводной гидробиологической станции на озере Глубоком под Москвой и стал ее первым заведующим (Щербаков, 1967). Станция на Глубоком озере — первая пресноводная биологическая станция в России, была организована в 1891 г.

Зернов был назначен на должность директора Зоологического музея Академии наук в 1930 г., сменив на этом посту репрессированного в ноябре 1929 г. А.А. Бялыницкого-Бирулю (Слепкова, 2019). В этом же 1930 году Зоологический музей был преобразован в Зоологический институт. В первые годы работы нового института Зернов задумал провести крупную реорганизацию учреждения. Необходимо было привести его деятельность в соответствии с новым задачами, выдвинутыми в одном из постановлений Академии наук. Следует отметить, что в 1929 г. И.В. Сталин провозгласил вред «чистой» науки и необходимость последней учиться у практики (Колчинский, 1999). Отсюда основная задача ЗИНа — преодолеть от-

ставание фаунистических исследований от темпов социалистического строительства, в соответствии с чем необходима организационная и идейная перестройка работы зоологов (Зернов, 1937). Зернов хотел отойти от систематического уклона исследований института и придать им большую степень экологической направленности, что ему и удалось сделать в начале 1930-х гг. (Тихонова, 2019). Он сетовал на крайне плохую изученность фауны очень и очень многих территорий страны, препятствующую их освоению.

Хотя Фаунистическая конференция 1932 г. и была детально проанализирована в ряде работ историков науки, но в основном только в нескольких определенных аспектах: в отношении к природоохранному делу (Weiner, 1988), как один из многих примеров идеологической борьбы (Колчинский, 1999, 2006), с точки зрения связи с преобразованием Зоологического музея в Зоологический институт и развития музейной деятельности в этом учреждении (Слепкова, 2019). Но никто из историков науки не рассматривал эту конференцию с позиции вехи в развитии гидробиологии.

Между тем, сами продукционные исследования к 1932 г. находились на определенном перепутье. В лимнологии успешно реализовывали монографическое изучение отдельных водоемов, в которых анализировались разные составляющие (количественное обилие организмов, морфометрия, химизм воды). Много работ выполнялось под идейным влиянием Э. Науманна и А. Тинеманна по классификации и типологии водоемов. Среди гидробиологов, также как и среди лимнологов (впрочем, граница между этими областями в те годы, как и сейчас, остается очень размытой), назрело осознание необходимости изучения всей системы связей в водоеме, а не только рыб и их кормовых объектов. Так, В.И. Жадин (1927) писал: «При углубленном изучении всех явлений в жизни водоема, связь между различными его обитателями, а также этих последних с особенностями состава воды встает настолько выпукло, что ученые считают возможным принимать водоем за *самостоятельный организм*, в котором каждое явление стоит в причинной связи с другими. Вследствие этого изучение водоема, в каких бы целях оно не производилось, должно обнимать все элементы его жизни. И для практических целей нельзя ограничиваться изучением какой-нибудь одной стороны жизни водоема (например, рыб), так как из такого однобокого изучения нельзя получить желательных практических результатов» (с. 33). Однако все еще не было ни одной работы, в которой было бы полноценно проанализированы все связи организмов в водоеме как едином объекте. А провозглашенная идеология требовала от науки изучения промысловых ресурсов, возвращая всех к буквальному пониманию терминов «продукция» и «продуктивность».

Более того, изменилась и идеология отношения к природе. Охрана природы объявлялась бесполезным, ненужным и даже вредным занятием, тормозящим ее преобразование и даже коренную переделку в интересах нужд социалистического строительства (Weiner, 1988; Rossianov, 1993). Природа, по мнению идеологов, была стихийной и враждебной силой, которую человек должен покорить, укротить, в чем и проявляется его духовное развитие. Человек должен действовать как «инженер природы». Всякое исследование, не направленное на преобразование природного объекта, считалось проявлением «созерцательности» и подвергалось жестокой критике с определенными последствиями для ученого, ставшего ее объектом. Представление о стихийности природы имело вполне конкретные следствия и

для методологии научных исследований. В науке и в хозяйстве должна быть исключена всякая случайность, отсюда и неприятие идеологами количественных математических методов, особенно статистических (Graham, 1987). Только морганисты, по мнению Т.Д. Лысенко (1952), не понимая специфики живого, превращают биологическую науку в «голую статистику». В результате невозможно научное предвидение и овладение природными явлениями. К тому же применение математики считалось проявлением формализма и редукционизма, игнорирующих сложную сущность и качественную специфичность биологических объектов. Отметим, что еще совсем недавно, в конце 1920-х гг., исследование физико-химических основ жизни рассматривалось как первый шаг на пути изучения сложных биологических процессов (Колчинский, 1999).

На гидробиологической секции Фаунистической конференции были заслушаны три доклада, посвященных количественным аспектам изучения продуктивности. Это доклады Д.А. Ласточкина («Методика количественного учета бентоса и планктона озер», «Методика количественного учета фауны зарослей») и Л.А. Зенкевича «Производительность морских водоемов СССР» (Фаунистическая конференция, 1934).

В докладе Зенкевича рассматриваются количественные показатели, с помощью которых нужно характеризовать динамику биомассы организмов. Он также проводит различие между биомассой (B) и продукцией (P), которую рассматривает как прирост биомассы, вводит коэффициент соотношения между ними P/B. Для характеристики продуктивности водоема Зенкевич предлагает изучить пищевые отношения основных групп организмов и вычислить для каждой из них P/B-коэффициент. Он обращает внимание на необходимость изучения круговорота органических веществ в водоеме, в том числе, в сезонном аспекте. Кроме того, по мнению Зенкевича, необходимы экспериментальные исследования по росту и процессам «химического накопления» организмами. В результате должны быть получены материалы, количественно характеризующие для каждого водоема накопление и расход органического вещества. В отношении хозяйственных аспектов проблемы продуктивности Зенкевич обращает внимание на возможность использования организмов не только в пищевых целях, но и другими путями утилизации содержащегося в них органического вещества. Довольно значительная часть доклада посвящена обзору имеющихся сведений по пробам планктона и бентоса, отобранных при исследовании разных морей.

Доклады Ласточкина представляют собой абсолютно методические по существу сообщения. Он рассматривает сроки и способы отбора количественных проб планктона и бентоса, их обработку.

Оба докладчика, предлагавшие конкретные количественные пути и методы изучения продуктивности водоемов, подверглись ожесточенной критике присутствовавших на заседании секции биологов. Выступавшие в прениях во многом повторяли друг друга. Основное замечание — отрыв докладчиков от задач соцстроительства, отсутствие ответа в их докладах на социальный заказ времени. Один из выступавших прямо заявил, что доклад Зенкевича отличается забвением принципа связи науки и практики. В принципе, эти слова сами по себе были обычны в сложившейся идеологической обстановке. Но нужно выделить те аспекты, которые конкретно не устраивали приверженцев идеологии в предлагаемой докладчиками схеме про-

дукционных исследований. Естественно, что разнообразные количественные показатели и коэффициенты, изучение круговорота веществ, не могли найти положительного отклика. Наиболее ярко эту мысль выразил О.Ю. Шмидт: «Биомасса (*в докладах — А.Р.*) не расчленена на положительные и отрицательные для нас моменты. Пути, по которым мы должны влиять на увеличение положительной и на уменьшение отрицательной части биомассы, в докладе не даны. Водоем изучается вообще, а не через призму плана, не через призму объектов промысла. Количественная методика бьет мимо цели учета промыслового бентоса (крабы и т.п.), между тем как это важнейшая задача» (Фаунистическая конференция, 1934, с. 79). Другой участник заседания П.И. Рябчиков полагает, что распределение биомассы и круговорот веществ в докладе Зенкевича выглядят как самоцель. По мнению Рябчикова, биомассу и продуктивность нужно связать с изучением пищевых ресурсов. Он также полагает, что необходимо отыскивать свободные места в природе для заселения водоемов новыми формами. Участник дискуссии Головков, полагает, что в докладе много обращено внимания на количественную сторону и мало — на качественную (имеется в виду таксономическая принадлежность организмов). Ряд выступавших обращали внимание на необходимость разработки методов учета промысловых организмов (раков, крупных моллюсков). М.Н. Зацепин говорил по докладу Ласточкина, что «исследование рыб — выпало совершенно, выпало основное — социальный заказ» (Фаунистическая конференция, 1934, с. 77). Показательно выступление некоего Д.А. Микулина, в котором ярко выражена квинтэссенция нового отношения к природе: «В докладе т. Ласточкина не ощущается реконструкция науки. В нем только учет, только “констатирование”, где же активное вмешательство нашего планово целеустремленного хозяйства? Как увязываются вопросы продуктивности и выполнение 5-летнего плана по рыбному хозяйству? Какое изменение должен претерпеть водоем в результате широкого хозяйственного подхода? Что оценка бентоса, планктона, продуктивности понимается в возможно равновесном состоянии, в целях учета «прироста», который милостиво разрешит взять природа? Или мы *инженеры природы*, призванные изменять ее лик в целях выполнения пятилетнего плана, в целях налаживания рационального рыбного хозяйства?» (там же, с. 81).

В то же самое время многие исследователи (С.С. Смирнов, Д.Е. Белинг) выступали и с вполне разумными замечаниями, касающимися сути научной работы. Так, например, некоторые предлагали изучать микробентос как важный участник круговорота веществ в водоеме, а также детрит как объект питания мальков промысловых рыб. Обращали также внимание на необходимость стандартизировать орудия сбора материала. Д.О. Свиренко осторожно указал на важную методологическую ошибку конференции. Он полагает, что нужно решать не узкие фаунистические вопросы, а всю взаимосвязь гидробиологических «моментов». Из текста его выступления ясно, что он имел в виду биоценотические связи. М.А. Фортунатов, выступавший в прениях последним, обратил внимание на необходимость объединения «опыта старых учетов с новой методологической установкой» (Фаунистическая конференция, 1934, с. 84).

Докладчики в целом согласились с выдвинутыми им замечаниями и обещали учесть их в своей работе. В то же время Д.А. Ласточкин заявил, что в попытке обозначить конкретные вопросы не следует сковывать инициативу исследователя.

Принятые по докладам Зенкевича и Ласточкина резолюции также характеризовали в основном утилитарную направленность исследований. Так, нужно будет превратить озера в «фабрики рыбного мяса», для чего разработать план их интенсивного освоения. Конференция призывала не превращать количественный метод учета организмов в самоцель, а использовать его только для решения практических запросов, оставляя в стороне все не связанное напрямую с промысловыми объектами, особенно рыбами. По мнению конференции: «Только при наличии этой установки количественный учет из простого исследования для себя превратится в истинное орудие для изменения водоема» (Фаунистическая конференция, 1934, с. 86). В резолюции конференции в полной мере нашел отражение и новый взгляд на природу и на ее использование. В соответствии с идеологическим духом времени утверждалось, что исследовать природные закономерности можно только воздействуя на них и изменяя их. Необходима переделка водной фауны, улучшение ее, изыскание новых объектов промысла, подавление вредных организмов. Поэтому биомассу следует расчленить на полезные и вредные формы. Однако обращалось внимание и на необходимость изучения биоценотических связей организмов, а также экспериментального изучения роста и питания промысловых организмов и связанных с ними видов в биоценозах. Питание, особенно питание рыб, рассматривалось как главный элемент в изучении продуктивности.

Были заслушаны и доклады, касающиеся лимнологического кадастра озер СССР. Выступали Г.Ю. Верещагин и Л.Л. Россолимо (Фаунистическая конференция, 1934). Их доклады, в особенности, сообщение Верещагина, также подвергли критике. Основание было одно и то же — оторванность от практических задач, неконкретность рекомендаций, слишком широкий круг затронутых вопросов. Так, И.И. Месяцев сказал: «Нужно пересмотреть всю методику: может быть не всегда нужно такое всеобъемлющее, академически полное обследование, поскольку усложнение программы зачастую совсем отрывает нас от запросов сегодняшнего дня. <…> Таким образом, при обследовании мы всегда должны иметь в виду вопросы, поставленные сегодняшним днем соцстроительства» (Фаунистическая конференция, 1934, с. 99–100). В.М. Рылов парировал, что отрыв исследований от хозяйственных вопросов обусловлен как раз неразработанностью теоретических вопросов.

Сама по себе Фаунистическая конференция не оказала какого-либо заметного воздействия на исследования в области продуктивности водоемов и вообще гидробиологию. Но наступление на проблему количественного изучения продуктивности продолжались. Так, в 1934 г. в ходе дискуссии по проблемам задач экологии в Ботаническом институте АН СССР И.И. Презент открыто и жестко раскритиковал работы репрессированного В.В. Станчинского, проводившего в заповеднике Аскания-Нова исследования продуктивности луговых сообществ (Презент, 1934; Weiner, 1988). Презент говорил об абстрактной биомассе, о том, что трава и зерно, невзирая на одинаковую массу, несравнимы по своей хозяйственной ценности. Презент призывал, занимаясь количественными исследованиями, не забывать о конкретных биологических закономерностях, не превращать их в математическую абстракцию.

Однако в том же 1934 г. идея изучения баланса органических веществ и связанной с ним продуктивности, высказанная раскритикованным на Фаунистической конференции Л.Л. Россолимо, получила поддержку со стороны руководства Академии

наук. На совещании, созванном в ЗИНе совместно с Байкальской лимнологической станцией (Фортунатов, 1963), балансовый принцип, невзирая на его критику со стороны исследователей, был признан основополагающим для лимнологических исследований (От редакции, 1939). Возможно, что это не нравилось некоторым специалистам, претендовавшим на главенствующее положение в науке. Так, С.Д. Муравейский выступил с инициативой провести дискуссию по проблеме биологической продуктивности водоемов (Скадовский и др., 1940). Она развернулась в 1936 г. на страницах «Зоологического журнала». В том же году Муравейский сделал доклад на эту тему на заседании Московского общества испытателей природы (Карзинкин, 1936).

Нужно отметить, что этой дискуссии также предшествовало обсуждение предмета лимнологии, месту ее в системе гидрологии, что непосредственно связано и с гидробиологическими исследованиями (Верещагин, 1932; Россолимо, 1934). Г.Ю. Верещагин (1932) и некоторые другие ученые высказывали сомнения в возможности и целесообразности существования разделов, занимающихся определенными группами водных объектов (океанологии, лимнологии, и т.д.). Л.Л. Россолимо (1934) увидел в этом стремление ряда специалистов отстаивать ведомственные интересы. Например, как считает Россолимо, пользуясь такой логикой, можно создать один-единственный институт, занимающийся водным балансом гидросферы в целом и не допустить существование других, изучающих специфические группы водоемов и другие формы нахождения воды в природе. Россолимо полагает, что, если идти таким путем, то стирается качественная специфичность конкретных водных объектов, например, озер, существенной и главной чертой которых является замедленность стока.

В 1936 г. на страницах «Зоологического журнала» появились четыре статьи, опубликованные «в порядке дискуссии». Это были работы Л.А. Зенкевича (Броцкая, Зенкевич, 1936), Г.С. Карзинкина (1936), С.Д. Муравейского (1936), Г.Г. Винберга (1936). В 1937 г. вышла статья С.Н. Скадовского (1937).

Содержание дискуссии составляло обсуждение места гидробиологии в ряду других биологических дисциплин и ее связь с небиологическими отраслями, а также то, какая дисциплина должна заниматься теорией биологической продуктивности водоемов. В основном все ученые (за исключением Карзинкина, который этот вопрос не обсуждал) сходились во мнении, что проблемой биологической продуктивности должна заниматься гидрология, точнее ее специальный раздел — биогидрология (термин, предложенный Муравейским) или, применительно к озерам, лимнология. Такое парадоксальное на первый взгляд мнение объясняется пониманием участниками дискуссии водоема как целого. Все они считали, что продуктивность есть свойство водоема как некоего единого объекта. Если биологическая продуктивность есть способность водоема при участии живых организмов воспроизводить органическое вещество, а водоем является неживым объектом, то и изучать его должна наука небиологическая, то есть, гидрология, как раз и занимающаяся объектами гидросферы. Впрочем, такая точка зрения была довольно распространена в 1930-е гг. Например, ее придерживался Г.Ю. Верещагин (1932), считая гидробиологию предшественником лимнологии и отстаивая подчиненное положение первой в рамках науки об озерах (наряду с гидрохимией, гидрофизикой), впрочем, вне связи с проблемой продуктивности.

В обсуждаемой дискуссии наиболее подробно на вопросе содержания гидробиологии и понимании водоема как целого останавливается в своей статье С.Д. Муравейский. Он пишет: «Проблема биологической продуктивности водоема — проблема водоема как целое» (Муравейский, 1936, с. 567). Но как Муравейский предлагает изучать это целое? Он намечает два пути. С одной стороны, нужно изучать адаптации организмов, их биоценотические связи, имеющие физиологическую основу. Все живые организмы в водоеме охвачены процессами синтеза и разложения органического вещества. Другой «полюс» процессов продуктивности — это динамика биогенных веществ. Муравейский (1936) считает, что «…динамика биогенных элементов (веществ) в водоеме, в первую очередь элементов (веществ), связанных с жизнедеятельностью растений, должна лечь в основу наших знаний о биологической продуктивности водоемов, в основу теории биологической продуктивности водоемов» (с. 582). Здесь Муравейский широко оперирует аналогиями продуктивности и плодородия почвы. Ведь, и в воде, и на суше источником энергии является энергия солнечных лучей. Поэтому, «если мы себе представляем, что в водоеме биологические процессы идут в общем в том же направлении, что и в почве, то ясно, что первичный синтез органического вещества из неорганического является основой наших представлений о «плодородии» водоема, т. е. о его биологической продуктивности…» (там же, с. 583). Соответственно и все процессы в водоеме, связанные с образованием органических веществ, донных отложений, детрита, являются производными от динамики биогенных элементов. Однако два, хотя и взаимосвязанных, компонента системы, еще не делают ее единой целой. Муравейский видит основу целостности водоема в том, что он включен в общую систему стока. Сток представляет собой обмен водных масс океана и суши. Этот сток как бы объединяет все водоемы за счет того, что включает их в общий круговорот веществ: «Следовательно, каждый водоем со своей качественной специфичностью представляет собой одну из фаз (частей) этого процесса стока, следовательно, и круговорот веществ в данном водоеме является в основном функцией круговорота веществ в результате процесса стока в целом. Ни один водоем в историческом аспекте в этом отношении не является изолированным. Ясно, что в данном понимании ни один водоем не может рассматриваться как микрокосм, как организм высшего порядка, а лишь как отдельное звено всего процесса стока. Целое водоема весьма относительно и определяется той ролью и местом, которое данный водоем занимает в процессе стока» (там же, с. 572). При таком подходе все процессы в водоеме необходимо рассматривать как процессы гидрологические. Соответственно и заниматься вопросами продуктивности должна гидрология, точнее, биогидрология. В то же время вопросы адаптации живых организмов, их взаимодействия, по мысли Муравейского относятся к сфере гидробиологии как науки экологической. Для иллюстрации этого положения Муравейский снова обращается к аналогии между продуктивностью и плодородием: «Плодородие почвы изучает наука почвоведение. Почвоведение — это наука частично комплекса геофизических дисциплин и частично биологических. В настоящее время в основном учение о плодородии почвы передвинуто в комплекс наук геофизических. Означает ли это, что в почвоведение перенесена вся проблема плодородия? Нет не вся: все, что относится к физиологии культивируемого растения как такового, к экологии культивируемых форм, относится к

специальным дисциплинам. Аналогично в водоеме все, что относится к физиологии, экологии отдельных организмов или группы их, есть предмет изучения гидробиологии, все же, что относится к процессам в водоеме, в которых организм как таковой играет подчиненную роль или является участником данного процесса, обусловливающего свойство водоема воспроизводить органическое вещество и организмы, является предметом изучения биогидрологии» (там же, с. 573). И далее подчеркивает: «На данных гидробиологии теорию биологической продуктивности создать нельзя…» (там же, с. 580). Это можно сделать только за счет совместных усилий гидробиологов и биогидрологов.

Несколько иное мнение о месте и содержании гидробиологии высказывает Зенкевич. Он полагает, что для гидробиологии и вовсе нет места в составе биологии, а вся ее тематика целиком переходит в круг геофизических дисциплин (как понятно из текста его статьи — гидрологии). Он обосновывает свою точку зрения следующим образом: «…раз проблема биологической продуктивности переходит в биогидрологию (пользуемся терминологией Муравейского), то неизбежно с ней вместе должно перейти и изучение тех индивидуальных и групповых особенностей организмов, которые в зависимости от других организмов и от факторов внешней среды, создают те или иные формы и процессы биологического продуцирования. Наша мысль сводится к тому, что все основное и специфическое содержание современной гидробиологии неизбежно передвигается в комплекс геофизических дисциплин, то же, что остается, вряд ли следует сохранять в виде самостоятельной науки в рамках экологии. <…> Итак, мы полагаем, что наиболее успешное дальнейшее развитие гидробиологии может быть наилучше обеспечено в рамках комплексного изучения водоема как целого, т.е. в системе соответственных геофизических дисциплин, а не биологии, и в таком случае содержанием гидробиологии будет изучение совокупности массовых жизненных явлений, протекающих в водоемах в рамках комплексного изучения их как целого» (Броцкая, Зенкевич, 1936, с. 14).

Стоит также обратить отдельное внимание на широко проводимую аналогию продуктивности водоемов и плодородия почвы и сущность самого понятия «продуктивность», трактуемого разными авторами. Наиболее подробно этот аспект анализирует Муравейский. Он полагает, что водоем, как и почва, обладает свойством воспроизводить органическое вещество. Поэтому сравнение продуктивности и плодородия вполне законно. Несмотря на то, что, как и плодородие, так и продуктивность являются объективными свойствами природных тел (почвы и водоема соответственно), они зависят от уровня развития общественных отношений и имеют смысл лишь при приложении человеческого труда. Поэтому он не разделяет понятий биологическая и промысловая продуктивность. Отсюда поставить перед собой задачу изменения биологической продуктивности водоема в нужную сторону, как полагает Муравейский, можно лишь в социалистических условиях, ведь именно при этих условиях происходит грандиозное преобразование водоемов (например, при строительстве водохранилищ). Происходят и отрицательные явления, например, смыв удобрений с полей в водоемы, что является благоприятным для продуктивности, но не должно происходить стихийно. Разработка проблемы продуктивности в большей степени зависит от успехов решения проблемы плодородия в сельском хозяйстве. Муравейский (1936) подчеркивает, что: «Только та теория биоло-

гической продуктивности, которая исходит из принципа возможности применения человеческого труда к повышению (или вообще к изменению) биологической продуктивности в водоемах, явится действительной подлинной теорией. Эта возможность применения человеческого труда, возможность активного вмешательства в биологические процессы как в отдельном водоеме, так и в сложной системе их имеется пока только в нашей стране. Поэтому не является случайностью, что вопросы биологической продуктивности сильно волнуют именно советских гидробиологов, справедливо считающих, что их основная и главная задача — работа над вопросами биологической продуктивности» (с. 566). В этом отношении необходимо продумать не только использование водных организмов (рыбы, в первую очередь), но и ряда биологических процессов, определяющих качества воды, связанных с формированием донных отложений, и т.д. Эти биологические процессы в целом общие для всех водоемов. Муравейский видит и специфичность продукционных процессов, отличая то, что происходит в водоеме, от процессов, формирующих почвенное плодородие. Во-первых, продуктивность есть свойство водоема как целого, поэтому нельзя говорить о продуктивности отдельных его участков, тогда как в отношении почвы можно. Во-вторых, в водоеме одновременно присутствуют в качестве конечных продуктов и растения и животные, связанные «единством процесса воспроизводства органического вещества», тогда как плодородие почв рассматривается обычно только для растений. По этим двум основаниям аналогия продуктивности и плодородия резко расходится.

Из ряда этих публикаций выделяется своим выраженным утилитарным подходом работа Г.С. Карзинкина «Теория биологической продуктивности водоемов как рабочая схема» (1936). В ней автор пишет, что понятие «продуктивность» существует только по отношению к какому-либо продукту. Вот как Карзинкин (1936) определяет понятие «продукт»: «Любой процесс неразрывно связан с объектами, в которых он протекает. Каждая последующая фаза процесса есть продукт предыдущих фаз. Следовательно, понятие продукта есть понятие относительное. Продукт становится продуктом лишь по отношению предыдущих фаз своего развития. Таким образом, продукт является как бы конечной фазой данного процесса. Конечно, продукт немыслим без процесса, и процесс протекает в продуктах, последовательно отрицающих самих себя, но процесс не равен продукту» (с. 246). В отношении биологической продуктивности водоемов Карзинкин различает «биопродукт» и «абиопродукт». Биопродукт — это живой организм, абиопродукт — всякий неживой компонент, производное организма. Отличие биопродукта от абиопродукта состоит в том, что первый способен сам себя воспроизводить, тогда как второй сам себя не создает. Соответственно продуктивность определяется Карзинкиным как способность воспроизводить продукт. Но в отношении биологической продуктивности водоемов в первую очередь должны выдвигаться хозяйственно значимые объекты. Тогда продукция в соответствии с пониманием автора есть результат воспроизведения продукта за определенный отрезок времени. Теория биологической продуктивности водоема по Карзинкину есть теория о способностях водоема при непосредственном участии биологических агентов воспроизводить продукт. Поскольку главнейшим фактором воспроизведения живыми организмами самих себя является пища, то Карзинкин предлагает на первых порах сузить вопрос продук-

тивности до вопросов кормности водоемов. В этом сказывается его личный исследовательский опыт в отношении физиологии питания и пищеварения рыб. Карзинкин, пользуясь аналогией с плодородием и богатством почвы, предложил различать актуальную и потенциальную продуктивность. Актуальная продуктивность заключается в имеющихся ресурсах водоема, которые при данных условиях могут непосредственно переходить в продукт (это аналог плодородия почвы). Потенциальная продуктивность — это скрытая способность водоема, выражающаяся в наличии ресурсов, которые при данных условиях не могут быть переведены в продукт (сумма актуальной и потенциальной продуктивности рассматривается по аналогии с богатством почвы). Задача эксплуатации водоемов — при создании максимума актуальной продукции не подорвать потенциальную.

На самом деле, идея о разных типах продуктивности позаимствована нашими гидробиологами у норвежского лимнолога К. Строма (они непосредственно ссылаются на его работы) (Strom, 1928). Оставляя в стороне обсуждение теоретической стороны этого вопроса, отмечу, что Муравейский (1936) считает соотношение актуальной и потенциальной продуктивности мерой напряженности и интенсивности биотических процессов в водоеме. Зенкевич (Броцкая, Зенкевич, 1936) же полагает, что понятие потенциальной продуктивности имеет лишь хозяйственное значение как «возможность повышения продуктивных свойств в результате мелиоративных мероприятий, допускаемых совокупностью наличных факторов» (с. 20).

По Зенкевичу, который приравнивает продуктивность и плодородие, продукцию и урожай, биологическая продуктивность связана с накоплением живыми организмами массы в сезонной и многолетней динамике. Поэтому следует изучать темпы роста, размножение, и питание организмов. Что же касается продуктивных свойств водоема в целом, то нужно изучать количественное распределение организмов в нем, его динамику, а также количественные показатели органических веществ и питательных солей. По Зенкевичу (Броцкая, Зенкевич, 1936): «Хорошую оценку природной биологической продукции всего водоема мы можем получить суммируя данные по продукции руководящих форм, обычно немногочисленных и составляющих подавляющую часть общей биомассы. Конечно представило бы большое достижение, если бы могли найти некоторые более или менее точные показатели продукции водоема в целом» (с. 17). Таким образом, Зенкевич пытается разделить продукцию организмов и продукцию водоемов. Кроме того, он снова, как и в выступлении на Фаунистической конференции, четко разграничил три понятия (продуктивность, продукция, биомасса).

Г.Г. Винберг (1936) в своей статье посчитал, что главной трудностью в построении теории продуктивности является то, что это понятие применяют и к отдельным организмам, и к водоему в целом для характеристики уровня развития в нем жизни. Между тем, водоем и организм взаимосвязаны, понять одно невозможно без другого. Винберг полагает, что на практике гидробиологи не вполне оценивают жесткость тех рамок, в которые поставлен организм в условиях водоема. Поэтому он не соглашается с Карзинкиным, который полагал главным изучение именно организма. Винберг (1936) писал: «Все же проблема продуктивности как таковая ограничена изучением закономерностей процесса продуцирования в водоемах, понятно при использовании знания особенностей организмов, с одной стороны, и водое-

ма — с другой» (с. 599). Несколько раньше в тексте он сообщает: «При этом ясно, что только на основании знания природных условий возможно установить, какие именно особенности и каких именно объектов должны быть изучены в первую очередь» (там же). Кроме того, Винберг был единственным из участников дискуссии, кто говорил, что конечным звеном продуцирования в общем являются иловые отложения, а не живые организмы. В отличие от других авторов он дал очень четкое разделение биологической и промысловой продуктивности. При этом он не пользуется аналогией с плодородием почвы. Промысловая продукция — это то количество продукта, которое вылавливается человеком. Величина такой продукции не является свойством водоема самого по себе, а складывается в результате хозяйственной деятельности человека. Отсюда в отсутствие эксплуатации водоем не имеет никакой промысловой продуктивности. Винберг также намечает конкретный путь к разработке вопроса изменения промысловой продуктивности. Для этого необходимо учитывать полноту использования в водоеме первичной продукции, которая является главным первоисточником органических соединений в водоеме. Эта полнота в свою очередь зависит от соотношения количества поступающих и регенерируемых из состава донных отложений биогенных элементов.

Статья С.Н. Скадовского (1937) разительно отличается от работ других исследователей и по названию, и по своему содержанию. Она озаглавлена «Вопросы физиологии приспособляемости водных животных с точки зрения проблемы продуктивности». Работа представляет собой по существу исследовательскую программу экспериментального изучения обмена животных и практически не содержит общих рассуждений о продуктивности. Вместе с тем, Скадовский отмечает, что не всякая биологическая продукция является хозяйственно ценной. Он полагает, что разработка проблемы продуктивности только на основе динамики биогенных элементов и с точки зрения пищевых отношений недостаточна. По Скадовскому, интенсивность роста организма и накопление ими органического вещества зависит не только от питания, но и от условий неорганической среды. Ученый считает необходимым физиологическое изучение интенсивности обмена организмов. Поскольку именно в результате обмена происходит трата энергии и накопление массы, то исследование обмена становится исключительно важным, в том числе, в связи с приростом организмов.

Таким образом, в ходе дискуссии авторы в основном определили понимание биологической продуктивности как свойство водоема при участии живых организмов воспроизводить (или обусловливать воспроизводство) органическое вещество в виде биомассы этих организмов. Впрочем, в отличие от других авторов Винберг не высказывается четко по поводу определения понятия продуктивности. Из того, что он в своей работе следует балансовому подходу Россолимо, можно предположить, что для него продуктивность включена в процессы динамики органических веществ.

Все авторы активным началом продукционных процессов признают жизнедеятельность организмов. В то же самое время они ищут соотношение водоема и организма в процессах продуктивности. И практически все (кроме Карзинкина) находят его в том, что водоем и организм являются две сторонами единого круговорота органических веществ; для построения теории биологической продуктивности необходимо изучение обеих этих сторон. Кроме того, Муравейский в связи с теори-

ей продуктивности рассматривает вопрос о том, что делает водоем единым целым. Этим фактором, по его мнению, является общемировой сток гидросферы, в который включен каждый водоем.

Совершенно ясно, что участников дискуссии волновала существующая дилемма в изучении продуктивности — «водоем vs. организм» (табл. 1). Понимая единство этих двух сторон, исследователи были склонны больше внимания уделять все же организму как непосредственному продукту всего круговорота веществ, нарастание массы которого имеет прямое отношение к хозяйственным вопросам. Особенно ярка здесь формула Карзинкина — «корм – биопродукт». Ученые также испытывали трудности в понимании целостности водоема, того, в чем она должна выражаться. Лишь Муравейский и особенно Винберг постарались показать, что это единство имеет материальную основу в круговороте органических веществ. Связи между живым и неживым в водоеме представлялись на тот момент очень сложными в силу своей слабой изученности. Поэтому Карзинкин в интересах быстроты практического решения проблемы (дань идеологии) рекомендовал ограничиться пищевыми потребностями. Из обозначенной дилеммы вытекает проблема в дисциплинарном определении биологической продуктивности. Поскольку продуктивность охватывает как водоем, так и организм, то приходиться рассматривать вопросы продуктивности в рамках небиологических разделов (относя сюда и лимнологию как науку обо всех аспектах изучения озер), потому что биология по определению не в состоянии заниматься водоемом в целом.

В принципе, все поднятые вопросы и ответы на них не кажутся идеологически навеянными, а скорее восходят к корням теоретического осмысления продуктивности. В частности, это касается аналогии с плодородием почвы, которая в рассматриваемых статьях отнюдь не является выражением приверженности провозглашенному единству теории и практики, а служит отображением давнего взгляда на проблему. Пожалуй, лишь Карзинкин делает сильный упор на конкретный хозяйственно ценный продукт. Стоит отметить, что идеологические моменты во всех статьях присутствуют вообще в довольно слабой степени. Сквозит лишь ритуальное «отставание теории от практики» и выраженное в довольно мягкой форме обвинение зарубежных ученых в идеализме. В частности, «достается» классификации озер Э. Науманна, которая, по мнению Муравейского, реально не существует и не учитывает все многообразие водоемов. К тому же, Муравейский категорически отвергает представление об озере как сверх-организме, которое, как он считает, пропагандировала школа Науманна. Но при этом тот же Муравейский воздает должное данной классификации как попытки осмысления водоема как целого. Из советских авторов ряд участников дискуссии (Зенкевич, Муравейский) развернуто критикует балансовый подход Россолимо. Зенкевич считает, что введение этого понятия бессмысленно, потому что, по сути, баланс есть синоним продуктивности. Муравейский полагал, что балансом заниматься нужно, но он ничего не дает для понимания продуктивности водоема. Сами авторы (в основном, Зенкевич и Муравейский) также спорят друг с другом по некоторым положениям, но при этом в чем-то и соглашаются. При этом никто не навешивает ярлыков. Тексты статей в дискуссионных местах написаны вполне в русле научной дискуссии. В этих работах сказывается наличие научной проблемы, которую необходимо разрешить и, разумеется, напра-

вить на путь практики. Муравейский отмечает, что гидробиология перешла в новую стадию развития, когда она входит в контакт с небиологическими специальностями. Участники дискуссии каждый по-своему, но в целом сходно, пытались этот контакт теоретически организовать, как это чуть раньше сделали участники дискуссии о содержании лимнологии (в особенности, Россолимо).

Стоит также отметить, что в работах содержатся и сами по себе новые ценные научные взгляды относительно биологической продуктивности. Особенно изобилует ими статья Муравейского. Например, он обращает внимание на особые свойства воды водоемов, которую нужно рассматривать не как минерал, а как некую систему подобную природному телу типа почвы и состоящую из живых организмов и органических веществ в разной форме. Детрит воды, по мнению Муравейского, заслуживает быть рассмотренным как гумус воды. Винберг обращает внимание на большую роль бактерий в продукционных процессах, а также на значительные запасы в воде растворенного органического вещества.

Кажется, что каких-либо серьезных организационных последствий, которые можно считать прямым результатом данной дискуссии, не последовало. В принципе гидробиологические исследования до начала Великой Отечественной войны протекали по намеченным направлениям. Другие исследователи в своих работах развивали представления о биологической продуктивности водоемов и, возвращаясь к дискуссии, давали ответ на поставленные в ней вопросы. В частности, теория биологической продуктивности водоемов В.И. Жадина и в целом его монография «Фауна рек и водохранилищ» по существу были прямым ответом на поставленные дискуссией вопросы (Жадин, 1940б).

Таблица 1.

Сравнительная характеристика взглядов на продуктивность и целостность водоема участников идеологической дискуссии 1936 г. (авторов статей в «Зоологическом журнале») (кроме С.Н. Скадовского)

проблема /автор	Л.А. Зенкевич	С.Д. Муравейский	Г.С. Карзинкин	Г.Г. Винберг
предмет теории (проблемы) продуктивности	закономерности накопления массы организмами	динамика биогенных элементов и адаптации организмов	способность воспроизводить продукт при участии биологических агентов	соотношение продукции и деструкции, первичной и вторичной продукции
методологическая основа	изучение роста и других популяционных особенностей	аналогия с плодородием почвы, хотя и неполная	выяснение соотношения актуальной и потенциальной продуктивности	балансовый подход и поиск количественных закономерностей динамики вещества, представления о цикличности процесса

Таблица 1. (*окончание*)

проблема /автор	Л.А. Зенкевич	С.Д. Муравейский	Г.С. Карзинкин	Г.Г. Винберг
теоретические проблемы, породившие дискуссию	слабая разработанность вопроса о дисциплинах, изучающих гидросферу	капитализм оказывает тормозящее действие на решение молодой проблемы	нет четкого и ясного представления о продукте	понятие «продуктивность» применяется то к водоему, то к отдельному виду
отношение к водоему как объекту изучения	водоем как целое в своей эволюции и с точки зрения типологии	водоем как часть глобального процесса стока	водоем как воспроизводитель продукта	водоем во всей совокупности его условий в виде разнообразных типов как стадий развития; стабильность признаков как выражение целостности
отношение к живому организму	движущая сила динамики органического вещества	жизнедеятельность организма как связующее звено между органическим веществом и конечным продуктом (например, рыбой)	активные продукты процесса, создающие сами себя	жизнедеятельность организмов как активное начало в круговороте веществ, поставленное в жесткие рамки внешних условий
отношения организма и среды	среда как набор факторов, имеющих меньшее или большее значение	адаптация	биопродукт и абиопродукт	соответствие населения и среды; среда ограничивает прогрессию размножения, организм меняет среду
важность биоценотических отношений	один из факторов внешней среды	не подчеркивается	не характеризуется	более важны, чем абиотические условия
конечное звено процесса продуцирования	организм	организм	хозяйственно ценный продукт (живой организм или чистая вода)	иловые отложения
отношение к хозяйственным задачам	краеугольный камень связи науки гидробиологии и практики	продуктивность определяется не только природными факторами, но и общественными отношениями, возможностью применения человеческого труда	хозяйственно ценный продукт; как при создании максимума актуальной продукции не подорвать потенциальную	прогноз промысловой продуктивности, исходя из полноты использования первичной продукции
идеологическая подоплека			не выражена	не выражена

Но институциональные изменения в гидробиологии все же происходили. Еще раз отметим, что вопрос о том, какая наука должна изучать продуктивность — гидробиология или биогидрология, возможно, был поднят в связи с желанием ряда исследователей переделать институциональное пространство и пересмотреть лидерство в этой сфере. В частности, это касается Муравейского, который инспирировал дискуссию, и Россолимо, который уже руководил исследованиями коллектива на основе предложенного им общего организующего принципа (балансового). Но на основании опубликованных материалов дискуссии судить о взаимоотношениях участников невозможно. Архивные же материалы об этом пока неизвестны. Кроме того, ряд ученых волновало положение гидробиологии, которой, по мнению участников дискуссии, просто не оставалось места. Поэтому многие посчитали нужным бороться против «закрытия» гидробиологии, перевода ее в разряд небиологических дисциплин. Опять же в каких-то случаях это искреннее и вполне правильное и закономерное побуждение было сопряжено с желанием переделать сферы влияния.

Мы можем указать на два очень характерных примера в отношении институционализации гидробиологии (в том отношении, что связано с продукционным разделом) на рубеже 1930–1940-х гг. Во-первых, это реорганизация ЗИНа и ГГИ в конце 1930-х гг. Во-вторых, тесно связанное с ней закрытие Косинской станции в 1941 г.

С.А. Зернов после проведения Фаунистической конференции в 1932 г. к концу того же года осуществил реорганизацию ЗИНа, в результате чего в его составе были организованы четыре отдела: наземных позвоночных, наземных беспозвоночных, гидробиологии, паразитологии (Тихонова, 2019). Зернов, будучи гидробиологом, задумался также и об организации соответствующих исследований в ЗИНе. В 1934 г. в институте начинает работать ученик Зернова по Тимирязевской академии В.И. Жадин, который уже с 1936 г. становится заведующим гидробиологическим отделом, сменив на этой должности В.М. Рылова (Жадин, 1991).

Очевидно, Зернов неслучайно пригласил выступить Жадина на Фаунистической конференции. Доклад этот (Фаунистическая конференция, 1934) был построен таким образом, что заслужил одобрение со стороны всех присутствующих, включая И.И. Презента. Его научное содержание будет подробно рассмотрено в соответствующей главе. Здесь стоит отметить, что выступление было посвящено необходимости изучения тех эффектов, которые оказывает на фауну водоемов гидротехническое строительство. Сама речь была насыщена различными лозунгами, соответствующими духу времени. В то же время за ними скрывалась серьезная обеспокоенность ученого проблемами негативного влияния водохранилищного строительства на живые организмы и саму водную среду, которую ученый также вполне четко выражал и смело предлагал соответствующие природоохранные меры. Кроме того, он обращал внимание на необходимость серьезного изучения последствий хозяйственного преобразования водоемов для фауны. В заключение Жадин предложил увязать гидробиологическую и хозяйственную пятилетки. В резолюции конференции было отмечено, что центром запланированных Жадиным исследований должен быть ЗИН.

Здесь стоит отметить, что иногда в современной истории науки присутствует стремление дать однозначно негативную оценку некоторым ученым, которые проявили себя в столь непростое время как будто бы конформистами режима, произ-

нося в докладах нужные строю лозунги или проявляя успешную организационную активность. Фигура Жадина в этом отношении, к сожалению, не исключение. Так, крупный эколог А.М. Гиляров (2005) писал, что Жадин выступил в 1932 г. «от имени бригады» и предложил свести все гидробиологические исследования к фаунистике. Непонятен выраженный негативный подтекст автора в отношении некоей «бригады». В ту пору многие дискуссионные конференции организовали именно по такому принципу: коллектив исследователей для проработки материала доклада объединяется в бригаду, от лица которой выступает один докладчик. Между прочим, в «бригаду Жадина» входил уже тогда опальный и близкий к аресту В.В. Станчинский, а Жадин упоминает его имя в присутствии крайне опасной фигуры И.И. Презента, проявляя при этом большую личную смелость (Weiner, 1988). Кроме того, как уже показано, содержание доклада Жадина не сводится исключительно к фаунистике. Жадин имел огромное мужество говорить о необходимости продуманного вмешательства в природу, заботы о сохранении тех организмов (например, рыб), которые пострадают в результате гидротехнического строительства (Weiner, 1988). И это было сказано тогда, когда высшее партийное руководство требовало превратить природу в фабрику! Передергивания и черно-белые оценки вряд ли помогают прояснить суть дискуссий и событий того тяжелого периода истории биологии, но скорее вводят в заблуждение ученых, не знакомых с историческими материалами (Колчинский, 2018).

Скорее всего, Зернов рассчитывал с помощью Жадина, имевшего большой организационный опыт, преобразовать и усилить гидробиологические исследования в Зоологическом институте (Рижинашвили, 2020). Архивные материалы (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан) свидетельствуют, что Жадин при содействии Зернова активно старался укрепить положение гидробиологии как науки и сделать гидробиологический отдел ЗИНа крупным центром исследований. Жадин (1940б) мыслил изучение водоемов достаточно широко, предполагая и изучение организмов, и исследование круговорота веществ. Для этого нужно было усилить кадровый состав и существенно преобразовать научную базу института. И в октябре 1937 г. в ведение ЗИНа полностью переходит гидробиологическая и микробиологическая лаборатории ГГИ (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Отныне ГГИ сугубо соответствует своему названию. В 1938 г. в состав ЗИНа была переведена Сапропелевая станция Института горючих ископаемых АН СССР (ныне Институт нефтехимического синтеза им. А.В. Топчиева РАН), находившаяся в поселке Залучье Тверской области (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Это обстоятельство обеспечило ЗИН возможностью стационарной работы на разнотипных водоемах (в частности, на озерах разной степени заиленности). В эти же годы обсуждалась возможность перевода в ЗИН и Косинской лимнологической станции, но он не состоялся (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Причины этого неясны, но, скорее всего, кроятся в технической стороне дела. А в 1941 г. Косинская станция и вовсе была закрыта (Гиляров, 2005). В этом событии тоже сделана попытка обвинить Жадина, который, когда спрашивали его мнение, якобы сказал, чтобы станцию уничтожили (Гиляров, 2005). Очень сомнительно, чтобы для такого дела достаточно было одних слов Жадина, который даже не был членом Академии наук. К тому же документальные материалы свидетельствуют об обратном. В личном фонде Жадина я нашла составленный его

рукой черновой документ о готовности ЗИНа к приему станции «без помещений, поскольку выяснилась возможность перевода ее на организуемую академией базу близ станции Волга Ярославской железной дороги» (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Документ предназначался на подпись директору Зернову. Следовательно, Жадин был не только не против станции, но и участвовал в разработке проекта передачи ее ЗИНу. О том, что станция могла быть передана в состав АН, косвенно свидетельствует судьба филиала Косинской станции — Глубокоозерской станции, которую в 1939 г. передали Институту эволюционной морфологии АН СССР (Щербаков, 1967). И, конечно, Жадин и Зернов стремились сосредоточить в руках ЗИНа базы исследований, а отнюдь не хотели допустить их утраты.

Вместе с тем, судьба Косинской станции, как и судьба озерного отдела ГГИ, являются как бы иллюстрацией и итогом противостояния гидробиологов и лимнологов. Гидробиология была представлена ЗИНом во главе с академиком С.А. Зерновым, имевшим большие административные возможности. Лимнологи, представленные, главным образом, Г.Ю. Верещагиным, отстаивали необходимость создания специализированного института, который бы занимался всесторонним изучением озер на единой научной основе (например, Л.Л. Россолимо подразумевался балансовый подход). В итоге гидробиологическая позиция окончательно победила. Лишь в 1944 г. благодаря усилиям Верещагина будет создана Лаборатория озероведения АН СССР, преобразованная позже в Институт озероведения АН СССР (Трифонова, Сорокин, 2017). В конце же 1930-х гг. возобладала точка зрения Жадина (1940б), что гидробиологические исследования должен вести биологический институт, а изучать процессы небиологического характера в водоемах нужно в гидрологическом учреждении.

Однако споры вокруг организации экологических исследований в самом ЗИНе продолжались. Очевидно, Зернов все же испытывал трудности с планированием гидробиологических исследований в институте. Возможно, что это объясняется противодействием со стороны зоологов, желавших заниматься традиционными вопросами систематики и фаунистики. Об этом противодействии упоминается в черновиках Жадина (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Поэтому между 1935 и 1940 гг. у Жадина, скорее всего, при поддержке Зернова, возникла и четко оформилась идея создания отдельного Гидробиологического института, которая, правда, так и не осуществилась (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Этот вопрос был тесно связан с проектом реорганизации самого ЗИНа в Палласовский институт, который должен был согласно этому замыслу состоять из двух относительно независимых институтов — Гидробиологии и Паразитологии (Смирнов, 2013).

Разумеется, в 1930-е гг. и в начале 1940-х гг. имели место и репрессии против самих гидробиологов. Еще в 1930 г. был арестован А.Л. Бенинг, один из организаторов послереволюционной гидробиологической науки, директор Волжской биологической станции и главный редактор созданного им «Русского гидробиологического журнала», который прекратил свое существование в 1929 г. (Дунаева, Гнездилов, 2017). Через несколько лет он был освобожден, но в 1941 г. вновь арестован и умер в заключении в 1943 г. В обоих случаях официальным поводом для арестов послужило немецкое происхождение ученого. Примечательно, что мировая научная общественность ничего не знала о его судьбе: на его имя в 1946 г. пришло пись-

мо в ЗИН от американского лимнолога А. Хаслера (A. Hasler) (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан)[11]. В 1933 г. во время морской экспедиции был арестован, но вскоре отпущен с «трехлетним условным сроком» Л.А. Зенкевич (Малахов, 2005; Любарский, 2009). Пострадали и гидробиологи продукционного направления, Г.Г. Винберг и В.С. Ивлев. Ивлев был репрессирован в 1934 г. и сослан в Сибирь (Шульман, 2006). В 1937 г. его освободили, правда, ученому не было разрешено жить и работать в крупных городах. В 1938 г. он смог вернуться к научным исследованиям и начал работать в Астраханском заповеднике. В 1940 г. был репрессирован Винберг, отбывавший заключение до 1943 г. в одном из лагерей Коми АССР (Гиляров, 2005). Поводом для его ареста, видимо, стало соавторство в 1935 г. в написании учебника по общей биологии под редакцией репрессированного и расстрелянного в 1938 г. Э.С. Бауэра. Винберг написал в этой книге главы о наследственности и обмене веществ. Соавторство в этом учебнике Винбергу вспомнят и после 1948 г. (Гиляров, 2005). В начале 1940-х гг., очевидно, как немец, был арестован студент Винберга Э.А. Бервальд, выполнивший под его руководством исследование по балансу озера (АРАН. Ф. 1752. Оп. 1. Д. 317. Л. 6). В 1937 г. началась травля С.Н. Скадовского с отстранением его от руководства основанной им Звенигородской гидрофизиологической станции, по счастью, не закончившаяся для ученого арестом или иными серьезными проблемами (Озернюк, 2012). Примечательно, что фамилия Скадовского фигурирует в проекте создания Гидробиологического института (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Видимо, Жадин хотел пригласить его на работу, что лишний раз свидетельствует о его личной мужественной позиции.

Однако в целом репрессии среди гидробиологов, к счастью, не были масштабными. Не было гонений в связи с тематикой их исследований, как это случилось, например, с генетиками. При этом, конечно, нельзя забывать, что количественные продукционные исследования все же не приветствовались, ведь официальная идеология отчетливо провозгласила отношение к продуктивности как к выходу хозяйственно ценного продукта.

3. Продукционная гидробиология после войны и сессии ВАСХНИЛ 1948 г. Дискуссия 1950–1952 гг.

Естественно, что во время Великой Отечественной войны многие исследования затормозились или прекратились. Сразу после окончания войны в СССР наступило некоторое облегчение идеологического климата (Колчинский, 2015). Ученые и гидробиологи в их числе почувствовали относительную свободу. В 1945 г. выходит в свет работа В.С. Ивлева, посвященная анализу исследований по биологической продуктивности с вполне современных позиций (Ивлев, 1945). Здесь Ивлев очень критически подходит к дискуссии 1936 г. и вообще ко многим отечественным работам продукционного направления 1930-х гг. По каким-то причинам именно эта

[11] Нужно отметить, что зарубежные коллеги могли попросту не знать о судьбах многих советских ученых в силу только что окончившейся войны. Так в 1947 г. на имя покойного С.А. Зернова пришло письмо от Г. Альма, возглавлявшего Международную ассоциацию теоретической и прикладной лимнологии (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан).

статья стала хорошо известна за рубежом, ее нередко цитируют в качестве примера взгляда советских гидробиологов на основные понятия продукционной экологии (Golley, 1993), что не совсем верно.

В 1942 г. в международном журнале «Ecology» вышла статья Р. Линдемана, которая вскоре стала широко цитироваться (Lindeman, 1942). В ней автор заложил основы современного энергетического подхода к изучению экосистем. Казалось бы, отечественные исследования благодаря успехам многих гидробиологов и разработке плодотворного представления о водоеме как целом (например, концепции биотического баланса Г.Г. Винберга), также должны были выйти на новый уровень. Но репрессии конца 1930-х гг. помешали этому. Так, Г.Г. Винберг не смог защитить подготовленную им докторскую диссертацию по причине ареста. Если бы эта защита произошла, именно нашей стране принадлежал бы приоритет в области энергетических исследований экосистем водоемов.

В 1948 г. состоялась печально знаменитая августовская сессия Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина (ВАСХНИЛ). Эта сессия, по общепризнанному мнению, составила рубеж в истории отечественной биологической науки (Borinskaya et al., 2019). Она как бы подвела черту под идеологическими дискуссиями довоенного времени и способствовала окончательному оформлению господства лысенкоистской доктрины, не только в области генетики и сельского хозяйства, но и других отраслей знания. За ней уже в 1950 г. последовали не менее ужасающие по своим последствиям Павловская сессия и Совещание по проблеме живого вещества, на котором как последнее слово науки торжествовало дремучее учение О.Б. Лепешинской, якобы доказавшей возможность появления клеток из некоего бесструктурного «живого вещества». Представляется, что анализ хода и последствий всех этих широко известных событий — «сильно исхоженное поле» в истории советской биологии: обо всем этом написано немало работ (обобщение многих из них сделано Л. Грэхемом (Graham, 1987)). Гораздо менее известной страницей истории лысенковщины и лысенкоизма является дискуссия по проблеме биологической продуктивности водоемов и о содержании и задачах гидробиологии, ее праве на самостоятельное существование, отношении к практике рыбного хозяйства (Заика, 2002).

Нужно сказать, что непосредственно для гидробиологии решения сессии ВАСХНИЛ не имели прямого значения. Гидробиологи и экологи практически не участвовали в работе этого мероприятия (О положении в биологической науке, 1948). Вопросы продуктивности водоемов на сессии не обсуждались. Однако под флагом решений сессии, признанных общими для всей биологии, можно было начать ревизию и любого ее раздела.

В 1949 г. при активном участии ихтиолога и географа Л.С. Берга в системе Академии наук была создана межведомственная Ихтиологическая комиссия (Дубинина и др., 2017). В круг ее ведения вопреки названию попали и проблемы гидробиологии, в том числе, биологическая продуктивность. Состав комиссии вызывал недоумение у некоторых гидробиологов (в частности, В.И. Жадина) из-за включения туда преимущественно ихтиологов (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). После Берга председателем комиссии был назначен Е.Н. Павловский (в 1950 г.), его заместителем — крупный ихтиолог Г.В. Никольский. По всей видимости, неслучайно, что

именно Никольский в 1950 г. опубликовал в «Зоологическом журнале» статью, в которой в очень резких выражениях объявил продуктивность реально не существующей научной проблемой, а гидробиологию назвал бесполезным конгломератом знаний из разных отраслей (Никольский, 1950). Естественно, что на такие реплики авторитетного ученого, публично поставившего под сомнение нужность целого раздела науки, последовала реакция гидробиологов, ихтиологов, специалистов в области рыбного хозяйства. Сначала это была серия статей разных авторов, которые появлялись в «Зоологическом журнале» в 1951 и 1952 гг., затем последовала дискуссия в рамках специальной секции на Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства в конце 1951 г.

По воспоминанию одного из участников и очевидца этой полемики В.А. Водяницкого (1975), неявная цель этой дискуссии — проработка Л.А. Зенкевича. Судя по материалам, это так и было. Почему именно Зенкевича избрали основным объектом атаки, не совсем понятно. Вероятно, что опять, как и в 1930-е гг., задача была пересмотреть лидерство в науке. В морской же биологии Зенкевич был на тот момент крупной фигурой. В 1947 г. вышел один из томов его монографии «Фауна и биологическая продуктивность моря» (Зенкевич, 1947). В 1951 г. Зенкевич будет удостоен Сталинской премии за исследования по биологии морей Дальнего Востока СССР (Извекова, Заренков, 2006). А в 1953 г. Лев Александрович стал членом-корреспондентом АН СССР. В пресноводной гидробиологии после смерти С.А. Зернова лидера не было. В определенной мере им можно считать В.И. Жадина, но его административные возможности были ограничены, поскольку пришедший на смену Зернову в качестве директора паразитолог Е.Н. Павловский не всегда разделял взгляды Жадина и далеко не все его начинания поддерживал (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). К тому же нельзя забывать и о начавшейся борьбе с космополитизмом (Колчинский, 2015).

Как уже было сказано выше, дискуссия по проблеме биологической продуктивности водоемов была инспирирована появившейся в 1950 г. в «Зоологическом журнале» статьей Г.В. Никольского «О динамике численности стад рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов» (Никольский, 1950).

В ней автор называет гидробиологию бессистемным конгломератом из разделов биологии и географии, стремящимся заниматься широким кругом вопросов «от сапропеля до рыбы». По мнению Никольского (1950), набор вопросов, которые разрешает гидробиология, объединены только тем, что «разные специалисты плавают на одном судне» (с. 500). Он полагает, что «…и существование гидробиологии как самостоятельной биологической науки сейчас вряд ли оправдано» (там же, с. 498). Значительная часть содержания гидробиологии по Никольскому относится либо к экологии организмов (как раздел экологии), либо к географии (водоем как элемент ландшафта). Свое обвинение этой науке он основывает на том, что гидробиологи идут в своих исследованиях «от водоема», а не «от организма». Они плохо знают строение и образ жизни конкретных животных и растений. Никольский сетует на плохую подготовленность выпускников в этой области, которых перегружают географическими и химическими дисциплинами, физиологией. В итоге это оказывается ущербным для практики хозяйствования: «В результате выпускаемые специалисты оказываются недостаточно подготовленными для решения рыбохозяйственных

проблем» (Никольский, 1950, с. 499). Наиболее тяжелое обвинение, предъявленное Никольским гидробиологии, учитывая политическую обстановку времени, состоит в том, что она и вовсе «тормозит развитие рыбного хозяйства» (там же, с. 494).

С не меньшей ожесточенностью Никольский характеризует и проблему биологической продуктивности, объявляя ее несуществующей. Более того, «это абстракция, ничего не дающая практике» (Никольский, 1950, с. 500), которой подменяют проблему продуктивности стад рыб. Он полагает, что продуктивность — не самостоятельная биологическая проблема, а часть геохимической проблемы динамики органического вещества, над которой работают школы В.И. Вернадского, А.Е. Ферсмана, А.П. Виноградова. С этих позиций ею не должны заниматься биологи.

В результате анализа всех этих критических положений, Никольский (1950) полагает, что проблему рыбопродуктивности водоемов можно решить, лишь поставив во главу угла «выяснение закономерностей динамики стада водных животных и растений» (с. 500). Только таким путем подхода «от организма» удастся преодолеть, по его мнению, возникшее противопоставление организма и среды и недооценку специфики живого организма. По Никольскому: «Тип динамики стада есть приспособительное свойство вида, обеспечивающее <…> единство организмов вида и их среды…» (там же, с. 489). Никольский считает, что проблему эту должны решать ихтиологи, поскольку конечным «биопродуктом» (отметим, что это термин Г.С. Карзинкина в дискуссии 1936 г.) является рыба. Гидробиологи же, как и другие специалисты, здесь должны играть вспомогательную роль, содействуя выяснению особенности биологии тех видов, с которыми связана рыба.

Никольский полагает неправильным отождествление продуктивности водоема и плодородия почвы. Основанием для такого утверждения является тот факт, что, по мнению Никольского, в природных водах содержится ничтожно малое количество органических соединений по сравнению с почвой, где они составляют ее основу как природного тела. Также Никольский делает акцент на многозвеньевом и опосредованном характере связей в водоеме по сравнению с простыми и непосредственными отношениями «почва – растение» в наземных сообществах. Отсюда «воздействие на водоем в целях повышения выхода рыбьего мяса» (Никольский, 1950, с. 495) должно осуществляться «путем воздействия на ближайшие к рыбе звенья трофической цепи» (там же). Последнее в свою очередь возможно, по Никольскому, только на основе приспособительных особенностей самой рыбы.

Никольский (1950) развивает проблему продуктивности стада рыбы с учетом формы хозяйствования как «элемента среды эксплуатируемого вида»: «Если форма хозяйства чужда виду, если она не может войти элементом его среды, а нарушает единство организмов и их среды, то такое хозяйство приводит к нарушению воспроизводства популяции вида и к снижению его продуктивности» (с. 496). Вот почему рассматривая продуктивность «только как свойство водоема, мы неизбежно придем к „пораженчеству”» (там же).

То есть, по Никольскому (1950) проблема биологической продуктивности сводится к проблеме продуктивности стада промысловой рыбы, которая оценивается «…через хозяйственно ценный биопродукт, как результат взаимоотношений популяции вида и его среды при обязательном включении и формы хозяйства как элемента среды» (с. 496). В таком понимании проблема продуктивности стада стано-

вится частью проблемы популяционной динамики организмов. Вину за отставание изучения проблемы динамики стада водных организмов Никольский возлагает всецело на гидробиологов. Правда, во всей статье автор не называет ни одного конкретного имени или направления. Поэтому в целом по ее прочтении представляется не очень понятным, против кого направлен этот выпад.

По сути дела, статья Никольского возвращала всех к давнему дискуссионному вопросу о том, что следует изучать гидробиологам — водоем или организм (см. выше о «журнальной» дискуссии 1936–1937 гг.). Дилемма «водоем – организм» связана с объективной сложностью гидробиологических исследований, которые всегда охватывали и охватывают и биотическую и абиотическую часть водоемов. Проблема биологической продуктивности как сильно соприкасающаяся с вопросами динамики органического вещества неизбежно оказывается под влиянием географического облика водоема и физико-химических методов его изучения. В результате большинство специалистов тогда посчитали, что эту проблему нужно изучать в рамках географических дисциплин (например, биогидрологии С.Д. Муравейского). Идеологический интерес здесь представляет отношение к хозяйственному выходу всего круговорота веществ — «биопродукту». На этом и играет Никольский, обвиняя гидробиологов, занимающихся якобы геохимическими аспектами круговорота веществ, в отрыве от изучения рыбы как непосредственного продукта потребления. А раз так, то и гидробиология уже словно не существует, потому что изучением водоемов и круговоротом веществ занимаются географические науки. Только в погоне за якобы упущенной гидробиологами спецификой живой материи Никольский сам делает существенную методологическую ошибку. Говоря о динамике стада рыб как сущности явлений биологической продуктивности водоемов, он невольно забывает о диалектическом единстве «организм – среда» (ведь стадо не висит в пространстве), том самом единстве, которое провозгласил первоосновой своего учения Т.Д. Лысенко. Правда, он и делает оговорку о том, что формы хозяйствования входят составным элементом в среду, говорит о влиянии хищников на численность рыб, но выглядит это скорее «довеском» к основной линии рассуждения.

Статья Никольского была опубликована «в дискуссионном порядке». Редакция обращалась ко всем специалистам высказаться по существу затрагиваемых автором вопросов. По мнению гидробиолога и морского биолога В.А. Водяницкого (1975) статьей Никольского главный редактор «Зоологического журнала» Е.Н. Павловский помогал готовить столкновение двух линий в науке — академической и прикладной. Очевидно, что статья была подготовительным шагом на пути организации предстоящей в конце 1951 г. Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства. Водяницкий (1975), который курировал проблему продуктивности водоемов в Отделении биологических наук АН СССР, вспоминал следующее: «Очень осторожно мне сообщили, что по предложению Е.Н. Павловского и Г.В. Никольского и с согласия Т.Д. Лысенко проблема продуктивности водоемов (по которой я был официальным куратором) в планах Отделения будет заменена проблемой динамики численности рыб, а вопросы гидробиологии пойдут как изучение среды обитания рыб. Я поблагодарил за информацию и ответил, что считаю это решение результатом субъективизма, и тот, кто это придумал, не может отличить фундаментальных проблем от отраслевой науки. Если уж быть последовательным, то в этом случае

Зоологический институт должен переименовать свой отдел гидробиологии в отдел динамики численности рыб, ибо последняя есть часть процессов более общего характера, которые и должна изучать Академия наук, оставив рыбохозяйственные вопросы Институту рыбного хозяйства. Можно разрабатывать проблему динамики численности рыб и как теоретическую проблему, но вовсе не за счет гидробиологии. Я сказал, что буду писать о судьбе гидробиологии в Академии наук и уверен, что меня поддержат многие. Мне ответили, что сейчас не время для обострения вопроса и что сделать ничего нельзя, так как руководство уже приняло окончательное решение» (с. 93).

Водяницкий, действительно, подготовил полемическую статью для «Зоологического журнала», которая вышла в 1951 г. Но она была не первой в череде ответов на статью Никольского.

В 1951–1952 гг. в этом издании были опубликованы статьи Л.А. Зенкевича (открывала обсуждение) (1951), В.В. Кузнецова[12] (1951), В.А. Водяницкого (1951), Г.С. Карзинкина (1951), В.А. Мурина[13] (1951), А.Н. Пробатова[14] (1951), С.Н. Скадовского (1951), Е.В. Боруцкого (1951), Т.С. Расса (1951), И.Б. Бирмана[15] (1951), П.Л. Пирожникова (1952), Э.А. Бервальда (1952), В.Я. Леванидова (1952). Многие из участников дискуссии были работниками рыбохозяйственных учреждений (Мурин, Пробатов, Пирожников), то есть, представителями прикладного направления исследований. При этом даже они критиковали статью Никольского. Многие с самого начала отмечали несправедливость его упреков гидробиологии и гидробиологам. Но Никольского практически без оговорок поддержали Карзинкин, Боруцкий, Бирман, Бервальд, Леванидов. Показательно, что первой появилась статья Зенкевича. Это демонстрирует, против кого направлена критика гидробиологии. Примечательно, что Зенкевич предусмотрительно поместил в качестве эпиграфа к своей статье слова И.В. Сталина о неразрывной связи науки и практики: «Наука, порвавшая связь с практикой, с опытом, — какая же это наука?». Правда, это ему не помогло уйти от критики, так как в последующих статьях почти все ученые не принимали его определения и науки гидробиологии и понятия «биологическая продуктивность».

---

[12] Кузнецов Владимир Васильевич (1912–1961) — советский гидробиолог, первый директор Мурманской биологической станции АН СССР, работал в Зоологическом институте АН СССР; доктор биологических наук. О нем подробно см.: Смирнов, Хлебович, 2015.

[13] Мурин Василий Александрович (1903–1983) — экономист рыбного хозяйства; доктор экономических наук, профессор. Работал в системе организации и руководства рыбным промыслом и рыбохозяйственными исследованиями страны. Во время дискуссии возглавлял Балтийский филиал Всесоюзного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО). О нем см. подробно: Киселев, Студенецкий, 2003.

[14] Пробатов Александр Николаевич (1900–1972) — советский ихтиолог; доктор биологических наук. Работал в различных научно-исследовательских учреждениях рыбохозяйственного профиля, а также в некоторых высших учебных заведениях (Пермский университет, Краснодарский пединститут, Ростовский государственный университет, Калининградский рыбвтуз). В интересующее нас время — в Сахалинском филиале Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (СахТИНРО). О нем см. на сайте: https://atlantniro.ru/index.php/atlantniro/istoriya/personalii/item/150-aleksandr-nikolaevich-probatov (дата обращения: 21.04.2018).

[15] Бирман Иосиф Бенционович (1915–1984) — ихтиолог, специалист в области миграций и цикла размножения лососевых рыб; доктор биологических наук. О нем подробно см.: Карпенко, 2015.

Анализируя содержание статей и их основные положения, необходимо выделить предмет спора вокруг понятия биологической продуктивности, содержания ее исследований, и предлагаемые авторами пути преодоления проблем гидробиологии.

Очевидно, что первооснова спора, если следовать критике Никольского: как подходить к исследованиям биологической продуктивности — «от водоема» или «от организма».

Поскольку в обыденном сознании и на практике хозяйственно ценный продукт в водоеме исчисляется массой добываемого организма, то очень логично исходить именно от биомассы организмов, в частности, уловов рыбы. По Т.С. Рассу, факт того, что продуктивность выражается в нарастании массы именно организмов, не дает повода отвергать среду, разрывая, таким образом, их единство, их взаимозависимость. Такой разрыв, считает Расс, противоречит установкам мичуринской биологии, требующей учитывать влияние среды. Похожего мнения придерживается и представитель рыбохозяйственной науки В.А. Мурин, полагающий, что разделение подходов в изучении продуктивности («от водоема» или «от организма»), «искусственно», «надуманно» и «существует только в воображении Никольского». Мы должны изучать водоем, «вкладывая в это понятие всю совокупность биотических и абиотических факторов» (Мурин, 1951, с. 335), не отрывая организм от среды, не противопоставляя их. Мурин отводит тяжелые обвинения гидробиологии Никольского: как раз с позиции единства организма и среды и работает преобладающее большинство советских гидробиологов при изучении биологических основ рыбного хозяйства. Более того, он считает поднятый Никольским вопрос не таким уж «невинным и безобидным», а опасным и подрывающим единство организма и среды «сепаратизмом». С.Н. Скадовский (1951) считает: «Спецификой гидробиологии является биоценотический подход к изучению биологических процессов гидросферы» (с. 400). По мнению Скадовского, такой подход логически вытекает из развития идей В.Р. Вильямса – И.В. Мичурина – Т.Д. Лысенко. Он говорит о необходимости учета особенностей обмена веществ гидробионтов под воздействием водной среды. Сходную позицию занимает и П.Л. Пирожников, который полагает необходимым изучение пищевых связей от автотрофов и детрита до рыб включительно, в том числе, с учетом биоценотических отношений. Пирожников приводит пример с водохранилищами, в жизни которых наиболее ярко проявляется двусторонний характер связи организма и среды. Мнения о необходимости всестороннего учета связей организма и среды придерживается также В.А. Водяницкий.

Авторы других статей, и таковых большинство, ратуют за изучение организмов, этих «конкретных носителей и создателей продукции» (по В.В. Кузнецову), их роста, размножения и пищевых связей, обмена веществ. Кузнецов недоумевает, почему до Никольского «до сих пор не дошло», что гидробиологи работают именно «от живых организмов», а не «от целого водоема». И.Б. Бирман (1951) считает, что реально «только свойство живых организмов строить и воспроизводить себя <…> в конкретных ассимилируемых ими условиях данного водоема» (с. 494), поэтому идти нужно «от организма». Причем от организма рыбы, так как, изучая ее кормовые объекты, нельзя понять, как этот корм трансформируется в тело рыбы. Он подчеркивает, что нельзя игнорировать видовую специфику организмов, ибо гидробионты разных видов в одном и том же водоеме растут и воспроизводят себя

по-разному. Наиболее конкретен В.Я. Леванидов, указывающий на необходимость изучения не только питания, но и обмена веществ в широком смысле этого понятия. Нужно установить рацион, калорийность, усвояемость, уровень обмена, дыхательный коэффициент, и др. Леванидов напоминает, что именно посредством обмена веществ устанавливается связь и единство организма и среды. До предела доведен «организменный» подход у Г.С. Карзинкина. Карзинкин (1951) считает, что нужно «исходить из знания потребностей воспроизводимого биопродукта» (с. 340), отбрасывая то, что не имеет с ним прямой связи. И далее: «Что нужно и чего не нужно изучать, будет определяться самим биопродуктом» (там же).

Как понимается участниками дискуссии понятие биологической продуктивности? Не все авторы, как ни странно, высказываются по этому центральному вопросу спора определенно. К тому же практически все нечетко разделяют понятия «продуктивность» и «продукция». В.В. Кузнецов (1951) считает, что результаты популяционных исследований (размерно-возрастная структура, плодовитость, продолжительность жизни, и др.) позволяют оценить «количество органического вещества, поступающего в водоем за счет жизнедеятельности данного вида в течение года (продукция)» (с. 125). В.А. Мурин говорит о продуктивности как о динамике кормовой базы рыб. И.Б. Бирман солидаризуется с Г.В. Никольским и сводит продуктивность к динамике стада рыб. Продуктивность водоема, согласно Г.С. Карзинкину (1951), можно рассматривать как «способность водоемов удовлетворять жизненные потребности биопродуктов как свойство воспроизводить продукт» (с. 342). У С.Н. Скадовского проблема продуктивности есть проблема плодородия водной среды, разрешаемая через изучение биоценозов. Биохимическая основа этой проблемы — динамика биогенных веществ, которую нужно изучать с учетом обмена веществ гидробионтов под воздействием водной среды. Е.В. Боруцкий видит продуктивность агробиологической проблемой. В таком же ключе рассматривает биопродуктивность и Э.А. Бервальд, сводя ее к интересам рыбного хозяйства. Т.С. Расс считает, что правильно говорить и о продуктивности водоема, и о продуктивности организма. Резко отличаются от всех представления Л.А. Зенкевича о продуктивности как совокупности всех явлений динамики и круговорота органического вещества в водоемах (включая и рост организмов) «с основным упором на конечный биопродукт» (Зенкевич, 1951, с. 113). То есть, Зенкевич стоит на позиции исследования круговорота веществ. Вместе с тем он называет продуктивность водоемов «плодородием водной среды». Но его определение все авторы подвергли критике за неконкретность.

Поскольку Г.В. Никольский поставил вопрос о существовании гидробиологии, то каковы, по мнению участников дискуссии, место и роль гидробиологии в решении проблем продуктивности, как она соотносится с другими науками и с практикой рыбного хозяйства? Напомним, что Никольский обвинял ее в «конгломератности» и отрыве от нужд народного хозяйства.

Все авторы в один голос признают комплексный характер гидробиологии. По убеждению их части, эта комплексность носит естественный и объективный характер. Некоторые ученые особо подчеркнули в этой связи близость и сходство агробиологии и гидробиологии. Так, по Л.А. Зенкевичу комплексный характер гидробиологии вытекает из того всестороннего изучения организма и среды, которым она зани-

мается. Но ведь только так, согласно учению Т.Д. Лысенко, можно достичь рационального использования ресурсов. Согласно В.В. Кузнецову, продукцию невозможно определить, если не ориентироваться на количественные зависимости роста и размножения от факторов внешней среды, а соответствующие исследования всегда носят комплексный характер. В.А. Водяницкий (1951) считает, что те реальные трудности, которые испытывает гидробиология, объективны, являясь «проявлением общей сложности изучения взаимоотношений организма и среды, а особенно, конечно, в водной среде, которая недоступна непосредственному наблюдению» (с. 329). Между прочим, он проводит аналогию с экологией, которая испытывает такие же трудности по определению предмета, задач, и содержания своих исследований. В.А. Мурину «представляется несерьезным» отрицание Г.В. Никольским самостоятельности гидробиологии из-за ее комплексности. По мнению Мурина, с таким же успехом можно отрицать агробиологию. С.Н. Скадовский полагает, что сложный и многогранный объект исследования гидробиологии требует методов разных наук, в том числе, не только биологических, что и порождает ее комплексный характер. По П.Л. Пирожникову полноценные работы по биологии промысловых рыб должны проводиться с учетом их условий обитания, отношений с другими видами, в этом и состоит комплексность гидробиологических исследований.

В отношении предмета и задач гидробиологи авторы статей считают, что гидробиология — наука экологическая (биоценологическая по С.Н. Скадовскому), и именно она должна заниматься продуктивностью. Почти все авторы соглашаются с существующей разноречивостью и неопределенностью формулировки содержания гидробиологии. Наиболее последовательно идею гидробиологии как раздела экологии развивают С.Н. Скадовский, Е.В. Боруцкий, П.Л. Пирожников, В.Я. Леванидов. Г.С. Карзинкин вовсе призывает гидробиологов не заниматься гидрохимией (то есть, круговоротом веществ), а быть биологами (изучать биопродукт и его потребности). Но некоторые (как, например, В.А. Мурин, также Э.А. Бервальд) полагают, что гидробиология, как и ихтиология, должны быть разделами рыбохозяйственной (промысловой) отрасли. Интересно и неожиданно мнение Л.А. Зенкевича, полностью отождествившего гидробиологию с хозяйственной дисциплиной. По Зенкевичу (1951), «гидробиология изучает с биологических позиций водоемы как объекты народного хозяйства» (с. 114). Однако оговаривается, что: «Совершенно неправильно было бы сводить задачи гидробиологии только к обслуживанию интересов рыбного промысла» (там же, с. 119). Она должна откликаться и на запросы других отраслей хозяйства (перечисляет большое их количество) и других наук. Скадовский энергично протестует против предлагаемой Никольским передачи исследований водоема в разряд географических наук. Это, по его мнению, ненаучно и является проявлением буржуазной традиции отождествления ландшафта и биоценоза с организмами высшего порядка, содействуя «укреплению идеалистических позиций в экологии» (Скадовский, 1951, с. 402).

А.Н. Пробатов возлагает вину за разноречивость гидробиологии на самих представителей этой науки, которые, стремясь ухватить все стороны жизни водоема, далеки от практических задач. Е.В. Боруцкий (1951) обвиняет гидробиологов в субъективизме: «Каждый гидробиолог понимает ее (*гидробиологию — А.Р.*), исходя из того направления, которого он придерживается при изучении биологии водных ор-

ганизмов» (с. 481). П.Л. Пирожников усматривает истоки двойственности гидробиологии в воззрениях С.А. Зернова (1934), который провозгласил типы водных бассейнов одним из главных объектов изучения гидробиологии[16].

В отношении практического значения гидробиологии и проблемы продуктивности участники дискуссии высказываются следующим образом. Л.А. Зенкевич считает, что гидробиология в состоянии ответить на предъявляемые ей запросы. В.В. Кузнецов обращает особое внимание, что рыбохозяйственные вопросы не могут быть решены без участия гидробиологов, так как они специалисты по промежуточным звеньям продукции. По Т.С. Рассу проблема продуктивности вполне реальна и может ответить на вопросы о возможном улове рыбы, как в незатронутом водоеме, так и при его удобрении, акклиматизации в него новых форм организмов, и т.д. П.Л. Пирожников полагает, что всестороннее изучение водоемов гидробиологами привело к ценным практическим рекомендациям по акклиматизации рыб и обогащению их кормовой базы. По его мнению, велика роль гидробиологов в прогнозе водохранилищ, и ее нельзя недооценивать.

В целом претензии Г.В. Никольского на «реконструкцию» гидробиологии встретили достаточно жесткий и аргументированный отпор части ученых. Поэтому нельзя согласиться с В.А. Водяницким (1975), что ученые академических учреждений высказывались в этой дискуссии «довольно осторожно» (с. 94). Некоторые из участников дискуссии прямо указывают на «серьезные теоретические ошибки» Никольского, противоречивость и непоследовательность, несостоятельность его рассуждений. Таков ответ самого Водяницкого (1951), отметившего, что Никольский сначала отвергает аналогию между продуктивностью и плодородием, а затем «принимает полную адэкватность рыбного хозяйства с сельскохозяйственным производством» (с. 326). Водяницкий замечает также, что геологическая судьба вещества и малый (биологический) круговорот не одно и то же. Следовательно, нападки на то, что при изучении продуктивности гидробиологи занимаются динамикой органических веществ, безосновательны. Обвинения гидробиологии в отрыве от задач рыбного хозяйства и в том, что она по Никольскому «так ничтожно мало сделала для рыбной промышленности» — голословное утверждение, не имеющее ничего общего с реальным положением дел. Водяницкий приводит в пример работы Л.А. Зенкевича, С.Н. Скадовского, Н.С. Гаевской, В.И. Жадина. По мнению Водяницкого (1951), «…нужно не только возражать, но протестовать против такого вольного обращения с фактами и деятелями нашей науки» (с. 329). В.В. Кузнецов (1951) полагает, что «…сама по себе наука еще не виновата в том, что выпускаемые университетами специалисты не знают живых организмов…» (с. 123). Для исправления ситуации он призывает пересмотреть постановку преподавания этой дисциплины, в основном путем освобождения от старых кадров, находящихся «в плену отживающих представлений и методов»[17]. В качестве примера успешности таких мер он приводит преподавание генетики, качество которого, по его мнению, улуч-

[16] С.А. Зернов (1934) писал: «В центре внимания гидробиологии в настоящий момент стоят три понятия: 1) водный организм, 2) сообщество, или биоценоз, водных организмов и 3) тип водного бассейна» (с. 9).

[17] Учитывая взаимную неприязнь В.В. Кузнецова и Л.А. Зенкевича, становится понятным «в кого камень». См. об этом конфликте подробно: Смирнов, Хлебович, 2015.

шилось «за какие-нибудь два года». П.Л. Пирожников упрекает Никольского за то, что он не осветил достижения отечественной гидробиологии. По его мнению, «неосмотрительно лишить гидробиологию руководящей роли» во многих современных хозяйственных проблемах.

Характерно при этом стремление некоторых авторов к навешиванию ярлыков. Так, В.А. Мурин усматривает в рассуждениях Г.В. Никольского автогенез, поскольку последний, по его мнению, считает среду свойством организма. Мурин (1951) открыто обвиняет Никольского в том, что он «отвлекает советских ученых <…> от разработки актуальных проблем рыбного хозяйства» (с. 336). Мнение С.Н. Скадовского об идеалистичности взглядов Никольского и высказывание того же Мурина о его «сепаратизме» приведены выше.

Целый ряд авторов (Г.С. Карзинкин, Е.В. Боруцкий, И.Б. Бирман, Э.А. Бервальд, В.Я. Леванидов) согласились с обвинениями Никольского, предъявленные им гидробиологии. Очень последовательную линию проводит Карзинкин, который считает, что Никольский справедливо критикует гидробиологов, прикрывающихся изучением круговорота веществ как якобы важным для практики. Он обрушивается на Зенкевича, предложившего P/B-коэффициент. В результате, по мнению Карзинкина, за круговоротом веществ теряется хозяйственно ценный объект, на первый план выступают карликовые организмы, не имеющие практической значимости. Бирман (1951) считает, что гидробиологи недостаточно самокритичны, а их ответы на статью Никольского «направлены главным образом на защиту «чести мундира» гидробиологии, которую Никольский якобы собирается «закрыть», «ликвидировать»» (с. 493). Зенкевича он обвиняет в «перемене вывесок», который в своем определении продуктивности метафизически отрывает организм от среды. Это ведет к бесплодию гидробиологии в отношении решения проблемы продуктивности.

Были и примирительные высказывания. Так, А.Н. Пробатов (1951) предлагает критиковать не только гидробиологов, но и ихтиологов, ведь и «в сознание ихтиологов глубоко проникли механистические представления» (с. 408). Нельзя зачеркивать положительные стороны работы гидробиологов. Т.С. Расс считает, что обе науки (ихтиология и гидробиология), несмотря на свои общепризнанные и действительно грандиозные практические успехи, пока отстают от стремительного развивающегося социалистического строительства. С.Н. Скадовский (1951) соглашается с Г.В. Никольским, что гидробиология отстает от задач соцстроительства, а программы ее преподавания «должны быть особенно тщательно пересмотрены» (с. 404). В.А. Водяницкий (1951) призывает извлечь пользу из статьи Никольского, обратив внимание на поиск путей «наилучшей помощи рыбному хозяйству» (с. 330).

Характерно, что при защите гидробиологии соответствующие авторы не столько выискивали несуразности, противоречия и неправильности Никольского, сколько оперировали аналогией с агробиологией (продуктивность как плодородие водоема; отрицать гидробиологию значит отрицать агробиологию) и единством организма и среды, которых нельзя разделять и противопоставлять. То есть, они били идеологическим оружием, при этом нередко так же, как и Никольский, бросая прямые обвинения. Их оппоненты держались той же позиции. Получается, что если идти от водоема, то забывается организм, а если идти от организма, то забывается его среда. Играя на этом логическом разделении организма и среды, авторы дискуссион-

ных статей пытались провести ту или иную близкую им точку зрения в изучении продуктивности. С другой стороны, многие из них призывали к двуединому подходу к продуктивности.

В анализируемой полемике наметились несколько основных точек зрения на биологическую продуктивность водоема. Это понимание продуктивности как выхода хозяйственно ценного биопродукта, особенно рыбы (Г.С. Карзинкин, Е.В. Боруцкий, Э.А. Бервальд, отчасти И.Б. Бирман); как части явлений круговорота органических соединений (Л.А. Зенкевич, В.В. Кузнецов, С.Н. Скадовский, П.Л. Пирожников); как кормовой базы рыб (В.А. Мурин); как закономерностей обмена веществ, питания, и пищевых связей организмов (В.Я. Леванидов). Как видно, эта система взглядов несколько сложнее привычного дуализма «водоем – организм», о котором говорит и Никольский, и который также проводит Карзинкин в виде противопоставления «рыба – круговорот веществ». Нужно еще учесть, что не все авторы определенно высказывают свою позицию, призывая изучать всю систему связей в водоеме (В.А. Водяницкий, Т.С. Расс). А, например, А.Н. Пробатов и вовсе уходит в сторону, рассуждая о необходимости повышения технической оснащенности исследований (подводные камеры и др. новейшие методы). При этом практически все (за исключением, пожалуй, Кузнецова) в любом случае ставят во главу угла выход хозяйственно ценного продукта (рыбы), приравнивают биологическую продуктивность к рыбопродуктивности. Авторы рассматривают продуктивность как триединство организма, условий среды и форм хозяйствования. Очевидно, что хозяйственное отношение к продуктивности считается единственно верной методологией ее изучения. Однако это не мешает некоторым ученым обращать внимание на сложный характер пищевых отношений между рыбой и другими организмами. В этом наиболее последователен Пирожников, полагавший, что о рыбопродукции можно судить только с учетом движения органического вещества по всем предыдущим трофическим звеньям.

Всесоюзная конференция по вопросам рыбного хозяйства состоялась 17–26 декабря 1951 г. в Москве и была созвана Ихтиологической комиссией АН СССР и Техническим советом Министерства рыбной промышленности СССР. Труды ее вышли уже в 1953 г. (Труды Всесоюзной конференции…, 1953). Конференция работала по трем основным направлениям: численность рыб и промысловые прогнозы; проблема воспроизводства стада промысловых рыб; проблема биологической продуктивности водоемов.

Со вступительным словом выступили министр рыбной промышленности К.В. Русаков и академик-секретарь отделения биологических наук АН СССР А.И. Опарин. Приветственное письмо участникам конференции прислал председатель Ихтиологической комиссии АН СССР академик Е.Н. Павловский. Если в докладе министра речь шла в основном о практических вопросах рыбного хозяйства (сохранение и воспроизводство запасов рыб и прогноз их динамики численности), то Опарин коснулся проблемы единства организма и среды, под углом которой следует изучать указанные вопросы. Павловский в своем письме ставит конкретную практическую проблему: «Всем известно, что мы не получаем с водоемов в полной мере ожидаемой от них продукции» (Труды Всесоюзной конференции…, 1953, с. 14). Павловский обращает внимание на ведение промысла таким образом, чтобы «рыб-

ное плодородие водоемов не подвергалось ущербу» (там же). Среди основных проблем, разработка которых необходима для рыбной промышленности, Павловским называются динамика численности рыб, промысловые прогнозы, воспроизводство рыбных запасов. Проблемы эти очень обширные и многообразные, поэтому в них нужно наметить первоочередные вопросы. В этой связи: «Бросать много сил на более расплывчатые по своей общности проблемы, как, например, проблема биологической продуктивности, в первую очередь, может быть, и не стоит» (там же, с. 15). Предпочесть следует исследование динамики численности рыб, как включающее в себя «…и вопрос о биологической продуктивности, но в отношении конкретных водоемов и по отношению к определенным видам промысловых рыб» (там же). Павловский считает, что «перестройка гидробиологии и ихтиологии на мичуринских основах еще в основном не закончена. <…> впереди еще большая работа» (там же). В этой формулировке в условиях того времени слышится скрытая угроза.

По проблеме биологической продуктивности были заслушаны четыре доклада: В.А. Водяницкого «О проблеме биологической продуктивности моря и ее значении для рыбного хозяйства» (Водяницкий, 1953), Г.С. Карзинкина «Биологическая продуктивность водоемов» (Карзинкин, 1953), Л.А. Зенкевича «Об обеспеченности рыбы в морских водоемах кормовыми ресурсами» (Зенкевич, 1953б), В.В. Кузнецова «О путях повышения рыбопромысловой продуктивности Белого моря» (Кузнецов, 1953а). Интересно, что большинство докладчиков (Водяницкий, Зенкевич, Кузнецов) представляли академическую или, по крайней мере, фундаментальную науку.

В докладе Водяницкого подробно проанализированы все ключевые моменты дискуссии. Проблему продуктивности он характеризует как «вопросы количественного развития жизни в ее конкретном качественном выражении в каждом водоеме — развития, познаваемого посредством изучения процессов, обусловливающих его интенсивность в разных водоемах» (Водяницкий, 1953, с. 488). Он подчеркивает хозяйственный аспект исследований: «Ведущее значение имеет познание совокупности жизненных процессов, обусловливающих воспроизводство хозяйственных объектов» (там же). Проблема биологической продуктивности есть центральная, но не единственная, проблема гидробиологии на сегодня. Здесь Водяницкий подходит к «комплексности» гидробиологии. Он рассуждает, что нужно учитывать исторические пути развития гидробиологии, которая шла от систематики и фауны организмов в недрах зоологии и ботаники к «общим закономерностям жизни в водоемах», включая сюда и продуктивность. Кроме того, на каждом этапе гидробиологи откликались на запросы все усложняющейся практики хозяйствования. Таким образом, «пестрота» гидробиологической тематики есть следствие многоэтапности ее формирования как науки. С хозяйственной точки зрения вполне естественно интересоваться обеспеченностью промысловых объектов пищей. Однако вопросами кормности не должна подменяться проблема продуктивности, ибо количественное развитие жизни в естественных водоемах зависит не только от наличия кормов. Более того, «само по себе наличие того или иного количества пищи еще не определяет степени ее полезного использования» (Водяницкий, 1953, с. 493). По Водяницкому неверно для познания продукционных процессов ограничиваться и только первичной продукцией, так как существуют водоемы, в которых вовсе нет растительности, но в них поступает аллохтонный материал. Также неверно рассма-

тривать только запас биогенных элементов или только конечные звенья пищевой цепи. Водяницкий (1953) призывает учитывать всю систему пищевых связей в водоеме: «Любую часть пищевой цепи можно понять только в соотношении с другими частями; она зависит от предыдущих и последующих звеньев как качественно, так и количественно» (с. 494).

Водяницкий критикует распространенное определение продуктивности как свойство водоема воспроизводить живые организмы, так как водоем не может обладать таким свойством, поскольку сам является физическим телом, а не организмом. По Водяницкому: «Продуктивность водоема есть результат жизнедеятельности организмов в условиях среды данного водоема…» (там же). Нельзя забывать, что наряду с процессом продукции («конструкции») протекают обратные процессы разрушения («деструкции»), и это недостаточно еще принимается во внимание. Водяницкий ратует также за изучение потоков энергии в водоеме. Ученый обращает особое внимание на значение изучения популяций организмов для понимания продукционных процессов. Здесь он предостерегает от переоценки значимости популяций рыб: «…популяция рыб ничем не отличается от популяций других животных <…> если динамику популяций рыб считать автономной, то такой же автономной нужно считать динамику и любых других популяций, что представляет очевидный перегиб» (Водяницкий, 1953, с. 501). Он соглашается, что в гидробиологии не всегда уделяли должное внимание популяциям. Но сейчас: «Для гидробиолога изучение организма, популяции, биоценоза и всего населения водоема представляет неразрывную связь» (там же). При этом важной составляющей проблемы продуктивности Водяницкий считает изучение популяций массовых и промысловых форм.

Водяницкий защищает количественные методы в гидробиологии. Он отстаивает необходимость систематических многолетних наблюдений за биологическими явлениями и процессами: колебания процессов не безграничны, как это считают противники количественных методов, у каждого водоема есть основная линия их проявления.

Далее Водяницкий останавливается на практической ценности продукционных исследований, включая создание научной основы долгосрочных промысловых прогнозов, вселение новых видов организмов с целью расширения промысловой базы, создание новых водоемов и реконструкция старых.

В заключение Водяницкий полагает, что необходимо перейти от сугубого накопления количественных данных к более углубленным работам. Этим переходом должны озаботиться рыбохозяйственные институты, которым должно быть невыгодно держать гидробиологию «в черном теле». Ведь, по мнению Водяницкого (1953): «Нетрудно увидеть в гидробиологии здоровые начала, которые отвечают современным задачам и требованиям, и нужно суметь наилучшим образом направить работу нашей армии гидробиологов, желающих служить общему народному делу» (с. 508).

Таким образом, Водяницкий, отстаивая ценность и важность для практики науки гидробиологии, видит продуктивность в качестве ее основной, хотя и не единственной, проблемы. Для исследования этой проблемы необходимо проводить систематические многолетние наблюдения количественного развития жизни организмов, слагающих пищевые цепи. Без понимания всей системы пищевых отношений, искусственное вырывание из нее с целью изучения конечного звена (например, рыбы)

или только фитопланктона, не приведет к нужным результатам. Основной акцент должен быть сделан на изучение биологии руководящих (массовых) видов, но отнюдь не только их популяционных особенностей, а также и экологической физиологии питания, роста, обмена, размножения. Необходимо также получение количественных показателей обмена веществ, позволяющих характеризовать «суммарные трофико-энергетические процессы».

Карзинкин с самого начала доклада проводит линию на изучение рыбы как главного объекта проблемы продуктивности. Поскольку практика есть лучший критерий истинности и правильности теории, то ценной теорией следует признать ту, которая наикратчайшим путем ведет к разрешению прикладных проблем познания и управления каким-либо явлением. Обращаясь к истории возникновения проблемы продуктивности, он выводит ее из развития сельского хозяйства, особенно животноводства. Согласно Карзинкину уже в конце XIX века в отечественной и зарубежной практике оформились две основные линии взглядов на продуктивность. Одна из них непосредственно вытекала из практики рыбного промысла (учет выхода рыбы) и связана с именем К.М. Бэра, а другая оказалась оторвана от воспроизводства хозяйственно ценного продукта. Эта оторванность, по мнению Карзинкина, обусловлена системой общественных отношений, когда землевладельцы не были заинтересованы в эксплуатации принадлежащих им водных объектов. Ярким представителем этой «практически оторванной» линии, по мнению Карзинкина (1953), был гидрохимик К. Брандт (K. Brandt), который «развивал идею о продуктивности моря как идею о воспроизводстве органического вещества, определяющегося развитием фитопланктона» (с. 512). В результате, по Карзинкину, произошла подмена вопроса о воспроизводстве водоемами хозяйственно значимых организмов («биопродуктов») круговоротом веществ. Карзинкин считает, что, по мнению сторонников этого подхода, при изучении круговорота веществ и энергии «рыбы якобы само-собой должны оказаться в цепи изучаемых процессов» (там же, с. 513). Далее Карзинкин усиливает идеологическую подоплеку дискуссии, доводя ее до угрожающего противостояния. Он говорит о «разыгрывающейся сейчас борьбе двух направлений»: «первое растворяет вопрос об изучении воспроизводства хозяйственно важных человеку продуктов в обширном кругу других явлений (*круговороте веществ, например — А.Р.*)» (там же, с. 515). Это очень удобно, так как можно считать себя занятым «практически важной проблемой продуктивности, ведь в круговороте веществ где-то лежит и рыба» (там же). Такие гидробиологи, по мнению Карзинкина, «трактуя продуктивность без продукта», «скатываются в самый чистейший идеализм, так как признают зарождение идеи продуктивности водоема в голове мыслителя, в отрыве от ее материальной основы — продукта» (там же). Карзинкин считает, что американские авторы (Дж.Э. Хатчинсон и Р. Линдеман) сводят высшие формы движения материи к низшим, когда пытаются сложные жизненные явления облечь в математические формулы. Он проводит аналогию и с вейсманизмом-морганизмом, когда авторы пользуются достаточно грамотными с позиции математики формулами: «Но от этого, конечно, их работы не приобретают подлинно научного характера. Они дают извращенное представление действительности, замыкая все в узком кругу количественных отношений» (Карзинкин, 1953, с. 514). С точки зрения Карзинкина, это механицизм. Но Карзинкин спешит как бы оправдать «на-

ших» ученых, которые стоят на позиции всеобщности связей и зависимостей в водоеме. Даже работы Г.Г. Винберга, противником которых является Карзинкин, по его мнению, стоят «неизмеримо выше» американских. Однако из наблюдающейся всеобщности связей в водоемах «отнюдь не следует, что надо стремиться направлять науку на вскрытие всех этих связей» (там же, с. 516). Второе направление в изучении продуктивности, убежденным сторонником которого и является Карзинкин, как раз и исследует «лишь отдельные стороны круговорота веществ и энергии, определяемые самим процессом воспроизводства» (там же, с. 515) хозяйственно значимых продуктов. Далее Карзинкин критикует определение Зенкевичем продуктивности как свойства водоема: «Озеро без живых организмов не существует и само по себе ничего воспроизводить не может» (там же, с. 516). Здесь он вспоминает критику Никольского и соглашается с ней. Однако Карзинкин полагает, что продуктивность не есть свойство только самих организмов. Жизнедеятельность организмов раскрывается в условиях конкретного водоема: «Единством организма данного вида с условиями его существования создаются условия существования и для других организмов, в том числе хозяйственно ценных» (там же).

Так или иначе, но по Карзинкину (1953) продуктивность — это «способность водоемов (заключающаяся в условиях существования) удовлетворять потребности биопродуктов», выражающаяся «как свойство водоемов воспроизводить характерные для них продукты» (с. 517). И далее: «…но принципиально в теории биологической продуктивности в качестве продукта должны рассматриваться хозяйственно значимые организмы…» (там же). Если уйти от такой установки, то, по мнению Карзинкина, можно запутаться во всем многообразии связей в водоеме. Соответственно: «Учение о биологической продуктивности водоемов, в нашем представлении, должно явиться учением об общих закономерностях воспроизводства числа, массы и определенного биохимического (технологического) качества биопродуктов; учением о воспроизводстве, протекающем при непосредственном участии человека, использующего ту или иную часть образуемой продукции» (Карзинкин, 1953, с. 518). В другом месте он критикует взгляды Водяницкого, который в одной из своих работ связывал гидрохимические особенности Черного моря и рыбную продуктивность: согласно «излюбленной им (*Водяницким — А.Р.*) пирамиде Эльтона» здесь «много химии, меньше гидробиологии и совсем мало рыбы» (Карзинкин, 1953, с. 520). Карзинкин настаивает, что нужно исходить только из биологии организмов, из знания их потребностей, и оценивать условия среды согласно этим потребностям. Ссылаясь на представления Т.Д. Лысенко о значении питания для организмов, Карзинкин указывает, что легче всего управлять продуктивностью, влияя на пищевые связи организмов. В заключение Карзинкин делает ошеломляющий вывод, что гидробиологам нужно видеть не одну проблему продуктивности, а и другие, изучая их по специфическим процессам («как, например, это делают гидробиологи, занимающиеся очисткой вод» (Карзинкин, 1953, с. 527)), что и приведет к скорейшему разрешению проблемы повышения биологической продуктивности водоемов как народнохозяйственной задачи.

Доклад Зенкевича оказался довольно невыразительным в свете основного содержания дискуссии. Видимо, из осторожности и нежелания навлекать на себя критику сразу, он совершенно не касался ни изучения проблемы продуктивности, ни задач гидробиологии. В докладе рассматривался лишь вопрос об оценке запасов кормов для

рыб. Зенкевич делает вывод, что просто сопоставлять уловы рыб и запасы кормового бентоса нельзя. Необходимо принимать во внимание избирательность рыб в отношении кормов, а также неодинаковую их доступность. Зенкевич приходит к необходимости регулярных количественных съемок планктона и бентоса, изучения цикла биогенных элементов (азота и фосфора), систематического исследования питания рыб, изучения биологии массовых кормовых форм и их биохимических показателей. Особое внимание он обращает на необходимость разработки мероприятий по акклиматизации кормовых форм с целью реконструкции кормовой фауны.

Кузнецов строит свое выступление на противопоставлении своих взглядов и взглядов Зенкевича, изложенных тем в своих работах. Он сразу же ставит вопрос о задачах гидробиологии и своих принципиальных («непримиримых») разногласиях с Зенкевичем. Взгляды Зенкевича он считает «господствующими сейчас в гидробиологии» (Кузнецов, 1953а, с. 538). Они господствуют не потому, что их разделяет большинство биологов («большая часть биологов стоит на правильных, прогрессивных позициях» (там же)), а потому, что, как считает Кузнецов, «они стали в последнее время официальной точкой зрения не только некоторых центральных биологических учреждений, но, видимо, и Технического совета Министерства рыбной промышленности СССР» (там же).

По Кузнецову (1953а) гидробиология должна рассматриваться как наука, изучающая «закономерности биологических процессов и их изменчивость под влиянием факторов внешней среды» (с. 538). Основная научная проблема гидробиологии — биологическая продуктивность водоемов. По мнению Кузнецова, отправным пунктом ее решения «служит знание жизнедеятельности водных организмов в определенных условиях их существования» (там же, с. 539). В этом отношении он критикует Зенкевича, почему-то считая, что последний предлагает заниматься не живым организмом, а неопределенным понятием «воды водоемов». Кроме того, Кузнецов считает, что Зенкевич отказывается от экологических исследований в гидробиологии, заменяя их количественным учетом. Кузнецов сообщает, что такой учет «есть не что иное, как механический просчет и взвешивание организмов, добываемых дночерпателем» (там же). По Кузнецову (1953а) такой метод «никаких биологических закономерностей <…> не вскрывает и вскрыть не может» (с. 539–540). Основным пороком его является «метафизичность и неспособность рассматривать явления в их движении, в развитии. То, что выдается здесь иногда за развитие, есть простое механическое перемещение величин в пространстве и времени (*имеются в виду изменения величин биомасс — А.Р.*)» (там же). Далее он продолжает, что «в природе бывают такие явления, когда продукция малой биомассы значительно превосходит по своим размерам продукцию большой биомассы; все дело в темпе жизнедеятельности организмов, составляющих эту биомассу[18]» (Кузнецов, 1953а,

[18] Здесь В.В. Кузнецов не понимает (или намеренно искажает) истинное положение дел. Как раз P/B-коэффициент, введенный в широкую практику Л.А. Зенкевичем, позволяет учесть разное соотношение между продукцией и биомассой и соответственно темп жизнедеятельности организмов. По современным представлениям, суточный P/B коэффициент (удельная продукция) связан с продолжительностью жизни организмов (обобщенная характеристика интенсивности их жизнедеятельности). Так что, критика продукционных воззрений Зенкевича Кузнецовым не имеет научной почвы.

с 40). В свою очередь, темп жизнедеятельности определяется как природой организма, так и условиями его существованиями. В подтверждение своих доводов Кузнецов приводит в качестве аргумента пример с неудачными результатами акклиматизации многощетинкового червя нереиды в Каспийское море (этой акклиматизацией как раз занимался Зенкевич вместе с некоторыми другими коллегами, например, Я.А. Бирштейном). По мнению Кузнецова, вопрос о вселении нового кормового вида был решен только на основе факта низкого отношения биомассы беспозвоночных и уловов рыбы[19]. Отсюда неудивительно, что результаты таких решений вопросов повышения продуктивности водоемов «по Зенкевичу» в практическом отношении оказываются весьма спорными. Кузнецов (1953а) приходит к выводу, что количественный метод формален, порочен, «не дает возможности понять сложные биологические явления и приводит к недопустимым искажениям действительности» (с. 541). По представлениям Кузнецова, ортодоксальные сторонники этого метода оказались в тупике.

По мнению Кузнецова, сейчас и гидробиология в целом оказалась в тупике из-за отрыва количественного учета от качественной специфичности ее объектов. Однако такое состояние не означает, что данное положение искусственно создано кем-либо: оно просто является закономерным следствием исторического развития гидробиологии, которая пришла к необходимости овладения диалектическими методами исследования. Кузнецов (1953а) в этой связи пишет: «Совершеннейшая наивность полагать, как это некоторые делают, что это кризисное состояние намеренно создается очередными претендентами на господствующее положение в нашей науке. Это кризисное состояние представляет неизбежный итог и необходимый этап развития всякой науки…» (с. 542). Кузнецов призывает поскорее его преодолеть.

На этом пути Кузнецов рассматривает количественный метод как пройденный метафизический этап развития гидробиологии. Те же гидробиологи, кто разделяет взгляды Зенкевича и придают количественным методам учета организмов абсолютное значение, забыв о самом организме, «заняв господствующие высоты в науке, по существу тормозят ее дальнейшее развитие…» (Кузнецов, 1953а, с. 543). Кузнецов предлагает применять разработанный им «метод биологического анализа популяции». Раскрывая в докладе сущность этого метода, Кузнецов повторяет сказанное им в статье для «Зоологического журнала» (см. выше). В итоге путем популяционного анализа Кузнецов предлагал анализировать жизнедеятельность организмов в связи с условиями среды.

После заслушивания докладов состоялись прения, в которых выступили Б.П. Мантейфель[20], М.М. Лебедев, П.Л. Пирожников, Л.Г. Виноградов[21],

---

[19] Получается, что Кузнецов смешивает P/B-коэффициент и отношение биомассы беспозвоночных и уловов рыбы.

[20] Мантейфель Борис Петрович (1905–1976) — гидробиолог, специалист в области поведения гидробионтов; доктор биологических наук. Обосновал наличие так называемого «полярного залома» (скопление сельди за счет концентрации планктона в определенных районах океана). О нем см. на сайте ВНИРО: http://www.vniro.ru/ru/vydayushchiesya-uchenye/mantejfel-boris-petrovich (дата обращения: 26.04.2018).

[21] Виноградов Лев Григорьевич (1909–1968) — занимался биологией и зоогеографией промысловых морских беспозвоночных, преимущественно ракообразных, во время дискуссии работал в ТИНРО во Владивостоке; доктор биологических наук.

Л.А. Зенкевич, Н.В. Лебедев[22], В.И. Зацепин, Я.А. Бирштейн (Прения по докладам, 1953).

В этом выступлении Зенкевич дает уже развернутый анализ своих представлений о продуктивности водоемов, к чему его, очевидно, побудили обвинения со стороны Кузнецова. Правда, отправным пунктом для рассуждений Зенкевича послужили противоречия в докладе Карзинкина. В частности, Зенкевич указывает, что Карзинкин просто перефразировал критикуемое им же самим определение понятия продуктивности. В самом деле, нетрудно видеть: формулировка Карзинкина, в сущности, ничем не отличается от формулировки Зенкевича (точнее, общепринятой гидробиологами на тот момент), только первый заменяет «живой организм» «биопродуктом». Зенкевич также особо подчеркивает, что, согласно В.Р. Вильямсу и В.И. Вернадскому, почва и вода водоемов — единственные природные тела, обладающие особым свойством плодородия. В этих представлениях и кроется взгляд на водоем как целое, что отнюдь не означает принятие идеалистической концепции о водоеме как организме высшего порядка. По мнению Зенкевича, Карзинкин делает большую ошибку, настаивая на подходе от организма: «Нужно исходить из организма и среды в их единстве» (Прения по докладам, 1953, с. 562). Неверно также думать, «что Зенкевич взял и отбросил деятельность человека» (там же), как получается из сообщения Карзинкина. Такими утверждениями «Карзинкин совершает преступление для научного работника» (там же). Зенкевич сказал: «Еще 20 лет назад я ввел понятие о потенциальной продуктивности как системе возможных мероприятий, направляемых человеком на повышение, изменение и регулировку продуктивных свойств водоемов» (Прения по докладам, 1953, с. 563). Зенкевич полагает неправильным сужать представления о биологической продуктивности до хозяйственно ценных объектов: «Мы можем говорить, конечно, о рыбопромысловой продуктивности <…>, но биологическая продуктивность вообще должна охватывать все организмы, а не только те, которые представляют интерес для рыбного хозяйства» (там же). Далее: «Думаю, что в круг явлений, изучаемых под названием проблемы биологической продуктивности, мы должны обязательно включить весь круг массовых биологических явлений» (там же). Он предлагает включить в этот круг даже акустические и оптические явления в водоеме. Зенкевич останавливается на задачах гидробиологии. Эта наука должна заниматься биологическим режимом водоемов (подобно тому, как гидрохимия, например, занимается химическим режимом). По мнению Зенкевича, нельзя объединять гидробиологию и ихтиологию, перечеркивая таким образом специфику гидробиологии. В этом выступлении Зенкевич восполнил пробел, допущенный в его докладе, и раскрыл свои взгляды на продуктивность и содержание гидробиологии.

Многие выступавшие в основном поддержали линию рассуждений Карзинкина, а также широко критиковали количественный метод исследования в гидробиологии. Так, Б.П. Мантейфель полагает трактовку продуктивности Водяницким не-

[22] Лебедев Николай Владимирович (1902–1970) — профессор кафедры дарвинизма биолого-почвенного факультета МГУ (1950–1960-е гг.) (по данным: http://letopis.msu.ru/peoples/3749; дата обращения: 26.04.2018); в 1930-е гг. работал на кафедре гидробиологии и ихтиологии МГУ. Тема докторской диссертации — «Биологический метод изучения миграции промысловых рыб». См. также краткий очерк о нем в: Любарский, 2009.

целеустремленной. Он считает, что в течение многих лет разработка вопросов продуктивности носила «расплывчатый, раздробленный характер». Она включала «…и изучение линьки декапод, и температурный режим вод отдельных районов, — одним словом, все то, что относится к воде. При такой постановке исследований эту проблему можно решать 300 лет и все-таки не решить» (Прения по докладам, 1953, с. 555). Он критикует и характер работы гидробиологов, которые рассматривают организм как схему, для которой «отводится просто какой-то сектор в круге биомассы» (там же, с. 556). По его мнению, «это не биология, а статистика». В свою очередь, согласно Мантейфелю: «Биомасса может быть лишь очень отдаленным показателем продуктивности» (там же). Представитель Южкаспрыбвода М.М. Лебедев делает акцент на отставании науки от рыбоводной практики. По его мнению, для скорейшего разрешения практических задач в тематике научно-исследовательских институтов нужно ликвидировать «не актуальные, второстепенные темы». По мнению Н.В. Лебедева из МГУ «…посредством только количественного метода невозможно правильно решить по существу ни одной более или менее важной биологической задачи» (Прения по докладам, 1953, с. 565), в том числе, «для понимания процессов, связанных с продуктивностью водоемов» (там же).

В.И. Зацепин полагает, что установки Карзинкина в отношении практики рыбного хозяйства наиболее правильны, так как позволяют выявить ведущее звено во всеобщей взаимосвязи явлений. Он подчеркивает, что «в проблеме так называемой биологической продуктивности водоемов обычно путают два понятия: первое — это продуктивность отдельных видов и второе — плодородие водоемов» (Прения по докладам, 1953, с. 572). Продуктивность видов с практической точки зрения есть обусловленное естественным отбором «…свойство данного вида к образованию максимально возможного количества органического вещества…» (там же). По Зацепину эту «возможную продуктивность» можно менять, как и наследственность, воздействием внешних условий и подбором. Соответственно продукция или «урожай» — «качественное и количественное выражение продуктивности гидробионтов в результате взаимодействия их обмена веществ с внешней средой в определенных конкретных условиях данного водоема, местообитания, года, сезона и т.д., в результате конкретно проявившихся межвидовых взаимоотношений» (там же). Зацепин считает проблему продуктивности видов несколько иным выражением проблемы динамики численности. В продукции основа — биологические особенности вида, а внешние условия — направляющие, действующие на продуктивные свойства вида в процессе эволюции. Плодородие же водоемов — это итог совместной жизнедеятельности и межвидовых взаимоотношений различных населяющих его организмов, в результате чего создаются определенные условия (в том числе, пищевые и дыхательные) для этой жизнедеятельности. В связи с этим Зацепин призывает «к серьезному изучению физиологии и биологии отдельных форм», выяснению их требований к условиям среды, «выяснению своеобразия единства организма и среды, характерного для отдельных видов» (Прения по докладам, 1953, с. 572). Зацепин предлагает пути «поднятия «урожая» интересующих нас в рыбохозяйственном отношении гидробионтов» (там же, с. 573). Это изменение наследственности организмов и воздействие на саму среду с целью «создания наибольшего «плодородия водоема»» (там же). По его мнению, пища не ограничивает развитие гидро-

бионтов, иначе мы встаем на позицию «теории убывающего плодородия», «давно разоблаченной В.И. Лениным» (там же, с. 575). То есть, Зацепин предлагает достаточно емкое представление о продуктивности, однако, представляется, выдержанное в явном духе лысенкоизма.

На защиту количественного метода в гидробиологии встает Я.А. Бирштейн. Он указывает, что этот метод не сводится только к механическому взвешиванию и просчету: «Заявление о том, что количественный метод оперирует только с количеством, совершенно отвергая качество, основано на недоразумении — сознательном или несознательном» (Прения по докладам, 1953, с. 576). П.Л. Пирожников, исходя из представлений о трофической цепи, критикует Карзинкина: невозможно исключать из малого круговорота веществ организмы только потому, что они не имеют практической ценности. Пирожников разъясняет, что трофическая цепь начинается от биогенных элементов и заканчивается крупными животными, которые либо вылавливаются, либо по отмирании подвергаются разложению в самом водоеме. Бактерии включают вещества распада в новый круговорот. Наши гидробиологи уже давно преодолели идеалистические представления зарубежных авторов, в которых их обвиняет Карзинкин. В частности, это касается отношения к водоему как организму высшего порядка. Пирожников подчеркивает, что заслугой нашей гидробиологии является разработка представлений о продуктивности отдельных экологических групп организмов, широкое внедрение P/B-коэффициента, «что является прямой заслугой Л.А. Зенкевича» (Прения по докладам, 1953, с. 559). Пирожников говорит и о том, что «замечательной чертой» советской рыбохозяйственной науки является широкое рассмотрение вопросов продуцирования. Иногда при такой широте «перегибается палка», «мысль растекается, упускаются основные звенья работы и не дается практически важных и четких выводов» (там же, с. 558). Этими словами Пирожников, как представляется, делает легкий реверанс в сторону Карзинкина.

По окончании прений были заслушаны заключительные слова докладчиков (Заключительные слова докладчиков, 1953). Зенкевич кратко раскритиковал Кузнецова, обвинив его в «необъективности критики» и «чудовищном извращении действительности». Зенкевич указывает, что «…опорочивание моей книги[23] — это опорочивание всей советской морской биологии» (Заключительные слова докладчиков, 1953, с. 578). Относительно нападок Кузнецова на количественный метод, Зенкевич говорит, что он не сводится только к суммарной биомассе, а Кузнецов «нарочито» упрощает суть дела. Кузнецов в ответном выступлении утверждает, что «Л.А. Зенкевич стоит на формальных метафизических позициях прямой количественной зависимости каждого последующего звена биологической цепи от предшествующего» (Заключительные слова докладчиков, 1953, с. 579). По мнению Кузнецова, Зенкевич отказывает гидробиологии в праве заниматься экологией и считает количественный метод всеобъемлющим. Кузнецов полагает, что Зенкевич «сознательно спутал две различных вещи — тупик, в котором оказался формальный метод количественного учета, и достижения всей советской гидробиологии, якобы изложенные им в его монографии» (Заключительные слова докладчиков, 1953, с. 579). Кузнецов спрашивает аудиторию — что выдает Зенкевич за эти достижения? И тут

[23] Речь идет о монографии: Зенкевич, 1947.

же приводит собственный ответ: «Уж не то ли, что в его монографии никак не отражены те изменения в направлении биологических исследований, которые произошли после решительной победы мичуринской биологии? Не то ли преклонение перед иностранными псевдоавторитетами, которое он допускает? (это не пустой упрек!). Преклонение перед буржуазными учеными начинается с предисловия и имеет место на протяжении всего текста» (Заключительные слова докладчиков, 1953, с. 579–580). В подтверждение сказанному Кузнецов приводит пример с рисунками к одной из глав: 27 рисунков из 32 взяты из работ иностранных авторов, при этом даже работы советских ученых взяты из иностранных монографий, а не оригиналов. Кузнецов продолжает: «Это хочет выдать проф. Л.А. Зенкевич за достижения советской гидробиологии?! Думаю, что от такого рода «достижений» мы вправе отказаться» (Заключительные слова докладчиков, 1953, с. 580). Кузнецов упрекает Зенкевича и в отсутствии связи содержания монографии с задачами народного хозяйства. Вновь Кузнецов вопрошает: «имеет ли право Л.А. Зенкевич ставить знак равенства между этой монографией и достижениями советской гидробиологии?» (Заключительные слова докладчиков, 1953, с. 579). По мнению Кузнецова: «Передовая гидробиологическая теория формируется и создается не на формальных принципах количественного учета, а на всестороннем изучении водных организмов» (там же), закономерностей, управляющих жизнью водоема. Вот этой «подлинной советской гидробиологии» и не хочет знать Зенкевич, который, как считает Кузнецов, стоит на позициях 30-летней давности. Кузнецов выносит суровый вердикт: «Будущее не принадлежит проф. Л.А. Зенкевичу и тем, кто разделяет его взгляды. <…> Будущее принадлежит той гидробиологии, которая, овладев диалектическим материализмом, опираясь на вскрытые и понятые закономерности жизни и развития водных организмов, будет управлять ими» (там же). Кузнецов поясняет, что нужно не спешить с теоретическими обобщениями, а накапливать факты. Количественный же метод — это только учет биомассы (по крайней мере, в понимании Зенкевича), вопросы исследования роста и плодовитости — это не количественный метод, а экологические исследования, от которых как раз отказывается Зенкевич.

Карзинкин в своем заключительном выступлении отвечает на заданные ему вопросы. Он полагает правильным наблюдение фотосинтеза планктона и определение его потребности в биогенных элементах: «…нам это знать абсолютно необходимо, если мы хотим управлять процессами» (Заключительные слова докладчиков, 1953, с. 581). Это его ответ на вопрос Г.Г. Винберга о возможности включения изучения фотосинтеза в рыбохозяйственные исследования. Карзинкин указывает, что цель у всех одна (помочь рыбному хозяйству), только идут все разными путями (правильным и неправильным). Неправильно расширять проблему продуктивности, включая в нее вопрос, как рыбы воспринимают звук, а также древоточцев и обрастания, как это предлагает Зенкевич. В заключение Карзинкин называет имена тех ученых, которые, по его мнению, правильно работают (Н.С. Гаевская, Е.В. Боруцкий, В.И. Жадин). Водяницкий призывает обратить внимание на то, что пища не единственный фактор, определяющий численность организмов. Поэтому следовать представлениям К.М. Бэра, который однозначно связывал количество рыбы с пищей, нельзя. Это упрощенчество и идеализм. К тому же, как предостерегает Водя-

ницкий, Бэр был антидарвинистом, и об этом нужно помнить некоторым нашим ихтиологам, «которые хотят быть хорошими ихтиологами и антидарвинистами» (Заключительные слова докладчиков, 1953, с. 586). Водяницкий подчеркивает, что нет вины гидробиологов в том, что мы не умеем добывать ту или иную рыбу, это как раз вина ихтиологов.

В резолюции конференции (Резолюция по докладам…, 1953) были отмечены следующие основные моменты:

1. Продуктивность необходимо рассматривать в рамках социальных отношений. Исходя из этого, существует принципиальное отличие во взглядах на продуцирование в буржуазном и социалистическом обществе. В первом ведется хищническая эксплуатация ресурсов, приведшая к «лженаучной «теории» убывающего плодородия» (с. 598). При социалистическом хозяйстве в условиях плановости осуществляется «увеличение сырьевых ресурсов водоемов путем создания новых источников промысловых богатств и улучшения уже существующих» (там же).
2. Главнейшая роль в разработке проблемы продуктивности принадлежит советским ученым: они «строят новую теорию продуктивности водоемов, отвечающую требованиям социалистического общества» (с. 598). Вместе с тем при такой общей прогрессивной направленности работы, имело место отрицательное влияние «ошибочных метафизических и механистических взглядов иностранных ученых» (там же). В настоящее время: «В процессе овладения передовым учением Маркса – Энгельса – Ленина – Сталина, основываясь на принципах передовой мичуринской биологии, советские ученые успешно изживают имевшие место недостатки и работают над разрешением основных народнохозяйственных задач» (там же).
3. Сущностью проблемы биологической продуктивности является «проблема расширенного воспроизводства хозяйственно значимых водных животных и растений» (там же). Соответственно этому нужно изучать не круговорот веществ и энергии вообще, а пути, идущие «к устойчиво повышающейся хозяйственной продуктивности водоемов на основе глубокого знания происходящих в них биологических процессов» (там же).
4. Изучать продуктивность необходимо с позиции исследования жизнедеятельности «ведущих форм водных организмов в их неразрывном единстве с конкретными условиями среды» (там же). Однако проблемой продуктивности не исчерпывается все содержание гидробиологии. В противном случае планирование научной работы будет нецелеустремленное и расплывчатое, что приведет к ее невыполнению.
5. «Продуктивность — это способность водоемов удовлетворять потребности организмов, имеющих народнохозяйственное значение, это результат жизнедеятельности организмов в условиях среды данного водоема» (там же).
6. В отношении связи продуктивности с плодородием нужно принимать во внимание уровень развития хозяйства. В связи с этим формулировка Л.А. Зенкевича неправильна, так как в ней имеется в виду плодородие как особое свойство воды. На самом деле уровень плодородия меняется в связи с развитием практики хозяйствования.

7. В проблеме продуктивности вопрос питания очень важен, однако он «вовсе не сводится к одним количественным отношениям между пищей и ее потребителями», а нужно учитывать «пищевую ценность и степень доступности отдельных кормовых объектов» (там же).
8. Исключительное значение проблема продуктивности приобретает для вновь возникающих водоемов.
9. Необходимо возобновление работы комиссии по акклиматизации Министерства рыбной промышленности СССР. Эта комиссия должна разработать генеральный план обогащения фауны новыми ценными организмами, особенно во вновь возникающих водоемах.

В целом анализ основных выделенных нами положений резолюции приводит к следующим выводам: она написана в значительной мере в духе лысенкоизма (провозглашение особого значения единства организма и среды, значения пищи, акцент на свойство организма предъявлять требования к среде, отрицание количественных отношений); в тексте отражены идеологические мотивы, характеризующие как определенный период времени (критика влияния зарубежных ученых), так и в целом условия сталинизма (рассмотрение научной проблемы через призму общественных отношений и хозяйственной практики, возвращение к проблеме переделки фауны путем акклиматизации); основной идеей изучения продуктивности объявляется жизнедеятельность массовых хозяйственно значимых объектов.

Заслушанные на конференции доклады очевидно разделяются на две группы. К первой можно отнести сообщения Водяницкого и Карзинкина, представляющие диаметральную противоположность и выражающие принципиально различные точки зрения на методологию изучения продуктивности. Если Водяницкий призывает исследовать всю совокупность связей между организмами, то Карзинкин по-прежнему настаивает на необходимости ограничить круг работы хозяйственно ценным биопродуктом (главным образом, рыбой) и его потребностями. Идеология изучения воспроизводства хозяйственно ценных объектов и отказа от исследований того, что с этим якобы не связано, нашла отражения в резолюции конференции. Можно сказать, что позиция Карзинкина имела в этом документе наиболее полную реализацию (Скадовский, 1955). Также стоит обратить внимание на то, что такой подход разделяли большинство выступивших в прениях. Доклады Зенкевича и Кузнецова представляют как бы другой блок дискуссии. Причем, доклад Зенкевича выдержан в деловом тоне и не касается напрямую основной проблематики дискуссии, а в речи Кузнецова содержатся абсолютно неприкрытые выпады в сторону Зенкевича. В прениях они даже заостряются до личного уровня. При этом с содержательной точки зрения основная критика Кузнецова направлена на количественный метод в гидробиологии, разработанный Зенкевичем. К сожалению, в прениях у такого подхода нашлось немного защитников. Несмотря на это, важно и другое. Подавляющее большинство выступающих не делали серьезных нападок на саму гидробиологию и не предлагали ее «закрыть». Также никто не ратовал за ликвидацию исследований по проблеме продуктивности. Это, как представляется, в значительной мере повлияло на текст резолюции. В нем проблема продуктивности объявлена актуальной и поставлена в связь с практическими задачами реконструкции водоема — создание новых водоемов и акклиматизация гидробионтов. В резуль-

тате принципиальная позиция многих ученых, в частности, Водяницкого (доклад которого был достаточно хорошо принят аудиторией (Водяницкий, 1975)), позволила смягчить ситуацию, созданную статьей Никольского (Заика, 2002). Несмотря на подчас достаточно суровую и обвинительную риторику выступавших, они старались выделить и положительные черты в работе отечественных гидробиологов. Стоит также обратить внимание на выдвинутую на передний план критику конкретной персоны — Зенкевича, хотя и многие выступавшие высоко оценивали его работы и вклад в гидробиологию.

В 1952 г. на страницах «Зоологического журнала» вышла статья Павловского «Об итогах дискуссии по вопросам гидробиологии и ихтиологии» (Павловский, 1952). В этой работе он останавливается на прогрессивном значении полемики. В частности, Павловский (1952) заявляет: «Дискуссия с ясностью показала, что в гидробиологии и в ихтиологии еще держатся механистические представления, отрывающие организм от среды, рассматривающие воздействие ее факторов на организм как односторонние на него влияния и определяющие самый ответ организма на эти воздействия как инадаптивный, случайный ответ» (с. 489). По Павловскому целью дискуссии является «внедрение в гидробиологию и ихтиологию марксистко-ленинской методологии» и приближение этих наук к решению хозяйственных задач, «особенно в связи с реализацией великих строек коммунизма» (там же). Павловский считает, что «перестройка гидробиологии и ихтиологии на основе мичуринского учения» еще «только начата» (там же). Основной вопрос дискуссии — биологическую продуктивность следует рассматривать «не вообще как валовое нарастание биомассы в данном водоеме <…> (проблема круговорота вещества), но применительно к определенному виду или видам водных организмов, являющихся требуемым в народнохозяйственном отношении биопродуктом…» (там же). В свете такой постановки вопроса биопродуктивность водоема должна рассматриваться как функция взаимодействия организмов и среды и формы ведения рыбного хозяйства на водоеме. Такое видение проблемы Павловский противопоставляет теории «убывающего плодородия» и следующего из нее вывода о неизбежности истощения ресурсов водоема. Иная трактовка проблемы продуктивности «как всеобъемлющей проблемы «воспроизводства вещества», «баланса вещества», «трофических уровней», как «воспроизводства продукта для водоема», рассматривающая продуктивность водоема как его абсолютное свойство, является антимарксистской и уводит исследователя от решения конкретных практических задач» (Павловский, 1952, с. 490). Относительно гидробиологии Павловский пишет, что это «экологическая дисциплина, посвященная изучению водных организмов» (там же, с. 492). И далее: «…она должна принять в основу положение мичуринской биологии “о неразрывной связи — единстве — организма и среды, формирующей его и определяющей требования организма к условиям жизни на разных стадиях развития”» (там же; *текст во внутренних кавычках — цитата из резолюции II Киевской экологической конференции 1951 г. — А.Р.*). Он подчеркивает, что нельзя сводить содержание и задачи гидробиологии к продуктивности. По его мнению, гидробиология должна заниматься и проблемами самоочищения воды, разведки рыбы, биоиндикаторами. Если же рассматривать гидробиологию как географическую науку, то она сразу превращается в конгломерат из частей гидрологии и биологии. Вместе с тем, Павловский демон-

стрирует объективно комплексный характер гидробиологии, обусловленный сочетанием методов разных дисциплин.

Статья Павловского, безусловно, написана с позиций лысенкоистских догм (требования организма, стадии развития) и во многом вторила резолюции конференции, а также ставила перед гидробиологией хозяйственные вопросы. При том, что Павловский отстаивает биологический и объективно комплексный характер науки гидробиологии, он еще более четко, нежели это сделано в резолюции, увязывает гидробиологию с сугубо хозяйственными задачами, а проблему продуктивности — с нарастанием биомассы опять-таки хозяйственно ценных объектов.

После этой масштабной дискуссии в научной печати (главным образом, в «Зоологическом журнале») продолжали появляться статьи по обозначенной проблематике (см., например, Никольский, 1954). Они уже не имели такого принципиального значения. Обсуждение поставленных вопросов происходило и на Совещании по проблемам гидробиологии внутренних вод, проходившем в ЗИНе в 1950 г. (Жадин, 1951). На этом Совещании В.И. Жадин высказался категорически против позиции Никольского. Подготовленный им документ из Научного архива ЗИНа (Рижинашвили, 2019а) красноречиво свидетельствует о его четком и принципиальном отношении к необходимости сохранить самостоятельность гидробиологии и проблемы биологической продуктивности. Постепенно все диспуты стали сходить на нет. Политическая обстановка в стране также стала меняться, поэтому результаты подобных идеологизированных обсуждений проблемы уже не могли иметь серьезного накала и, тем более, директивного значения. Вместе с тем, у высказанных идей осталось много приверженцев, и еще одна волна дискуссий прокатилась в начале 1970-х гг. (Никольский, 1970; Пирожников, 1975). Естественно, что эти обсуждения, принимавшие порой достаточно жесткие словесные формы, не имели каких-либо последствий. Объектами обсуждения во всех этих дискуссиях был уже энергетический подход школы Г.Г. Винберга, который критиковали Г.В. Никольский и его сторонники (в особенности, Г.С. Карзинкин, П.Л. Пирожников, затем А.С. Константинов). Критика эта состояла в основном в том, что Винберг и его ученики и последователи уделяют внимание дыханию организмов, тогда как нужно заниматься питанием.

Отметим, что особое значение питания было одним из основных, едва ли не главным, положением доктрины лысенкоизма. Т.Д. Лысенко (1946) писал: «Источником же, материалом, из которого организмы сами себя создают, строят, являются условия внешней среды — пища в широком смысле слова» (с. 337). Согласно пояснениям Л. Грэхема (Graham, 1987), под «пищей» Лысенко понимал такие абиотические условия, как солнечный свет, температуру, влажность воздуха, химические элементы почвы и кормов, газы атмосферы. Но питание и в прямом смысле по Лысенко очень важно. Если говорить о воспитании организма внешней средой, то: «Питание — это тот же воспитатель» (Презент, 1948, с. 52). Через питание согласно Т.Д. Лысенко и И.И. Презенту осуществляется связь организма и среды. Внешнее (условия среды, «пища» в широком смысле слова) ассимилируется организмом и переходит во внутреннее, становится его частью. В отношении питания гидробиологи — сторонники лысенкоизма взяли на вооружение достижения трофологического направления гидробиологии, основанного Н.С. Гаевской (подробнее об этой позиции см.: Трофология водных животных, 1973).

Также критика касалась якобы абсолютизации Винберговским направлением количественных процессов в ущерб качественного своеобразия биологических объектов. Все эти аспекты были продолжением линии, уже развивавшейся в ходе дискуссии 1951 г. В то же самое время, критики были вынуждены постепенно соглашаться с достижениями современной им экологии: с необходимостью изучения экосистем, а не только популяций, применением энергетического подхода (Никольский, 1966).

В целом дискуссия по биологической продуктивности 1951 г., к счастью, не имела тяжелых организационных последствий для развития гидробиологии. Не пострадал даже Л.А. Зенкевич, взгляды и убеждения которого подверглись специальной идеологической проработке, хотя острая критика его тем же В.В. Кузнецовым продолжалась в дальнейшем в печати (Кузнецов, 1953б). Количественный метод в гидробиологии Кузнецов назвал «остатками формализма в биологии». Глубоко принципиальная позиция В.А. Водяницкого также не привела к серьезным негативным последствиям для него. Упразднить саму гидробиологию не удалось, хотя перевод проблемы продуктивности в сугубо хозяйственное русло был вполне реален. Но в конце 1951 г. начали снова (как и сразу после войны) проявляться слабые антилысенкоистские тенденции. Именно в это время под флагом борьбы с космополитизмом началось изгнание И.И. Презента с занимаемых им постов, а в 1952 г. начался и новый раунд борьбы с лысенкоизмом (Колчинский, 2015). В 1953 г. со смертью И.В. Сталина тоталитарные позиции стали потихоньку ослабевать. Вместе с тем, идеология лысенкоизма и мичуринской биологии сохранялась еще до середины 1960-х гг. В течение всех 1950-х гг. статьи, выдержанные в соответствующем духе, активно использовали пространство отечественной научной периодики.

Анализируемая дискуссия носила все черты подготовленного сценария расправы с определенным направлением в науке (как до этого в генетике, физиологии, цитологии). В данном случае, в качестве такого направления избрано количественное изучение системы процессов новообразования и круговорота органических веществ и биогенных элементов. Представителем такого направления, а, значит, основной критикуемой фигурой, был объявлен Л.А. Зенкевич. Поводом послужили объективные проблемы гидробиологии, связанные с ее все еще слабой дифференциацией от многих смежных биологических и небиологических дисциплин, которые составили основу дискуссии 1936 г. В качестве фигуры науки прошлого, которую можно рассматривать как провозвестника идей продуктивности, пытались выдвинуть имя К.М. Бэра (по аналогии с именами Ч. Дарвина, И.В. Мичурина, И.П. Павлова). Площадкой для столкновения послужила конференция по практическим, рыбохозяйственным, вопросам. Таким путем в стране господствовавшей агробиологии можно было обвинить науку в отрыве от прикладных задач со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Очень важно, что именно в ходе анализируемой дискуссии ученые-гидробиологи дали достойный и очень сильный отпор лысенкоизму. Для этого они использовали ту же идеологию. Эта дискуссия не имела аналогов по уровню проявленной биологами бескомпромиссности и словно бы послужила полигоном для отработки всеми учеными тактики борьбы с идеологией (Заика, 2002). Надо отдать должное многим гидробиологам (в особенности, конечно, В.А. Водяницкому), которые и в печати, и в устных выступлениях встали на принципиальную позицию и постарались

показать важность и сущность продукционных исследований. Мнение Г.В. Никольского стали оспаривать с позиций мичуринской биологии, провозгласившей единство организма и среды. С этой точки зрения нанести удар по позиции Никольского было не так трудно. Он объявил исследование динамики численности стада рыб как единственно верный путь изучения продуктивности. Это открывало возможность для обвинения его в отрыве организма от среды. Такой возможностью и не преминули воспользоваться гидробиологи, не стеснявшиеся, как и их оппоненты, жестких выражений и серьезных обвинений. На основе критики взглядов Никольского вышел ряд статей, которые позволили смягчить, если не отвести, предъявленные им обвинения. В результате благоприятная (для гидробиологии) почва для последующей дискуссии на конференции оказалась уже подготовлена.

Сами биологи в ходе и результате дискуссионных выступлений очно и в печати научились активно бороться за свои идеи и эффективно противостоять своим оппонентам. В 1952 г. вышла монография одного из главных участников дискуссии Г.С. Карзинкина «Основы биологической продуктивности водоемов» (Карзинкин, 1952). Разумеется, в ней нашли развитие те утилитарные взгляды на продуктивность, которые автор отстаивал в статье и докладе по дискуссии. Справедливости ради нужно заметить, что определенную ценность в этой монографии представляет выполненный автором исторический обзор исследований по продуктивности, а приведенные им количественные материалы по питанию и усвоению пищи рыбами не утратили своего значения до настоящего времени. Уже на следующий год на эту монографию вышла критическая рецензия Л.А. Зенкевича (1953а), а в 1954 г. — В.И. Жадина (Жадин, 1954). Оба автора, Зенкевич и Жадин, протестовали против публикации текста рецензии Т.Б. Берлянда (1954), которая была положительной (АРАН. Ф. 1752. Оп. 1. Д. 277. Л. 1–3). Журнал «Бюллетень Московского общества испытателей природы» («Бюллетень МОИП»), где С.Н. Скадовский был членом редколлегии, отклонил статью Г.В. Никольского (АРАН. Ф. 1752. Оп. 1. Д. 281. Л. 1). С большими организационными сложностями и «неофициальным противодействием» прошла защита докторской диссертации одного из главных критиков Л.А. Зенкевича В.В. Кузнецова и утверждение его в степени во второй половине 1950-х гг. (Смирнов, Хлебович, 2015). В 1955 г. вышла монография С.Н. Скадовского «Экологическая физиология водных организмов», которая по своей сути является первым курсом продукционной гидробиологии (Скадовский, 1955). В ней автор, делая реверансы в сторону еще занимающего позиции лысенкоизма и итогов дискуссии 1951 г., оценивая их как плодотворные, проводит равноправный анализ всех направлений гидробиологических исследований. В частности, он высоко оценивает экспериментальный энергетический подход Г.Г. Винберга.

В отличие от дискуссии 1936–1937 гг., научное содержание описанной дискуссии 1950–1952 гг. вокруг проблемы продуктивности носило маргинальный характер. Маргинальность эта заключалась в отсталости представлений о продуктивности, которые развивал Г.В. Никольский и его сторонники. На тот момент в мировой экологии и гидробиологии потихоньку занимал ведущее положение экосистемный подход. В центре внимания оказалась жизнедеятельность экосистемы как целого, ее метаболизм (Golley, 1993). В рамках такого системно-энергетического мышления исследование условий воспроизводства хозяйственно ценной биомассы про-

мыслового объекта само по себе не могло иметь научного значения. Общие рассуждения о «биологических процессах» в водоеме и «жизнедеятельности организмов», предлагавшиеся резолюцией конференции, не могли заменить реального содержания сложной проблемы. Лишь немногие в дискуссии, например, П.Л. Пирожников, осмелились упомянуть об интенсивно развивающемся трофодинамическом подходе. Интересно, что сам Пирожников впоследствии примкнул к лагерю Г.В. Никольского.

Таким образом, спор участников дискуссии о том, что нужно изучать в первую очередь, водоем или организм, адаптации гидробионтов или круговорот веществ, промысловые объекты или микроорганизмы, и т.д., не имеет научного смысла. Можно сделать вывод, что дискуссия 1951 г. по своему содержанию в отношении исследований продуктивности носила в большей степени идеологический характер, нежели имела реальную научную подоплеку. Несмотря на такую идеологическую сущность, некоторые проблемы, касающиеся содержания и задач гидробиологии, поднятые в ходе дискуссии, были вполне объективными. Указание Г.В. Никольского на «конгломератность» гидробиологии не лишено оснований. К сожалению, до сих пор многие гидробиологические исследования часто ограничиваются только количественным учетом водной фауны и флоры и «комплексным» описанием водоема разными специалистами. Прав Никольский и в отношении того, что популяционным исследованиям гидробионтов (изучение «стад» в его терминологии) не было уделено достаточно внимания. В настоящее время это в значительной мере преодолено, однако на момент дискуссии такого рода работ было, действительно, немного (это отметил в своем выступлении В.А. Водяницкий). Участник дискуссии В.В. Кузнецов предлагал вполне удовлетворительную с современных позиций систему биологического анализа популяций.

Нужно сказать, что факт участия Г.В. Никольского в анализируемой идеологической дискуссии нисколько не умаляет его заслуг как крупного и общепризнанного специалиста в области популяционной структуры рыб, имевшего международный авторитет (Любарский, 2009). Его переписка, хранящаяся в Архиве РАН (АРАН. Ф. 1752. Оп. 1), свидетельствует и о том, что он помогал очень многим биологам, в том числе, ранее репрессированным (например, В.С. Ивлеву и Э.А. Бервальду). Поведение этого ученого — еще один яркий пример непростой и трагической ситуации, сложившейся в советской биологии в эпоху господства культа личности.

Особо нужно остановиться на отношении гидробиологов и вообще биологов к количественному методу исследований. Это касалось и их взгляда на продуктивность. Вообще говоря, отрицательное отношение многих к статистическим методам и вообще к числовым показателям — не только дань идеологии. Очень большое количество ученых искренне считали, что применение математики в биологии ничего не дает, так как не раскрывает истинной сущности биологических явлений. Так, известный зоолог Б.С. Кузин в 1950-е гг. писал: «Качественное и индивидуальное — самое существенное в живом организме. Экологи же интересуются количественным и массовым. Читая в современных биологических журналах статьи о продуктивности водоемов, о биомассе, о биотическом потенциале и т.п., я удивляюсь, почему их авторы кандидаты и доктора биологических наук, а, например, не экономических…» (СПбФ АРАН. Ф. 1077. Оп. 1. Д. 2. Л. 7). И далее: «В современ-

ной гидробиологии тщательные определения так называемой продуктивности водоемов на практике оказываются почти бесполезными. Ибо биомасса — понятие, существующее только в формулах, написанных на бумаге. В реальных же водоемах живут конкретные виды организмов, каждый со своими биологическими особенностями… Учесть динамику численности каждого члена всех биоценозов водоема порознь и во взаимосвязи со всеми другими — задача практически неразрешимая. В результате очень сложное определение безликой биомассы дает меньший практический эффект, чем простая глазомерная оценка опытного рыбака» (Там же. Л. 138–139). Примечательно противопоставление «определение биомассы – оценка рыбака». Приведенные цитаты особенно ценны в свете того, что автор писал этот текст для себя, «в стол», поэтому ему не нужно было стараться подгонять содержание под идеологию. Такое неприятие математических методов биологами стало одной из серьезных опор лысенкоистов и в генетике, в первую очередь, но и в гидробиологии. Данный факт вскрывает основу негативного отношения к количественным продукционным исследованиям. Это объясняет также, почему противоречия не изживались так долго, и то обстоятельство, что отдельных лысенкоистских взглядов придерживались многие ученые. Так что, слова И.И. Презента об «узурпации биологических явлений математическими методами», сказанные еще в 1934 г., были созвучны убеждениям многих.

Развитие гидробиологии и продукционной гидробиологии, в частности, в последующие годы не пошло по линии изучения исключительно воспроизводства хозяйственно ценных видов. Уже даже прикладные работы ближайших лет (Г.Г. Винберг, В.И. Жадин, И.В. Баранов), связанные с удобрением прудов, показали необходимость изучения первичного продукционного звена в водоеме (Винберг, Ляхнович, 1965), а не только рыб. Весьма показательно, что Жадин, поначалу отрицавший основное значение измерения первичной продукции, в 1960-е гг. пришел к осознанию его необходимости (Жадин и др., 1961). В 1960-е гг. продукционные исследования были вовлечены в разработку проблемы самоочищения водоемов от все нараставшего уровня промышленного загрязнения (Винберг, 1969).

Все сказанное о бурном развитии гидробиологии в 1950–1960-е гг., в период восстановления биологии от лысенкоизма, доказывает как существовавший высокий уровень исследований, так и большую стойкость ученых в отношении навязываемых догм. Гидробиологию в 1951 г. не удалось сделать опорой лысенкоизма и «служанкой ихтиологии». Более того, последняя из серии дискуссий после сессии ВАСХНИЛ имела очень глубокое значение: позиция гидробиологов дала надежды и шанс на восстановление всей биологии в целом.

Глава 6. ТЕОРИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ В.И. ЖАДИНА: КОГНИТИВНЫЙ И ИДЕОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ

1. Профессор В.И. Жадин и его исследования фауны рек в связи с гидротехническим строительством

Владимир Иванович Жадин известен, прежде всего, как специалист по фауне рек, систематике и изменчивости пресноводных моллюсков, а также как исследователь водохранилищ (Кутикова, Алимов, 2012). Он был ученым с мировым именем. О международном признании заслуг Жадина свидетельствует награждение его в 1965 г. медалью Э. Науманна, присуждаемой Международным обществом (ассоциацией) теоретической и прикладной лимнологии (Жадин был вице-президентом общества). В тексте диплома, в частности, сказано: «…профессору В.И. Жадину, вице-президенту Ассоциации, редактору «Жизни пресных вод СССР», за его выдающиеся работы в области исследования искусственных водоемов и рек и по моллюскам» (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не обработан). Вместе с тем, Жадин имел достаточно скромный статус в СССР. Например, он не был членом АН СССР, а только заслуженным деятелем науки РСФСР. С 1934 г. практически до конца жизни Жадин работал в Зоологическом институте АН СССР. Здесь большую часть указанного периода он возглавлял сначала отдел гидробиологии, а затем выделенную из него лабораторию пресноводной и экспериментальной гидробиологии, существующую и поныне. В настоящее время достаточно активно цитируются работы Жадина в области малакологии. При этом, как правило, остаются «в тени» его научные заслуги как гидробиолога.

Жадин родился и вырос в городе Муроме, расположенном на берегах одной из крупнейших российских рек — Оки (здесь и далее, если не оговорено особо, биография излагается по воспоминаниям самого ученого: Жадин, 1991). Еще в детские и подростковые годы Владимир совершал вместе со своими сверстниками экскурсии в природу, собирал различные коллекции. В Муромском реальном училище, где он учился, подростки организовали кружок любителей естествознания (Чернышев, 2009). В 16-летнем возрасте Владимир принял участие в организации планктонных сборов в Оке в районе Мурома по просьбе А.Л. Бенинга.

Свою научную работу Жадин начал еще в дореволюционное время. Так, в 1915 г. по заданию Московского земства он занимается распространением моллюска *Lymnaea truncatula*, имеющего практическое значение как промежуточного хозяина трематоды *Fasciola hepatica*. Жадин обучался (с перерывами, связанными с мобилизацией в армию) в Казанском и Московском университетах, а начал высшее образование в университете А.Л. Шанявского, где слушал, в том числе, лекции Н.К. Кольцова. Лекции по гидробиологии он слушал в Петровской (Тимирязевской) сельскохозяйственной академии, в которой их читал С.А. Зернов. В 1920-е гг. после пе-

рипетий Первой мировой и Гражданской войн Жадин на организованной при его участии Окской биологической станции поставил систематическое изучение разнотипных малых водоемов, связанных с Окой. Под руководством Жадина изучалась их флора и фауна, а также изменчивость видов беспозвоночных. Излюбленными объектами Жадина в отношении проблемы изменчивости видов были моллюски (как двустворчатые, так и брюхоногие). В основном он занимался описанием и анализом морфологической изменчивости их раковины. Этот анализ проводился, в том числе, с использованием приемов статистической обработки (в основном, одномерная статистика с подсчетом и сравнением средних). Вероятно, в этом проявлялось некоторое влияние крупного популяционного генетика С.С. Четверикова, преподававшего Жадину биометрию в Московском университете. Однако «математизация» в работах Жадина не была ярко выраженной. Для целей нашей работы важно, что, как пишет сам Жадин (1991): «уже первое знакомство с многочисленными пойменными водоемами, образованными рекой Окой при изменении русла, выдвинуло перед станцией интересную задачу — изучение закономерностей генезиса населения пойменных водоемов в связи с их геологическим генезисом» (с. 20).

В последующие годы вплоть до перехода Жадина на работу в Ленинград, в Зоологический институт АН СССР, в 1934 г., им и под его руководством на Окской биологической станции[24] продолжалось качественное и количественное изучение фауны разнотипных водоемов. Разумеется, при этом проводились и гидрохимические наблюдения. Как Жадин (1991) сам пишет в своих воспоминаниях: «За первые 15 лет существования Окской биологической станции было исследовано много рек, затонов, запруд и озер (Клязьма и ее притоки в районе г. Владимира и Вязников, Ока и Волга в районе Горького, верховья Камы и Вятки, пруды Омутнинского района, Пустынские и Марийские озера)» (с. 35). В результате всех этих работ в руках Жадина накапливалось большое количество материала, которое позволяло ему, например, провести типологию рек и других водоемов (в том числе, искусственных) по качеству воды. Это было особенно важно, так как решавшиеся им в ходе экспедиций задачи имели выраженную прикладную направленность. В основном это проблема водоснабжения городов. В ходе так называемой Омутнинской экспедиции 1932 г. исследовались вопросы организации водного хозяйства в связи со строительством второй пятилетки. В частности, выяснялись «возможные изменения качества воды в случае запруды рек» (Жадин, 1991, с. 37).

Таким образом, к началу 1930-х гг. в научной деятельности Жадина явно оформилась «речная» проблематика. Его интересовали закономерности преобразования фауны (прежде всего, донной) и химического режима участков рек при переходе от естественного, ненарушенного человеком состояния, к запрудам, образовавшимся вследствие возведения плотин. Это вполне отвечало задачам научных исследований в условиях индустриализации. Очевидно, что Жадин сумел понять веление времени. Отчасти ему помогала необходимость решения практических задач, которые ставили перед ним хозяйственные органы того региона, где он работал. Впро-

[24] В 1933 г. при организации Горьковского гидрологического института станция вошла в состав вновь образованной Новинской комплексной станции этого института. В 1934 г. Горьковский институт вошел в состав Государственного гидрологического института в качестве его Волжского филиала (РГАЭ. Ф. 8061. Оп. 2. Д. 387); филиал ныне не существует.

чем, эта ориентация на практику проявилась, как сказано ранее, с самого начала научной деятельности Жадина (работы по фасциолезу). Всестороннее и многолетнее исследование одной крупной реки (Оки), участки которой естественно отличаются по своему режиму и составу населения, позволяло ему уверенно прогнозировать изменения, происходящие при искусственном (техническом) вмешательстве в сообщества разных рек.

Все эти результаты Жадину представилась возможность доложить на известной Фаунистической конференции 1932 г. Для Жадина она станет первым шагом на пути к дальнейшей блестящей научной работе уже в Зоологическом институте РАН. Впоследствии он вспоминал, что конференция послужит «толчком для моего переезда в Ленинград» (Жадин, 1991, с. 33).

Жадина, как уже отмечалось, пригласил выступить с докладом его учитель С.А. Зернов. Тема доклада Жадина: «Биоценотическое и фаунистическое исследование районов и их биотопов в связи с хозяйственными работами, изменяющими условия существования водных животных» (Фаунистическая конференция, 1934). В бригаде по подготовке доклада под его руководством работали ихтиолог М.И. Тихий, гидробиологи Д.Е. Белинг, Г.И. Долгов, Г.Ю. Верещагин, эколог В.В. Станчинский. В этом докладе Жадин признавал невиданную быстроту темпов социалистического изменения лика природы. Он воспел «колоссальное соцстроительство», которое «гигантскими шагами изменяет географическое лицо СССР» (Фаунистическая конференция, 1934, с. 33). В другом месте доклада говорится: «Все дореволюционное строительство России, а также строительство первых лет советской власти не могут итти ни в какое сравнение со строительными размахами первой пятилетки и особенно с грандиозными наметками второй пятилетки» (там же, с. 34). Здесь же он, словно между прочим, говорит, что «в водоемы поступают разнообразные сточные воды» (там же, с. 33). Жадин констатирует малое количество работ, исследующих вопросы влияния инженерных работ на фауну («фаунистическое и биоценотическое лицо») водоемов. Он делает акцент на необходимость планового начала в гидробиологической работе и увязки научной пятилетки с хозяйственными задачами. Он ратует за изучение проблем, которые приносит природе гидротехническое строительство (уменьшение количества планктона, затруднения для размножения проходных рыб, заболачивание, понижение уровня воды) и намечает пути их решения (например, заселение в запруды быстрорастущих пород рыб). В содержании доклада ощущается его обеспокоенность природоохранными проблемами, которая выражается, учитывая идеологическую обстановку, очень искусно и осторожно. Отдельной частью доклада, хотя она специально и не выделяется автором, идут результаты собственных наблюдений и учетов. Так, говорится (впрочем, довольно схематично и абстрактно) об изменениях в качественном и количественном составе фауны на разных по гранулометрическому составу типах грунта. Это увязывается с запруживанием рек плотинами, ниже которых происходит выпадение взвешенных частиц и заиливание дна. Рассматривает он и зоогеографическую проблематику, обращая внимание на расселение видов по сооружаемым каналам.

Доклад Жадина был встречен с большим одобрением. Среди участников обсуждения был И.И. Презент, который констатировал, что доклад является ответом на запросы пятилетки. Жадин завершил свое выступление в конце прений словами о

том, что «фаунисты должны работать в тесной увязке с промышленностью. Это является тем путем по которому мы должны итти, именно путем, по которому поведет нас коммунистическая партия» (Фаунистическая конференция, с. 47). Все предложения Жадина были включены в резолюцию, принятую по итогам работы конференции. В резолюции основной задачей гидробиологических исследований было провозглашено «составление прогноза по биологическому использованию всех категорий хозяйственных сооружений для целей рыбного хозяйства, водоснабжения и т.п., а также выработка способов преодоления всех затруднений, вызываемых сооружениями» (там же, с. 48).

Таким образом, сообщение Жадина становится программным и для всей гидробиологии, и для работ самого Владимира Ивановича.

В полной мере реализовать свои идеи, апробировать полученные им выводы, можно было, лишь расширив круг объектов изучения — рек различных географических зон. Это оказалось возможным с переходом Жадина по приглашению Зернова на работу в Зоологический институт. Здесь Жадин на новом уровне разворачивает изучение фауны рек и водохранилищ в связи с гидротехническим строительством. Его задача — «установление общих закономерностей явления», которая должна решаться «на реках и водохранилищах в различных географических ландшафтах», ведь: «В зависимости от географических (в широком смысле этого слова) условий воздействие гидротехнического строительства на режим водоемов, а тем самым и на их фауну, сказывается далеко не одинаково» (Жадин, 1940б, с. 527). По мнению Жадина: «При изучении воздействия гидротехнического строительства на фауну рек мы различаем два исследовательских этапа. Первый этап — исследования до сооружения плотины: исследование реки с неизмененным режимом, исследование водоемов речной поймы, исследование территории, предназначенной к затоплению. Второй этап — исследование водохранилища после окончания строительства, исследование реки ниже плотины…» (там же).

В течение 1930-х гг. он совершает многочисленные экспедиции по крупным рекам и речным системам различных ландшафтов СССР. Все они в той или иной степени затронуты гидротехническим строительством: на них либо существуют водохранилища, либо они проектируются. В 1934 г. Жадин с сотрудниками отправляется на такие разные реки, как Днепр, Кура, и Волхов. Как сам он пишет: «Днепр был обследован нами как в районе с неизменным режимом (в районе выше Киева), так и на большом протяжении от Днепропетровска до Запорожья, находящемся под воздействием плотины Днепрогэса имени Ленина» (Жадин, 1940б, с. 542). Кура была обследована в районе водохранилища ЗаГЭСа. В 1935 г. Жадин проводит исследование фауны рек Рион и Занга на Кавказе, в том числе, в районе плотины РионГЭСа. Жадина поразила разница в разнообразии животного населения рек различной прозрачности. В следующем 1936 году Жадин совместно с сотрудниками Всесоюзного института озерного и речного рыбного хозяйства[25] работает на реках Валдайской возвышенности и Кольского полуострова. В 1939 г. он включается в решение проблемы «Большой Волги» — создание системы водохранилищ на крупнейшей реке европейской части СССР.

[25] Ныне Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга (ГосНИОРХ) в составе ВНИРО.

В результате всех этих экспедиционных работ у Жадина накапливается колоссальный по объему материал по качественному и количественному составу фауны разнотипных рек и их участков. «Таким образом мы охватили своими работами реки самого различного широтного положения, от крайнего юга СССР до Заполярья», — пишет Владимир Иванович (Жадин, 1940б, с. 545). Он продолжает: «Географическое положение исследованных нами рек самое различное. Мы имеем группу южных горных рек Закавказья (Рион, Кура, Занга), реки русских равнин (Днепр, Ока), северо-западные озерные (вытекающие из озер) реки (Волхов, Явань, Пестовка, Валдайка), заполярные озерные реки (Варзуга, Вяла, Муна)» (там же, с. 722). Всего Жадиным с сотрудниками было собрано «свыше тысячи проб бентоса и несколько тысяч проб планктона» (там же, с. 545). С одной стороны, это существенно дополняет начатое им еще на Оке. С другой стороны, собранный материал дает ему возможность установить общие закономерности преобразования и смены донных речных биоценозов. Ведущим фактором в этом процессе Жадин признает накопление взвешенных и влекомых речной водой наносов, которое в крайнем своем варианте приводит к заиливанию. Наиболее ярко эта идея вырисовывается у него по результатам работы на реках Рион и Занга в 1935 г. Он пишет, что сам со своими спутниками наблюдал «богатство жизни в прозрачных ручьях, впадающих в Рион, и сравнительно бедную фауну в самом Рионе» (Жадин, 1991, с. 43), воды которого отличаются крайне высокой мутностью. Далее оказалось, что на дне Рионского водохранилища, в котором «ноги наши погружались в ил выше колен», «органическая жизнь отсутствует» (там же). Жадин заключает: «Взвесь, непрерывно выпадающая из мутной воды, не позволяет фауне развиться» (там же). А вот тот же самый ил, образующийся при осаждении взвеси, в пределах Колхидской долины, где скорость течения Риона замедляется, образует плодородные почвы, которые активно засевает местное население. На камнях прозрачноводной Занги Жадин констатировал «богатую и весьма разнообразную фауну из личинок насекомых, рачков, моллюсков, червей» (Жадин, 1991, с. 44). По Жадину (1940б): «Взвешенные вещества, которые несут в своей воде реки, отражают в себе особенности геологического строения водосборной площади, характер почв и хозяйственной деятельности на них человека…» (с. 727). Впоследствии Жадин будет очень детально анализировать вопросы эрозии почвы и изложит их в отдельной статье (Жадин, 1946б). Однако Жадин отчетливо понимает, что взвесь появляется в воде не только в результате вымывания веществ с водосбора и размывания берегов, но и в результате автохтонных процессов (наличие частей живых организмов, их экскрементов). Так, в одном участке Оки он наблюдал, что наносы состояли из экскрементов животных. Значение взвешенных веществ в жизни гидробионтов диаметрально противоположно. Прежде всего, это источник пищи, но только в случае, если частицы взвеси имеют органическую природу. В то же самое время понижение прозрачности, обусловленное большой концентрацией взвеси, ухудшает световые условия, препятствуя проникновению световой энергии. Аккумуляция органических взвешенных веществ в составе донных отложений (заиливание) приводит к ухудшению кислородного режима, а, значит, условий дыхания водных животных. Минеральная взвесь механически забивает сифоны двустворчатых моллюсков и вызывает у них так называемое «изнурительное слизеотделение».

Жадин обозначает донные биоценозы по характеру субстрата и отношению к скорости течения. Он полагает, что эти факторы играют ведущую роль в отношении распределения фауны. Им выделены литореофильный (биоценоз каменистого грунта при высокой скорости течения), фитореофильный (биоценоз зарослей в условиях высокой скорости течения), псаммореофильный (биоценоз песка при высокой скорости течения), пелореофильный (биоценоз ила при высокой скорости течения), пелофильный (биоценоз ила в условиях стоячей воды), и фитофильный (биоценоз зарослей в стоячей воде) биоценозы. Как отмечает Жадин, эта классификация в значительной мере разработана его женой и сотрудницей Е.С. Неизвестновой-Жадиной (1937). Наиболее важно то, что Жадин ставит вопрос о происхождении фауны рек, рассматривая соотношение первичноводных и вторичноводных организмов. Реофильные компоненты биоценозов относятся в основном к первичноводным организмам, тогда как организмы стоячих вод — к вторичноводным.

Жадин прослеживает состав фауны водоемов в ряду их преемственных превращений (генезиса). Удобнее всего для него это оказалось проиллюстрировать на примере водоемов, имеющих или имевших разную степень связи с руслом реки. По мере уменьшения скорости воды в водоемах и их обмеления реофильные биоценозы вытесняются пелофильным и фитофильным. Таким образом, по мере нарастания аккумуляции происходит сукцессия донных биоценозов от первичноводного комплекса видов к вторичноводному.

Накопленный материал и полученные выводы позволяют Жадину, во-первых, разработать принципы прогноза водохранилищ. Разбор данных принципов выходит за рамки тематики этой книги. Для наших целей важно, что режим водохранилища рассматривается как производный от ландшафта всего водосбора (Жадин, 1940б). Во-вторых, Жадин формулирует свою теорию биологической продуктивности водоемов.

2. Теория биологической продуктивности водоемов

Рассматривая проблему продуктивности водоемов как часть процессов круговорота органических веществ в них, Жадин предлагает обозначать процессы накопления этих соединений термином «аккумуляция». В аккумуляции он видит основу взаимосвязи водоема и водосбора: «Реки различных географических ландшафтов имеют и различное выражение процессов аккумуляции» (Жадин, 1940б, с. 946).

Однако Жадин подчеркивает, что продукция исчисляется по приросту биомассы живых организмов. Именно гидробионты по Жадину (1940б) определяют «степень количественного совершенства и качественной ценности накопления органических веществ», которые являются «прежде всего функцией видового (или группового) состава животного (и растительного) населения» (с. 946). Он указывает, что при одинаковом уровне аккумуляции характер продукции может быть разным «в зависимости от состава фауны и флоры, усваивающей аккумулируемые органические вещества» (там же). То есть, животные и растения («бионты» по терминологии Жадина) «обеспечивают» использование поступающих в процессе аккумуляции ресурсов органических веществ («органической пищи»). Таким образом: «Обеспеченность водоема

или какого-либо его участка животными (в другом случае и растительными) организмами, *отвечающими* по своей экологической природе *условиям существования* в нем, я называю *биоэкологической обеспеченностью*» (там же, с. 947). Эта обеспеченность (состав фауны и флоры конкретного водоема) есть результат, с одной стороны, адаптации организмов к условиям водоема, а, с другой стороны, биогеографической истории региона и акватории. Таким образом, по мнению Жадина, организм и среда соответствуют друг другу, организм «отвечает» среде.

На пути построения своей теории продуктивности Жадин формулирует правило продуктивности. Согласно этому правилу, продуктивность водоема есть функция аккумуляции органических веществ в нем и его биоэкологической обеспеченности. Однако задача Жадина глубже. В условиях планового хозяйства ему необходимо заниматься «выработкой способов управления продуктивностью» (Жадин, 1940б, с. 944). Нужно суметь объяснить и направить продукционный процесс. Для этого надо проследить, как конкретно зависит биомасса донных животных от уровня аккумуляции и числа видов. Жадин предлагает диаграмму, иллюстрирующую эту триединую связь, и формулирует правило продуктивности (рис. 3). При низком уровне аккумуляции и численность, и биомасса организмов невелики. Рост аккумуляции приводит к расширению видового богатства и нарастанию биомассы, причем довольно резкому. Дальнейшее усиление аккумуляции ведет к сокращению видового разнообразия, однако нарастание биомассы до некоторой критической точки продолжается, хотя и идет несколько медленнее. При еще большем и резком усилении процессов аккумуляции происходит неуклонное снижение биомассы. В итоге наивысшая биомасса (наивысшая степень продуктивности) наблюдается при достаточно низком количестве видов. Таким образом, оптимум численности и оптимум биомассы не совпадают. Жадин (1940б) комментирует эти закономерности следующим образом: «При умеренной аккумуляции органических веществ, способствующей расширению биоэкологической обеспеченности биоценоза, происходит возрастание биологической продуктивности, вследствие вовлечения в процесс продуцирования большего количества экологически разнородных элементов; при некотором увеличении степени аккумуляции, влекущем за собой уже уменьшение биоэкологической обеспеченности, возрастание биологической продуктивности продолжается, но происходит за счет повышения интенсивности роста или размножения отдельных компонентов биоценоза; при переходе же степени аккумуляции через некоторую критическую точку, обусловливающую дальнейшее уменьшение биоэкологической обеспеченности, следует понижение биологической продуктивности, доходящей в случае гипераккумуляции до нуля» (с. 949). Таким образом, Жадиным применительно к продукционному процессу вскрыты две важнейшие экологические закономерности. Во-первых, приводимая им диаграмма является иллюстрацией общего принципа оптимума. Таким образом, для получения системы с максимальной продуктивностью важно выбрать такой оптимальный уровень аккумуляции, который будет обеспечивать наиболее высокую продукцию (на самом деле, биомассу, но Жадин, как видно, рассматривал биомассу и продукцию как синонимы). Во-вторых, наибольший уровень продуктивности возможен лишь при невысоком уровне разнообразия, в относительно простых маловидовых сообществах. Когда видов мало, их популяции могут наращивать свою биомассу за счет интен-

сивного роста и размножения, так как отсутствуют конкуренты. Ныне эта закономерность хорошо известна: наибольшую продуктивность следует ожидать именно в монокультуре (моновидовое сообщество), а не в поликультуре (Алимов, 1989).

Как следует из текста главы Жадина, в которой излагается его теория, именно правило аккумуляции с поясняющим его графиком служат собственно содержанием теории продуктивности. По крайней мере, далее не встречаются какие-либо отдельные формулировки или специально выделенные положения. Все последующие разъяснения служат уточнению приложения разработанных представлений о продуктивности применительно к теории гидробиологии и практике водного хозяйства. Строго говоря, теорией можно считать совокупность неких систематически изложенных общих положений, характеризующих взгляды на закономерности процесса или явления с единой точки зрения. Однако я вынуждена придерживаться терминологии Жадина: заключительная глава в монографии «Фауна рек и водохранилищ» называется «Теория биологической продуктивности водоемов». Сам автор книги, как видно из ее текста, также считает свои взгляды теорией.

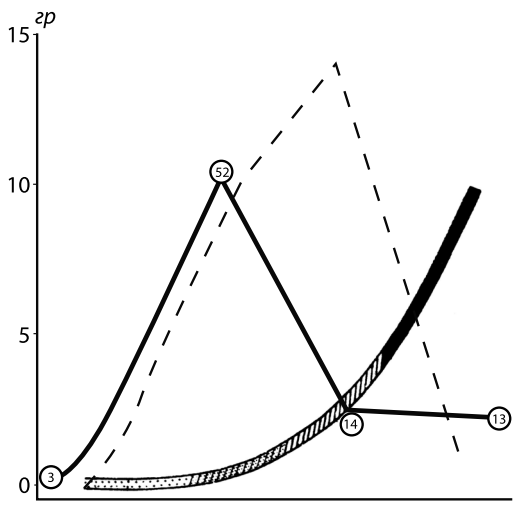


Рис. 3. Диаграмма, иллюстрирующая основу теории (правила) биологической продуктивности — принцип аккумуляции и биоэкологической обеспеченности (из: Жадин, 1940б). На оси абсцисс — количество видов, на оси ординат — масса (аккумулирующихся веществ или организмов). Биомасса — пунктирная линия, биоэкологическая обеспеченность (число видов) — сплошная линия, аккумуляция — толстая линия. Числа в кружках автором не объяснены.

В своих разъяснениях Жадин считает, что его теория может объяснить распространение организмов в водоемах. Так, реликтовые формы уходят из водохранилищ как раз по причине повышенного уровня аккумуляции органических веществ здесь. Эндемичная фауна «отступает» из участков водоемов с повышенным уров-

нем заиления (так происходит в заливах Байкала). Во всех этих примерах отчетливо и постоянно Жадин увязывает аккумуляцию с заилением.

Хотя теория Жадина построена в отношении донной фауны, но, по его мнению, она может быть успешно использована для объяснения распространения и количественного развития и других групп гидробионтов. Для рыб с ее позиции автор объясняет закономерности миграции и происхождение озимых и яровых рас. Здесь на первое место выступает фактор мутности воды, повышенный уровень которой препятствует нересту проходных рыб.

Жадин справедливо рассматривал свою теорию как ответы на вопросы, поставленные дискуссией 1936–1937 гг. Прежде всего, Жадин четко отстаивал биологический характер проблемы продуктивности. Ее может и должна изучать только гидробиология. Жадин (1940б) давал определение гидробиологии как биологической науки: «Гидробиологию мы понимаем как науку, изучающую не только причинную связь и взаимоотношения между водными организмами и окружающей их средой, но и закономерности биологических процессов, происходящих в водоеме, и *водоем как целое с биологических позиций*» (с. 959). Из двуединства его продукционной теории вытекает и два пути работы. Он полагает, что, во-первых, нужно изучать водоем как целое путем приложения совместных усилий гидрологов, гидрохимиков и гидробиологов разных специальностей (ботаников, зоологов, микробиологов), под руководством гидробиолога «с достаточным научным кругозором» (изучение аккумуляции). Во-вторых, нужно изучать географию и экологию отдельных организмов и целых биоценозов, обмен веществ гидробионтов в связи с условиями среды, составлять экологические спектры видов (изучение обеспеченности). Все это возможно сделать лишь в рамках гидробиологии.

Решая проблему о взаимосвязи в системе «организм – среда», Жадин настойчиво проводит идею об их единстве. В основе этого единства — исторические особенности формирования фауны. В частности, для фауноценогенеза водоемов Европейской части СССР определяющим фактором оказалось влияние ледникового периода. Влияние это, по мнению Жадина, выражалось в повышении уровня эрозионной активности. Это, в свою очередь, привело к повышению мутности воды рек, и вынудило многие организмы уйти из рек в другие водоемы. В результате биоценозы рек оказались не насыщены видами. Поэтому уже в наши дни успешно протекает обратная миграция организмов из устьевых областей рек вверх по течению (наиболее яркий пример — моллюск *Dreissena*).

Однако организм ученый рассматривает в составе биоценоза. Он отвергает представление об этой надорганизменной системе как некоем цельном единстве, едва ли не «сверх-организме». Жадин доказывал, что биоценозы весьма динамичны, а связи между видами не слишком жесткие. Элементы одного типа биоценоза могут присутствовать и в другом.

По Жадину скорость смены биоценозов многократно усиливается в настоящее время под влиянием хозяйственной деятельности. В этом его убеждали наблюдения за перестройкой фауны рек при строительстве водохранилищ. Возросла и интенсивность эрозионных процессов. Возникает насущная необходимость обуздывать эти стихийные процессы. В результате со всей очевидностью встает вопрос управления продуктивностью в хозяйственных целях. По мнению исследователя,

управление продуктивностью возможно по двум основным линиям его теории — аккумуляции и биоэкологической обеспеченности. Жадин дает соответствующие рекомендации. Например, в отношении регуляции аккумуляции он говорит о важности разработки вопросов удобрения прудов, борьбы с эрозией почв водосбора. В связи с формированием обеспеченности необходимо прорабатывать методику акклиматизации гидробионтов. Это возможно делать тогда, когда биоценозы водоема не насыщены видами. Однако планировать акклиматизацию конкретных видов нужно с оглядкой на связи, которые они имеют с другими компонентами биоценозов. Нужно уметь прогнозировать и те последствия, которые могут произойти при вселении новых видов. То есть, отвечая на хозяйственные запросы эпохи, ученый в то же самое время много внимания уделяет природоохранным вопросам. Жадин говорит о необходимости сохранения наиболее уязвимых первичноводных организмов, требовательных к содержанию кислорода в воде (литореофильная фауна). Для этого нужно оставлять нетронутыми каменистые биотопы. Если такой возможности нет, то следует их сооружать искусственно. Для рыб необходимо, по мнению Жадина, предусмотреть сооружение рыбоходов и рыбопитомников, организацию нерестилищ.

В отношении конечного продукта процесса продуцирования Жадин видит его в биомассе хозяйственно ценного вида (например, рыб или моллюсков). Жадин жестко полемизирует в печати с Г.Г. Винбергом, считая его метод определения первичной продукции «странным». По его мнению, результаты измерения скорости фотосинтеза не имеют ничего общего с определением величины продукции. Этот вывод явствует из того, что при высоком уровне фотосинтеза, рыбная продукция озера может быть представлена «измельчавшим карасем» (слова из статьи Винберга 1948 г. о биотическом балансе Черного озера). Наоборот, в низкопродуктивном по скорости фотосинтеза озере может быть много ценной и крупной рыбы. Тот же подход и в отношении бентосных организмов. Какую форму считать продуктивной, а какой нет, зависит от ее значения для хозяйства. Так, олигохеты часто сидят очень глубоко в донном грунте, а потому недоступны для рыб. Следовательно, их нельзя считать продуктивной группой зообентоса. Крупные двустворчатые моллюски, обладающие массивной раковиной, также хорошо защищены от поедания их промысловыми рыбами. Однако промысел этих животных способен обеспечивать нашу перламутровую промышленность высококачественным сырьем. По этой причине моллюсков нельзя относить к непродуктивным организмам. Очевидно, что в этом примере проявляется глубоко хозяйственный подход Жадина к биологическим проблемам. В дальнейших своих работах Жадин еще больше развивает эти идеи, подразделяя продукцию на «полезную» и «вредную». По своей хозяйственной ориентированности Жадин критикует балансовый подход к изучению водоема. Характеризуя его как «формально правильный», он говорит о его «нецелеустремленности». Понятие отрицательного баланса (когда деструкция превалирует над продукцией) нелогично. Ведь, по мнению Жадина, вторичная продукция (промысловых видов) в таком случае может быть и высокой.

Вкратце систему взглядов Жадина на продукцию можно суммировать следующим образом. Водоем с точки зрения продуктивности следует рассматривать как единое целое в рамках гидробиологии как биологической науки. Однако его це-

лостность не абсолютна, а динамична. Она возникает благодаря процессам аккумуляции, связывающим водоем и водосбор. Аккумуляция прямо (через гранулометрический состав субстрата) и косвенно (через пищевые и газовые условия) обусловливает сукцессию биоценозов (по крайней мере, донных). Эта сукцессия приводит к состоянию с тем или иным уровнем видового богатства фауны. Состав видов гидробионтов «обеспечивает» переработку поступающих органических веществ. При некотором промежуточном уровне аккумуляции и относительно низком количестве видов организмы формируют наивысшую биомассу. Активное накопление органического вещества живыми организмами в ходе их роста в составе своих тел — суть процесс продуцирования. Конечный продукт процесса — биомасса хозяйственно ценных видов.

По моему мнению, главная заслуга Жадина при разработке им проблемы продуктивности состоит в следующем. В отличие от других гидробиологов и лимнологов своего времени он смог придать достаточно четкую трактовку понятия «водоем как целое». Водоем по Жадину — это часть системы «водоем – водосбор», объединенной процессом аккумуляции. Именно аккумуляция придает водоему целостность, объединяя все его участки. Аккумуляция в равной степени имеет отношение и к рекам, и к озерам. Жадин сумел показать закономерный характер динамики биоценозов в реке как единой целостной системе. До построений Жадина другие гидробиологи видели в продукционном процессе то одну (водоем), то другую (организм) стороны, очевидно, в силу своей собственной специализации.

В целях решения хозяйственных задач Жадин искал и нашел зону наивысшей продуктивности. Вместо словесных рассуждений им выявлена и показана, пусть и на качественном уровне, функциональная взаимосвязь, разработана логическая модель процесса продуцирования. Это открывает путь для прикладного манипулирования процессами продуцирования.

Насколько Жадин был не просто близок к практическим нуждам времени, но и искренне старался уловить их, иллюстрирует содержание обнаруженной мной в его личном фонде черновой записи. В 1940 г. Жадин работал на озере Ильмень, изучая и испытывая способы борьбы с обрастаниями гидротехнических сооружений моллюском дрейссеной. Видимо, в ходе полевых работ он посетил производственное совещание в колхозе «Трудовой рыбак». По записи Жадина, один из рыбаков сказал следующее: «Почему в озере Ильмень не ловится крупная рыба? Да потому, что ветер мутит воду озера, и рыба уходит в чистую воду рек» (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Жадин озаглавил эту запись «Об аккумуляции для рыб». Из этого понятно, какое значение он придавал даже бытовым наблюдениям рядовых трудящихся. Судя по тому, что это отлагалось в его записях «для себя», интерес этот был искренним. Для него сообщение рыбака было источником информации и повод к размышлению, что представляет настоящий пример преодоления разрыва интеллектуального и физического труда по Н.И. Бухарину (Roll-Hansen, 2005).

Какие идеологические черты теоретического взгляда Жадина на продукционные явления можно выделить? В первую очередь, очевиден повествовательный характер теории, отсутствие в ней количественных выкладок. На иллюстрирующем графике на оси ординат приведены числа массы, но они в контексте всего изложения выглядят «висящими в воздухе» (рис. 3). Представля-

ется, что Жадин этим учел идеологическую конъюнктуру, намеренно отказавшись от математического аппарата. Ведь в случае его использования он мог подвергнуться серьезной критике со всеми вытекающими отсюда последствиями. Далее Жадин четко проводит прикладные рекомендации, указывая пути овладения и направления продукционных процессов, нацеленные на получение продукта. Об этом уже много сказано выше при изложении сущности теории. Но самое главное, что он рассматривает продукцию как биомассу хозяйственно ценных видов. Жадин приветствует один из приемов переделки природы — акклиматизацию, хотя и предостерегает от ее огульного характера и непродуманности. Он подчеркивает необходимость природоохранных мероприятий, указывая в этой связи на наиболее уязвимые организмы. Жадин полагает, что не только природа стихийна, но и деятельность человека также стихийна и требует контроля и направления. Вместе с тем, Жадин не считает связи организмов в биоценозе настолько тесными, что ими нельзя управлять по усмотрению запросов практики. Это открывает путь для реконструкции биоценозов, в том числе, путем акклиматизации. Таким образом, исключаются представления о равновесии и гармонии в природных сообществах. А такое положение находилось как раз в русле идеологии (Weiner, 1988). Он полагает также, что организм и среда исторически соответствуют друг другу. Это также отвечает одному из представлений лысенкоизма о «пригнанности» организма к среде. Наконец, на первое место Жадиным выдвигаются условия среды (пищевые и газовые), а не взаимоотношения организмов. И это положение находится в соответствии с воззрениями Т.Д. Лысенко, отрицавшего, например, внутривидовую конкуренцию (Лысенко, 1949). Таким образом, Жадин соблюдает баланс между идеологическими нуждами времени и развитием сугубо научных взглядов. При этом, ориентируясь на хозяйственный продукт, ученый все же не забывает о проблеме сохранения видов.

Неверно полагать, что взгляды Жадина были огульным хозяйствованием в гидробиологии, нацеленным на выход продукта. Жадин выступает и как теоретик. Рассматривая заиление как ведущий процесс, являющийся следствием аккумуляции, он переходит к вопросу генезиса фаун водоемов. Это развитие теории продуктивности происходит в его работах послевоенного времени.

3. Разработка проблемы генезиса пресноводной фауны на основе принципа аккумуляции

Как уже было сказано, на новом уровне и более глубоко теоретическое значение продукционных представлений В.И. Жадина проявляется в разработке им вопросов эволюции водоемов и происхождения их фауны. Проблема генезиса фауны является краеугольной для понимания теории продуктивности водоемов Жадина. Это очевидное следствие продукционных построений на основе материалов по изменению фауны рек при гидротехническом строительстве. К тому же, поиск путей и закономерностей происхождения фаун — один из пунктов программы экологических

исследований в СССР в описываемый период, намеченной еще Д.Н. Кашкаровым (1937). Лидер советской экологии животных призывал к реализации динамического подхода к явлениям природы, полагая, что сознание необходимости изучать не только статику, но и динамику все более проникает в биологию (Кашкаров, 1937). Как пишет Э.Н. Мирзоян (2013): «Введение в область интересов экологии фауноценогенеза — принципиальная установка Кашкарова. Изучение явлений сукцессии и генезиса фаун он считал составной частью экологического анализа» (с. 25). Только на первое место Кашкаров ставил влияние климата, тогда как Жадин — геологических процессов (в частности, эрозии).

Ведущим фактором эволюции водоемов Жадин (1940б) считает процесс аккумуляции: «В связи с тем, что процессы аккумуляции органических и органогенных веществ нарастают с возрастом земли и достигают максимального выражения в нашу эпоху, когда в водоемы, наряду с продуктами эрозии стихийного происхождения, выпадают громадные количества веществ, приведенных в движение человеком (смыв удобрений и частичек почвы с возделываемых полей), происходит вековая смена различного рода водоемов с населяющими их биомами» (с. 956). Далее им раскрываются закономерности генезиса и смены фаун: «В водотоках и водоемах с неэродированным водосбором (с малой выраженностью процессов аккумуляции органических и органогенных веществ) наблюдается пышное развитие первичноводной фауны, господство литореофильного биоценоза, тогда как в водотоках и водоемах с эродированным водосбором (с высоко развитыми процессами аккумуляции) — угнетение первичноводной фауны, замена ее вторичноводной, а в конечных звеньях ряда (болотах) вытеснение водной фауны амфибийной и наземной» (там же, с. 957). Таким образом, аккумуляция в водоеме есть следствие эрозии почвы.

В последующих после 1940 года работах Жадин со всей определенностью подчеркивает, что обмеление и заболачивание водоемов представляют собой явления, помогающие разрешать теоретические вопросы перехода организмов от водного к наземному образу жизни (например, Жадин, 1946а).

Поскольку аккумуляция наиболее часто проявляется в виде заиления, а ил отнимает из воды кислород, то кислородные условия и дыхательные адаптации выступают как приоритетные в вопросе оценки продукционной способности водоема. Для разработки своих представлений на первое место Жадин ставит необходимость эколого-физиологических экспериментов по дыханию гидробионтов. Изучение потребления кислорода раскрывает «пути адаптации водных животных к жизни в различно заиленных водоемах» (Жадин, 1949, с. 200). О такой установке ясно свидетельствуют тезисы его доклада на одном из гидробиологических семинаров в Зоологическом институте. Доклад был запланирован на конец июля 1948 г. и озаглавлен «Поглощение кислорода водными животными как показатель пути генезиса фауны континентальных водоемов» (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). В докладе рассматривается широкий круг биохимических аспектов «борьбы за кислород»: эффект Бора – Вериго[26]; представления Г.Г. Винберга (1948б) о микроаэрофильном

[26] Известен также как эффект Вериго. Состоит в повышении сродства гемоглобина к кислороду при снижении парциального давления углекислого газа в крови. Впервые описан советским физиологом Б.Ф. Вериго в 1898 г. и позже независимо от него датским ученым К. Бором (C. Bohr).

обмене и пассивном анаэробиозе[27]; феномен сверхдыхания[28]; и др. Жадин предполагал затронуть и, в частности, вопрос о происхождении воздушной стадии насекомых. В программе работ он сообразно духу идеологии провозглашает «единство природных наблюдений и лабораторных экспериментов». В качестве природных наблюдений предполагается изучение «распределения видов подопытных животных в водоемах различного характера» (с разной степенью заиления дна) (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Полный текст тезисов приведен в одной из моих работ (Рижинашвили, 2017б).

Жадин идет дальше и предлагает рассматривать новый раздел гидробиологии — эволюционную гидробиологию. Он неожиданно проводит отвергавшуюся им совсем недавно аналогию между развитием организмов и водоемов[29], рассматривая в качестве модели известный биогенетический закон Геккеля – Мюллера. В феврале 1948 г. Жадин пишет в тезисах доклада: «Как при естественном, так и при искусственном изменении экологических особенностей водоемов, происходит краткое, быстрое относительное повторение исторического процесса генезиса фауны — процесс замены господства древневодной (*то есть, первичноводной — А.Р.*) фауны на преобладание вторичноводной. В генезисе фауны континентальных вод мы таким образом обнаруживаем действие закона, принципиально сходного с основным биогенетическим законом Геккеля» (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Ученый говорит о скачкообразном характере смены фаун на градиенте аккумуляции. Сообразно этим представлениям Жадин переформулировал свое правило продуктивности, приводя его в терминах категорий организмов (первичноводных и вторичноводных). Итак, постепенное накопление органического вещества ведет сначала к увеличению продуктивности. При переходе уровня аккумуляции через некоторую критическую точку, «обусловливающую резкое понижение придонного содержания кислорода, происходит скачкообразная перестройка фауны на вторичноводную, причем количественное развитие ее достигает значительных величин; однако при продолжающейся аккумуляции органических веществ, делающей невозможным существование даже большинству представителей вторичноводной фауны, происходит понижение биологической продуктивности, завершающееся также скачкообразным переходом от водной к наземной жизни» (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Он конкретизирует, что на песчано-иловатом дне (в ряду от каменистого до глинистого грунта) намечается перелом в соотношении первичноводных и вторичноводных организмов. Жадин заключает, что при анализе происхождения фау-

[27] Пассивный анаэробиоз — сохранение гидробионтами жизнеспособности в анаэробных условиях на определенный срок за счет перехода в состояние оцепенения (Винберг, 1948б). Микроаэрофильный обмен — своеобразный тип аэробного обмена (установлен на примере личинок хирономид) в условиях низкого уровня содержания кислорода в среде в природных условиях.

[28] Вероятно, речь идет об «экстрадыхании» или «вторичном оксибиозе» по Г.Г. Винбергу (1948б), который взял эту терминологию из работ О. Гарниша (O. Harnisch), работавшего с некоторыми беспозвоночными гидробионтами: потребление кислорода с большой скоростью после пребывания в анаэробных условиях (в среде азота) по сравнению с обычными условиями хорошо аэрируемой среды. Это повышенное поглощение кислорода объясняется окислением накопленных продуктов анаэробного метаболизма.

[29] Впрочем, в 1920-е гг., В.И. Жадин, как и многие современные ему гидробиологи, убежденно придерживался организмоцентристской трактовки целостности водоема.

ны «выявились те же закономерности, которые установлены дарвинизмом в процессе происхождения видов. Как показали приведенные факты, весь процесс генезиса фауны водоемов протекает по строгим законам диалектического развития[30]. Это обстоятельство дает нам право считать выдвинутую нами ветвь науки — генетическую (или эволюционную) гидробиологию — составной частью той науки, которая занимается изучением законов развития живой природы, т.е. дарвинизма» (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Такие эволюционные исследования, по мнению Жадина, нужны для прогноза изменений водоемов в многолетнем аспекте, в том числе, в условиях вмешательства человека, которое убыстряет происходящие в водных объектах события.

После сессии ВАСХНИЛ в августе 1948 г. Жадин посвящает специальную работу вопросам приложения идей мичуринской биологии в гидробиологии. Статья, опубликованная в «Зоологическом журнале» в 1949 г., была озаглавлена «Современное состояние и задачи гидробиологии в свете учения Вильямса – Мичурина – Лысенко» (Жадин, 1949). В этой работе Жадин использует представления Лысенко о механизме возникновения новых видов путем постепенного накопления модифицирующих средовых изменений («длящаяся изменчивость»). Жадин выдвигает идею об изучении гидробиологами «видообразующей роли изменений водной среды». По Жадину (1949) оценить темпы видообразования возможно, если «проследить проявление у водных организмов так называемой длящейся изменчивости, на известной стадии переходящей путем скачкообразных изменений в качественно новую наследственную форму» (с. 201). Такие исследования приобретают актуальность в связи с изменениями в самих водоемах. Эти изменения происходят столь быстро, что «на наших глазах многие водоемы превращаются в сушу» (там же, с. 200). Описываемое положение наблюдается в силу интенсификации процессов почвенной эрозии под действием хозяйственного преобразования водосборов. Жадин проявляет самокритику, обращаясь к своим более ранним работам по изменчивости моллюсков в связи с условиями среды. Как он полагает, такие работы не имели «под собой твердой теоретической базы, не доводились обычно до конца и не давали ясных ответов на роль среды в видообразовании у водных животных. Теперь, через 20–25 лет после опубликования этих работ, я вижу в них материалы, которые ясно говорят, что мы имели дело с явлениями длящейся изменчивости, которые в ряде случаев заканчивались образованием новых видов» (там же, с. 201).

От организмов Жадин переходит к биоценозам. Он выделяет две существенные черты в организации биоценоза. Во-первых, биоценоз формируется закономерно в ходе исторических процессов в водоеме. По Жадину (1949) биоценоз представляет собой «исторически сложившуюся устойчивую группировку организмов» (с. 203). Эта общность организмов по месту обитания и по признакам возникла «в историческом процессе приспособления организмов к условиям среды» (там же). Во-вторых, первостепенное значение в системе связей в биоценозе занимают внешние физико-химические условия (скорость течения и характер грунта), а не межвидовые отношения (в частности, конкуренция). Поэтому и биоценоз и водоем в целом (как биоценоз более высокого порядка — биом) нельзя уподоблять «организ-

[30] Очевидно, прежде всего, имеется в виду закон перехода количества в качества.

му высшего порядка»[31], в котором существует «какая-то гармоническая организованность». Жадин подходит к вопросу о целостности водоема опять же с исторической позиции. Он указывает, что: «Единство водоема не в какой-то виталистической «организованности», а в его истории и в ходе процессов круговорота веществ…» (Жадин, 1949, с. 205). Данные процессы и связывают воедино все части водоема и его биоценозы. Жадин дает дополнительный довод в отношении отрицания уподобления водоема сверх-организму: ведь с точки зрения эволюции водоема разные его части могут быть заселены различными по возрасту сообществами[32]. По мнению Жадина, биоценозы следует обозначать названиями, «отражающими в себе единство биоценоза и среды» (там же, с. 204). При этом нужно освободиться от избыточной иностранной терминологии, которая выглядит «сорняком низкопоклонства перед гнилой иностранщиной» (там же). Жадин критикует также применение количественных показателей при изучении биоценозов, как то, встречаемость, обилие видов, и т.д.

Относительно продуктивности Жадин проводит популярную аналогию между продуктивностью водоемов и плодородием почвы. По сравнению с ранними работами Жадин еще более усиливает утилитаристский подход к продукционным исследованиям. Он пишет: «…мы, мне кажется, должны следовать тем же путем, каким идет сельское и лесное хозяйство, т.е. о продуктивности судить по величине продукции, по тому количеству продуктов, которое снимает человек с единицы площади в единицу времени…» (Жадин, 1949, с. 207). Он предлагает сугубо хозяйственное деление продукции на «полезную» и «вредную». Следующие слова из его работы поясняют это подразделение: «Нам отнюдь не безразлично, дает ли водоем тонну органического вещества в виде личинок малярийного комара или ту же тонну в виде поедаемых рыбами личинок тендипедид» (там же, с. 208). А тонна карася несравнима с тонной осетров или лососей. Отмечу, что все эти формулировки очень похожи на высказывания И.И. Презента в дискуссии об экологии 1934 г. (см. выше).

С позиции ориентации на хозяйственно ценный продукт Жадин снова переходит к критике «формального метода склянок» Г.Г. Винберга. В этой критике Жадин разграничивает интенсивность фотосинтеза, которая измеряется скляночным методом, и биомассу хозяйственно ценных организмов. Он повторяет свой уже известный аргумент. В случае, когда фотосинтез протекает с высокой скоростью, в озере может быть мелкая рыба, которая не представляет интереса для промысла. Жадин подчеркивает, что нельзя весь процесс продуцирования органического вещества сводить к фотосинтезу фитопланктона. Необходимо учитывать вещества, поступающие с водосбора и взмучиваемые со дна. Например, отрегулировав уровень поступления таких веществ, можно воздействовать на темп роста гидробионтов.

---

[31] Стоит обратить внимание, что в опубликованной работе В.И. Жадин снова отказывается от организмоцентристской трактовки водоема, которую еще недавно хотел взять за основу «новой ветви» дарвинизма. Очевидно, что здесь проявляется, конечно, идеологическая подоплека: тезисы про поглощение кислорода в связи с генезисом фауны были подготовлены им до сессии ВАСХНИЛ, а статья написана по ее «следам».

[32] Пример В.И. Жадина: в озере Байкал глубоководная часть населена древней фауной, а в заливах (так называемых сорах) сосредоточены более молодые по происхождению группы организмов.

В этом отношении он поддерживает создание защитных лесополос[33], которые сдерживают почвенную эрозию. Жадин призывает встать на «путь направленного биологического продуцирования» в противовес «стихийному продуцированию». Методы такого направленного продуцирования (среди которых и акклиматизация) находятся в арсенале мичуринской биологии. Это методы «смелых преобразователей природы — Докучаева, Вильямса, Мичурина и Лысенко» (Жадин, 1949, с. 209). Они позволят «давать полезную для человека продукцию и подавлять вредную» (там же). Относительно акклиматизации Жадин достаточно осторожен. Он полагает необходимым вводить организмы в такие водоемы, которые в результате тех или иных неблагоприятных воздействий (в том числе, в результате человеческой деятельности) имеют освободившиеся местообитания. Интродуцировать можно соответствующие (условиям водоема) по своим биологическим характеристикам виды.

В целом Жадин считает проблему продуктивности центральной проблемой гидробиологии на «мичуринском этапе» развития советской биологии. При этом он полагает необходимым использование прямых методов исследования процессов фотосинтеза, питания, размножения и роста организмов, а также «явлений круговорота веществ». И здесь Жадин, как представляется, вступает в некоторое противоречие с собственными установками на отрицание скляночного метода Г.Г. Винберга. Ведь метод темных и светлых склянок предполагает как раз прямой учет выделения кислорода в результате фотосинтетической активности фитопланктона. Изучение чернового варианта рукописи анализируемой статьи Жадина позволяет до некоторой степени прояснить противоречие. В черновике вычеркнут целый абзац, посвященный скляночному методу и оставшийся неопубликованным. Жадин относит скляночный метод к косвенным методам исследования продукции. Считая подход Винберга «упрощенческим» и «формалистским», он критикует его не только по идеологическим соображениям. Жадин пишет: «Отрицая косвенные методы изучения биологической продуктивности в настоящий момент развития гидробиологии за их безрезультативность и даже явную вредность, я допускаю полную применимость такого рода методики на том этапе развития науки, когда будет достигнуто точное качественное и количественное познание отношения между жизнедеятельностью организмов и отражением этой жизнедеятельности на химизме воды водоема. <…> Формалисты же, пользующиеся косвенными методами изучения биологической продуктивности, хотят из простого /изменения химизма воды/ познать сложное /продуцирующий организм/, а в самом деле получают приближенное представление о количестве какого-то безликого органического вещества /может быть, полезного, а может быть и вредного/» (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). То есть, у Жадина сочетаются идеологическая сторона критики и объективные логические соображения. Согласно им, он, хотя и считает метод односторонним, но не отказывает ему в перспективах развития. Он призывает придать ему биологическое содержание, ориентировать на интерпретацию связи результатов с жизнедеятельностью организмов. При публикации он по каким-то причинам был вынужден опустить объективную сторону доводов. Еще в монографии 1940 г. Жадин (1940б) остроумно подметил по поводу определения продукции, исходя из данных по из-

[33] Создание таких лесополос — один из существенных элементов Сталинского плана преобразования природы, начавшегося реализовываться после 1949 г. (Rossianov, 1993).

менению химизма воды (к которым он относит и скляночный метод): проводящие его исследователи «часто бывают столь же далеки от преследуемой ими цели, как далек был от разрешения проблемы питания московского населения один крупный деятель в области санитарной гидробиологии, который пытался судить о питании москвичей по составу сточных вод московской канализации» (с. 943). Однако снова отметим, что упоминание о «безликости» вторит словам И.И. Презента, сказанным в дискуссии вокруг задач и содержания экологии 1934 г.

Внешне статья в изобилии снабжена идеологическими лозунгами. Например, доклад Т.Д. Лысенко на сессии ВАСХНИЛ Жадин (1949) называет прозвучавшим «как мощный призыв за передовую мичуринскую биологию, за советский творческий дарвинизм, за пересмотр идеологических позиций в различных областях биологии» (с. 197). Теперь очередь такого пересмотра, по мнению Жадина, пришла и для гидробиологии. Поэтому в такое время: «…всякое идейное колебание, всякое подчинение тленным буржуазным идеям, всякое преклонение перед иностранщиной может рассматриваться только как путь к переходу в лагерь врага» (там же). В целом эта риторика была широко распространена в научных работах соответствующего периода. Жадин в основном, как видно из текста, принимает, по крайней мере, на словах, установки мичуринской биологии. При этом он во многом повторяет и поддерживает изложенные им в монографии 1940 г. взгляды на продуктивность. Он отстаивает единство организма и среды, обусловленное их исторической связью, и взгляд на водоем как целостную систему биоценозов, связанную общим генезисом. Видимо, не случайно он уже не упоминает о прослеженной им аналогии между развитием водоема и организма, которую разрабатывал в середине 1940-х гг., вставая сообразно духу времени на позицию критики организмоцентризма. Интересно, что Жадин вообще практически не развивает в этой программной работе предложенный им совершенно недавно генетический подход к водоемам. Зато теперь в полном согласии с установками лысенкоистов он предлагает рассматривать видообразующую роль среды. Вместе с тем, несмотря на усиленный утилитаризм работы и поддержку происходящих в стране по высшей указке мер преобразования природы, Жадин по-прежнему дает вполне рациональные рекомендации по акклиматизации. Поэтому текст статьи в целом производит впечатление очень взвешенной и продуманной программы. Жадин в сложных идеологических условиях не спешит отказываться от прежних взглядов и не раскаивается в своих убеждениях, не «бичует» себя. Допущена лишь небольшая доля самокритики относительно ранних работ по изменчивости моллюсков, о чем уже упоминалось.

В личном фонде Жадина удалось обнаружить черновую записку, которая может помочь пролить свет на соотношение научных взглядов Жадина и его отношения к идеологии. Жадин пишет: «Осмотическое давление внутренней среды как бы охраняет животных от непосредственного воздействия внешней среды. Однако процессы питания и дыхания дают возможность воздействовать на организм и изменять его биохимические особенности. В этом смысле вполне прав Т.Д. Лысенко, говорящий, что воздействие внешней среды на организм идет через обмен веществ» (записка машинописью на половине листа, без даты и заголовка) (НА ЗИН РАН. Ф. 5. Не описан). Мне представляется, что приведенные слова, написанные «в стол», иллюстрируют то, что Жадин искренне пытался найти в высказываниях Лысенко ра-

циональное зерно, а не только сопровождать свои работы цитатами из его трудов. Ключевым для такого вывода является словосочетание «вполне прав». Такие слова в общем контексте, как мне кажется, свидетельствуют не о безусловном принятии Жадиным правоты академика, а о попытке осмыслить и адаптировать его взгляды, пусть и в целях самозащиты.

4. О судьбе теории В.И. Жадина и ее месте в гидробиологии

Поскольку монография с изложением теории В.И. Жадина была опубликована в предвоенный год, то немедленного отклика на нее ждать не приходилось. Однако уже в 1945 г. в «Зоологическом журнале» выходит статья В.А. Водяницкого (1945), специально посвященная разбору теории биологической продуктивности. Водяницкий не считает теорию Жадина теорией. Он не видит в ней ни объясняющих уже известные факты аспектов, ни новых шагов на пути построения представлений о продукционном процессе. Как говорится в расхожем выражении, «все новое в ней неверно, а все верное — не ново».

По мнению Водяницкого, Жадин рассматривает только перемещение веществ, а не их превращения в ходе круговорота. То есть, у теории Жадина отсутствует динамичность, вернее, она крайне ограничена. К сожалению, Водяницкий не увидел, что в теории Жадина продуктивность рассматривается с точки зрения круговорота веществ, а не просто их перемещения.

Далее Жадин, полагает Водяницкий, возводит в роль «абсолютного гегемона» лишь один фактор — содержание органических веществ. Причем Жадина интересует лишь одно следствие динамики этих веществ — поглощение кислорода. В принципе, как считает Водяницкий, любой экологический фактор, который не является следствием аккумуляции, может быть причиной исчезновения каких-либо видов, то есть, уменьшения видового разнообразия и одновременно повышения суммарной биомассы. На материалах об эрозии почв в дальнейших исследованиях Жадин (1947а) отвечает на это замечание Водяницкого, говоря, «что роль накопления (аккумуляции) органических веществ в водоемах <…> представляет собой не один изолированный фактор, <…> а сложный многогранный фактор первого порядка, контролирующий многочисленные другие факторы водной среды» (с. 405).

По Водяницкому с логической точки зрения нельзя говорить о падении обеспеченности, ведь количественное развитие организмов увеличивается. Здесь Водяницкий путает количество видов и биомассу. Но Водяницкий (1945) считает, что сама биоэкологическая обеспеченность не может рассматриваться как другой фактор, так как «конкретный видовой состав есть не фактор, а сама действующая основа, подвергающаяся влиянию факторов и производящая определенную продукцию» (с. 77). Как представляется, Водяницкий здесь правильно подметил слабую сторону теории.

Положительная сторона теории Жадина, по мнению Водяницкого (1945), состоит лишь в том, что сформулированные им положения позволяют «выразить в коротких словах то, что ранее выражалось в более распространительных выражениях» (там же, с. 75).

Какой же выход предлагает сам Водяницкий для разработки теории биопродуктивности? Необходимо изучать биологию «руководящих массовых видов». Вот в этом, по его мнению, и состоит «правильный научный путь к познанию продуктивности водоемов» (Водяницкий, 1945, с. 77). Остается только невыясненным, как могут сведения по биологии «руководящих массовых видов» сами по себе помочь в формулировке теории продуктивности.

Работа В.С. Ивлева, вышедшая также в 1945 г., посвящена теоретическому анализу биологической продуктивности водоемов и обзору недавних исследований в этой области (Ивлев, 1945). В нескольких словах он касается и представлений по этому вопросу Жадина. В последующих работах Жадин отвечает на замечания Ивлева. Сопоставление их взглядов позволяет выделить две основные точки зрения на продуктивность, существовавшие на тот период в гидробиологии.

По мнению Ивлева (1945), Жадин «подменяет «продуктивность» представлением о богатстве населения, то есть его биомассы и видового разнообразия» (с. 101). Представляется, что Ивлев не совсем понял сущности термина «биоэкологическая обеспеченность» Жадина, под которым последний понимал как раз число видов. Количество видов согласно Жадину есть только лишь фактор продуктивности, сама же продуктивность проявляется в определенном уровне воспроизводства биомассы. В другом случае Ивлев возвращается к содержанию дискуссии 1936 г. и считает, что Жадин понимает продуктивность противоположно: то, как органическое вещество в виде живых организмов (почему-то приписывая такое понимание именно С.Д. Муравейскому), то — как «продукт» по Г.С. Карзинкину. Но ведь Жадин четко говорит о продукции как приросте биомассы. Понятие «продукта» у Карзинкина было довольно абстрактно, и Жадин (1940б) говорил лишь о том, что «нельзя забывать о продукте», «как это правильно напомнил Карзинкин» (с. 943). Так что, замечания Ивлева вряд ли стоит рассматривать как касающиеся сути теории.

Сам Жадин критикует представления Ивлева о продуктивности с точки зрения источников энергии в водоеме. По Жадину нельзя рассматривать солнечную радиацию как единственный источник энергии, забывая о продуктах все той же эрозии почвы. Именно терригенный материал может быть субстратом для бактерий. Жадин полагает, что Ивлев отрицает динамичность в существовании водоема и поэтому словно «отрывает» его от ландшафта. Таким образом, для Жадина примат источников поступления энергии — водосбор и процессы эрозии и аккумуляции. Для Ивлева основа всех энергетических процессов в водоеме — солнечная радиация и фотосинтез водорослей.

В последующих работах советских гидробиологов теория Жадина и его продукционные представления мало упоминаются и обсуждаются. Характерно, что в дискуссии 1951 г. обращения к работам и взглядам Жадина довольно немногочисленны и не принципиальны. В основном упоминаются его работы по водохранилищам и дискутируется даваемое им определение гидробиологии. Сам он по каким-то причинам, хотя и публикует отдельные высказывания по затрагиваемым вопросам, но практически не принимает участие в обсуждении продукционных проблем[34] (за исключением выступления на гидробиологическом совещании (Жадин, 1951)).

[34] В работе конференции 1951 г., на которой состоялась дискуссия, Жадин принимал участие (не с докладом, а в прениях, что видно из материалов (Труды Всесоюзной конференции…, 1953)).

В монографии Г.С. Карзинкина (1952) идея Жадина об изменении продуктивности в ходе сукцессии сообществ под влиянием накопления органических веществ рассматривается как аналогичная взглядам Р. Линдемана. Карзинкин приписывает появление этих взглядов у Жадина влиянию установок С.Д. Муравейского, правда, не объясняет, в чем конкретно это влияние выразилось. Теория Жадина и многие его работы широко критикуются Карзинкиным. По Карзинкину Жадин отрывает организм от среды, забывает о качественной специфичности продуктивности, и т.д. Напротив, С.Н. Скадовский (1955) высоко оценивает принцип аккумуляции Жадина и рассматривает его теорию наряду с работами других авторов (например, Л.А. Зенкевича) как вклад в развитие учения об общей биологической продуктивности водоемов.

В 1950-е и 1960-е гг. сам Жадин уже не возвращается ни к своей теории биологической продуктивности водоемов, ни к понятиям «аккумуляция» и «биоэкологическая обеспеченность». Вместе с тем, он продолжает заниматься продукционными исследованиями. В начале 1950-х гг. Владимир Иванович организует работы по теории и практике удобрения рыбоводных прудов (Жадин, 1991). В дальнейшем в поле его интереса попадают проблемы использования радиоактивных изотопов в гидробиологической работе (Жадин, 1965). Характерно, что в 1960-е гг. Жадин признал необходимость изучения первичной продукции, в том числе, с применением скляночного метода, который он ранее широко критиковал (Жадин, 1960; Жадин и др., 1961). Жадин снова обращается и к практическим проблемам формирования качества воды, изучая вопросы самоочищения в водоемах (Жадин, 1963), задумывается о задачах санитарной гидробиологии (Жадин, 1967).

В 1968 г. морской гидробиолог Е.Ф. Гурьянова подготовила юбилейную статью к 70-летию Жадина (Гурьянова, 1968). В ней она особое внимание уделяет его монографии 1940 г. и теории продуктивности, называя ее теорией АБЭО (аккумуляции биологической и экологической обеспеченности). Гурьянова сама вносит дополнения в формулировку названия теории, выделяя биологическую обеспеченность («всю совокупность живого населения») и экологическую обеспеченность как совокупность всех условий в водоеме. Гурьянова (1968) отмечает, что теория Жадина «дает гидробиологам плодотворнейшую идею построения классификации природных водоемов…» (с. 11). Гурьянова дает понять (в контексте правоты Жадина), что взгляды Жадина подвергаются критике со стороны «некоторых исследователей». Пожалуй, это едва ли не единственное упоминание и попытка анализа теории в работах гидробиологов после 1950-х гг.

Продукционные взгляды Жадина не нашли отклика в современной теории функционирования водных экосистем по понятным соображения: довольно скоро на передний план вышла концепция биотического баланса Г.Г. Винберга. Рассмотрение продукции как биомассы уже в 1940-е гг. начинало представляться чем-то архаичным. По этой причине многолетний глава российской школы продукционной гидробиологии академик РАН А.Ф. Алимов, ученик Жадина, в интервью с автором настоящей монографии сказал, что не считает своего учителя представителем продукционной ветви гидробиологии (интервью приведено в статье: Рижинашвили, 2017а). Алимов полагает, что только направление, созданное Винбергом, является продукционным. Ныне работы Жадина в области гидробиологии цитируются ред-

ко и, как правило, только в российской литературе (см., например, Протасов, 2008; Чертопруд, 2011). При этом в мировой литературе остаются достаточно востребованными его малакологические работы.

Однако следует считать, что теория Жадина имеет свою особую плодотворную сторону. Она заключается в формулировании представления о целостности реки. Целостность озера как единой и относительно замкнутой экосистемы легко представима (Шкорбатов, 1977). Именно поэтому теоретические представления Винберга и других гидробиологов, работавших на озерах, получили изначально такую стройность и законченность. Исследовать закономерности круговорота веществ в реках по понятным причинам намного сложнее. У Жадина процессом, объединяющим части реки в единое целое, является аккумуляция. Она в свою очередь — функция процессов круговорота веществ на водосборе. В зависимости от выраженности и характера аккумуляции можно подразделять реки на участки. Именно идея неоднородности реки, градиентного характера условий в ней, и соответственной смены в составе биоценозов, будет почти через полвека положена в основу концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). Правда, ее авторы не упомянули работы Жадина (скорее всего, они даже не знали о них) и соответственно пока можно говорить лишь об общей идее.

Остается неясным вопрос — почему плодотворные идеи Жадина, пусть не сама теория продуктивности, оказались «отброшены»? Не мешала ли восприятию этих идей идеологическая составляющая, точнее, стиль изложения и риторика автора?

5. Идеологические аспекты в продукционных построениях В.И. Жадина

В целом гидробиологи были среди тех биологов, которые наиболее активно сопротивлялись установкам Т.Д. Лысенко и И.И. Презента, а также планам по преобразованию природы. Это видно и из работ самого В.И. Жадина. Затем уже в начале 1950-х гг. в ходе известной дискуссии гидробиологи, проявив принципиальность, не допустили упразднения специфики гидробиологических исследований. Хотя, разумеется, и они вынуждены были приспосабливаться к идеологии.

На пути приспособления к режиму многие из ученых (конечно, не только гидробиологи) обнаружили, что навязываемое сверху диалектическое мышление может быть полезным методом добросовестной интеллектуальной работы (Weiner, 1988). Представляется, что теория Жадина является достаточно ярким примером диалектизации биологии и соответственного стиля мышления. В ней продемонстрировано, как количество (интенсивность поступления органических соединений) переходит в качество (смена первичноводной фауны на вторичноводную).

Одним из центральных элементов Сталинской науки было тесное единство ее с практикой (Roll-Hansen, 2008). Однако нужно вспомнить, что еще в дореволюционной России, например, лимнологические исследования часто организовывались при участии региональных властей, заинтересованных в учете местных ресурсов. Ученые также были всегда заинтересованы в такой координации и активно сами старались помочь практической жизни страны. В этой связи упомянем и первые научные исследования Жадина, выполненные по заказу Московского земства. Ясно,

что Жадину никогда не были чужды практические и хозяйственные запросы. Поэтому в условиях доведенного до крайности утилитаризма науки он сумел выбрать путь исследовательской работы, ориентированный на практическое воплощение ее результатов. Это и нашло отражение в его теории продуктивности. Жадин видит итогом продукционного процесса биомассу хозяйственно ценного продукта и указывает пути поиска оптимума его выхода и управления им.

Были ли Жадину по характеру его стиля мышления и исследований близки идеи лысенкоизма? А.Ф. Алимов в интервью отметил, что Жадину был присущ «речной» тип мышления. А река в силу своих гидрологических особенностей весьма динамична. Эта динамичность ставит на первое место в жизни гидробионтов абиотические условия (Протасов, 2008). Поэтому Жадин практически не анализирует межвидовые, и, тем более, внутривидовые взаимоотношения. Такой подход примата внешних условий находится вполне в русле идей лысенкоизма: по Т.Д. Лысенко борьбы внутри вида нет и быть не может (Лысенко, 1949).

Наконец, отрицание математического выражения биологических процессов широко пропагандировалось Жадиным. Его теория не имеет хотя бы элементарного математического аппарата. Пока не очень понятно, была ли это искренняя позиция Жадина или уступка идеологическому неприятию математики. Во всяком случае, более ранние его работы по гидробиологии также не отличаются широким использованием математических методов, в отличие, кстати, от малакологических, где Жадин как раз использует биометрию, но в очень слабой степени (например, он не пользуется даже корреляционным и регрессионным анализом). О присущей стилю Жадина «натуралистичности», описательности, говорил также А.Ф. Алимов. Так или иначе, но эта описательность теории Жадина, действительно, могла помешать ее адекватному восприятию гидробиологами. Зато она в полной мере соответствовала лысенкоистской идеологии.

Как представляется, Жадин искренне старался адаптировать положения лысенкоизма к своей исследовательской программе. Такая искренность усиливается тем, что многое из этих положений было созвучно его собственным идеям и установкам. Эти особенности стиля Жадина обусловлены опытом его работы. Прикладной стиль мышления, возможно, зародился у него еще в годы обучения в училище в Муроме, ведь в реальном училище изучали предметы, ориентированные на практическую жизнь (Чернышев, 2009). Затем эта практическая ориентированность развилась за счет постоянного выполнения хозяйственных задач, которые ставило местное руководство перед Окской биостанцией.

Причины забвения теории Жадина не вполне ясны. Они могут крыться и в идеологических моментах, и в особом характере самой теории, объясняющей продукционные процессы именно в реке и в водохранилище, а не во всех типах водоемов.

Анализ теории Жадина с точки зрения поиска социальных и когнитивных составляющих научного знания демонстрирует всю сложность и противоречивость работы ученого в условиях тоталитарного режима. Собственные установки гидробиолога и идеологически навеянные (навязанные) элементы оказались трудно отделимыми. Эффективность модели поведения «защитная окраска», предложенной Д. Вайнером (Weiner, 1988), оказывается в этом случае довольно высокой. Напомню, что «защитная окраска» по Вайнеру предполагает внешнее принятие ученым навязываемых властью догм

в виде соответствующей фразеологии в текстах публикаций и в выступлениях, ссылок на идеологов, при сохранении объективного научного характера собственной работы. К этому нужно добавить некритичность Жадина к власти в повседневной деятельности, на что указал в интервью А.Ф. Алимов. По всей видимости, такое положение вещей спасло Жадина — к счастью, он никогда не был репрессирован и, насколько известно, никогда не подвергался хотя бы малейшим преследованиям со стороны власти. Однако, вероятно, Жадин хорошо понимал негативные процессы в современной ему биологии. В своих воспоминаниях «Мой путь в гидробиологию» он с присущей ему осторожностью обмолвился об одном ученом (ботаник С.С. Станков[35]), что тот впоследствии «…сыграл известную роль в нормализации положения биологической науки» (Жадин, 1991, с. 41). Эта фраза отчетливо дает понять, что Жадин не только не был лысенкоистом, но и что, конечно, ему были чужды догматизм и безграмотность лысенкоизма. Добавлю еще его отношение к охране природы и к подвергающимся гонениям ученым (В.В. Станчинский, С.Н. Скадовский). В результате становится видно, что Жадин, действуя весьма осторожно, всеми силами старался отстаивать научное содержание гидробиологии. Ученый был лоялен лишь внешне.

Наш анализ иллюстрирует и тот аспект лысенкоизма, который мы можем назвать ее рациональным зерном. Если в отношении генетики установки Т.Д. Лысенко и И.И. Презента абсолютно абсурдны и лженаучны, то в области экологии дело представляется сложнее. Лысенкоизм в экологии — это доведенные до крайних пределов в идеологических целях вполне здравые (по крайней мере, объективно понятные) научные принципы (тесная связь организма и среды, несводимость процессов в надорганизменных системах к функциям организма, специфические особенности живой материи, обмен веществ как реакция организма на среду, сочетание эксперимента и наблюдения, важность познания динамики явлений), а также необходимость внедрения результатов исследований в практику. Поэтому вполне понятно, что в профессионально выполненных работах соответствующего периода трудно разделить здравый смысл автора и заимствованные в той или иной форме лысенкоистские идеи или даже просто похожие на них суждения. Собственно, это одна из причин, по которой идеи Лысенко могли быть привлекательны для ученых, не знакомых с идеологической подоплекой (так произошло, например, с эндокринологом В. Новаком, искренне увлекшимся идеями Лысенко и мечтавшим о работе с ним (Hampl, 2016)). Это уже обращало на себя внимание ряда авторов. В этом свете становится объяснимым и выявленный Л. Грэхемом (Graham, 1987) феномен высокой продуктивности и плодотворности науки в СССР, невзирая на десятилетия сурового нажима идеологии. Ученые умели обращать себе на пользу навязываемое мировоззрение, творчески его перерабатывая. В любом случае, вопрос о когнитивных основаниях лысенкоизма в экологии и гидробиологии требует дальнейшего изучения.

Родившаяся в недрах идеологизированной науки и вобравшая в себя результаты гигантского эксперимента по преобразованию природы теория биологической про-

[35] Станков Сергей Сергеевич (1892–1962) — известный флорист и специалист по географии растений, заведовал кафедрой геоботаники МГУ с 1948 по 1962 г. (http://herba.msu.ru/botanists/stankov/; дата обращения 01.09.2020). Активный борец с лысенкоизмом. В частности, в 1954 г. дал отрицательный отзыв на диссертацию одного из докторантов Т.Д. Лысенко и опубликовал открытое письмо по поводу положения в биологии.

дуктивности водоемов Жадина должна найти место не только в истории гидробиологии, но и быть критически проанализирована «рецентной» наукой.

6. Представления В.И. Жадина о целостности водоема и круговороте веществ в нем

В заключение анализа взглядов В.И. Жадина необходимо рассмотреть его отношение к целостности водоема. Хотя теория биологической продуктивности уже в значительной мере отражает его холистические принципы, ученый высказывает специальные соображения по этому вопросу. Он решает его с двух сторон: с позиции биоценотического анализа фауны гидробионтов и с точки зрения круговорота веществ в водоеме.

Как уже отмечалось, Жадин (1940б) группирует представителей фауны по местам обитания (биотопам): «Такого рода группировки (*имеются в виду литореофилы, фитореофилы, пелофилы, и т.д. (см. выше) — А.Р.*) иногда объединены только общностью субстрата и одинаковой реакцией составляющих их организмов на движение воды, транспорт наносов, транспорт пищи и тому подобные условия. Непосредственной взаимосвязи между отдельными организмами или группами организмов в этих группировках часто не наблюдается (как, например, в ряде случаев между организмами, населяющими камни на быстром течении). Тем не менее, взаимосвязь организмов, населяющих весь водоем (водоток), здесь имеется: одни организмы, например, здесь продуцируют органические вещества, переносимые течением к другим организмам и используемые ими в пищу. В других группировках (например, в группировках фитофилов) устанавливаются уже ясно видимые локальные взаимоотношения организмов, возникают пищевые связи. Но и здесь эти местные взаимосвязи (биоценотические связи) часто нарушаются или искажаются вторжением в биотоп организмов из других биотопов (заходом рыбы и пр.) или общим изменением условий обитания во всем водоеме под влиянием каких-либо биологических (положим, массового развития организмов планктона — «цветения») или физико-химических обстоятельств (например, поступление вод дождевого паводка). Таким образом, как при отсутствии локальных биоценотических связей (наш первый случай), так и при наличии их (второй случай), в водотоке и водоеме имеются более обширные и разносторонние связи, обусловливающие *единство водоема как целого*» (с. 860). Таким образом, по Жадину в водоеме действуют какие-то общие связи, которые объединяют отдельные биоценозы. Этот вывод дает ему основание говорить о водоеме как биоме: «Всю же взаимосвязанную совокупность органической жизни в водоеме или водотоке я рассматриваю как сложный биоценоз, к которому, на мой взгляд, применим термин биом» (там же). Таким образом, возможна классификация водоемов на гидробиологической основе как биомов. Жадин приводит соответствующую классификацию, выделяя следующие типы водоемов:

– горные реки (преимущественно ледникового и родникового питания) с двумя подгруппами (прозрачноводные и мутноводные) (сложный биоценоз — химаробиом);
– порожистые реки Севера (преимущественно озерного питания) (сложный биоценоз — тахипотамобиом);

– равнинные реки, подразделяющиеся по характеру водосбора (сложный биоценоз — потамобиом);
– водохранилища на горных реках;
– водохранилища на порожистых реках;
– водохранилища на равнинных реках;
– речные рукава;
– затоны;
– поемные озера;
– поемные пруды;
– поемные лужи постоянного характера, получившиеся вследствие обмеления прудов;
– временные (весенние) лужи речной долины;
– поемные болота.

Жадин рассматривает выделенные типы как этапы эволюции водоемов, характеризующиеся определенным набором биоценозов, и прослеживает сукцессию биоценозов (рис. 4). Например, горные реки характеризуются преобладанием литореофильного биоценоза при малом развитии псаммореофильного и пелореофильного. В мутноводных горных реках наблюдается сильное угнетение литореофильного бентоса. Равнинные реки имеют господствующий псаммореофильный биоценоз, который занимает 80% площади дна. Примеры легко можно продолжить. Помимо донных биоценозов, Жадин рассматривает и другие группы организмов. Он полагает, что биоценозы планктона и нектона играют «крупнейшую роль в общей экономике сложных биоценозов» (Жадин, 1940б, с. 912). Так, в горных реках планктон отсутствует, рыбы представлены местными реофильными формами и проходными осетровыми и лососевыми. В равнинных реках, напротив, планктон достигает большого развития, причем в фитопланктоне господствуют диатомовые водоросли, в зоопланктоне — коловратки; ихтиофауна же представлена большим числом местных и некоторыми проходными формами.

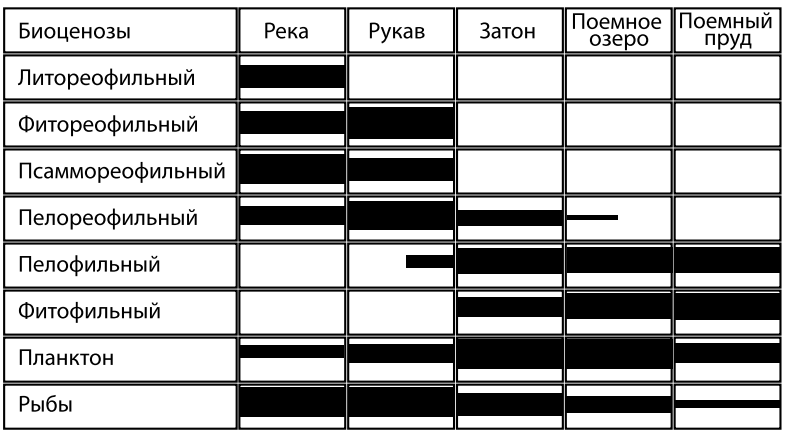


Рис. 4. Схема сукцессии биоценозов в генетическом ряду водоемов с увеличивающимся уровнем аккумуляции (из: Жадин, 1940б). Толщина линий символизирует количество видов гидробионтов.

Жадин различает три типа динамики биоценозов: спорадическая, сезонная, и динамика «больших промежутков времени» (вековая). Спорадическая динамика вызвана быстрыми гидрологическими изменениями (быстрым изменением скорости течения и уровня). Сезонную динамику обусловливают гидрологические и биотические факторы (например, весенний паводок, вылет насекомых). Что касается вековой динамики, то это сукцессия, которая, в конечном счете, приводит к замене водных биоценозов амфибийными и наземными. По мнению Жадина (1940б): «Какого-либо климакса в этой вековой динамике (сукцессии) не наступает. К этой же категории принадлежит перестройка биоценозов реки под влиянием гидротехнических сооружений. Только элемент времени взят здесь под контроль человеческой воли, а те процессы, которые происходят в поемных водоемах в течение десятков и сотен лет, в водохранилищах протекают в немногие годы» (с. 919).

Жадин также рассматривает различия в характере круговорота веществ в водоемах разных типов и на участках с разным уровнем аккумуляции. Так, круговорот веществ в реках происходит по принципу спирали. Здесь Жадин различает несколько источников поступления питательных веществ: транзит уже имеющихся, приток через поверхностный и подземный сток, поступление веществ и энергии из атмосферы. Все поступившие вещества могут проходить транзитом дальше, а могут вступать в местный круговорот: «Местный круговорот происходит по классической схеме: усвоение минеральных элементов растительными организмами и частично бактериями (азотоусвояющими) (работа продуцентов) — усвоение органических веществ как транспортируемых, так и продуцируемых на месте миксотрофными растительными организмами и животными (работа консументов) — усвоение органического вещества животных и растений рыбами — минерализация продуктов жизнедеятельности организмов, а также погибающих организмов бактериями (работа редуцентов)» (Жадин, 1940б, с. 749–750). Продукты этого круговорота могут аккумулироваться как в бентосе, так и в донных отложениях, а также транспортируются вниз по реке. В зависимости от зоны реки преимущество переходит к тому или другому варианту: в медиали реки — в бентосе, в зонах аккумуляции идет активное осаждение в донных отложениях, а также и в разных группах организмов. Наконец, некоторое количество веществ выходит из круговорота: за счет седиментации, выхода в атмосферу газов в результате деятельности бактерий, вылета имаго насекомых, вылова рыбы.

Таким образом, для Жадина целостность водоема представлялась как взаимодействие между биоценозами, в системе которых осуществляется круговорот веществ.

Глава 7. ЭКОСИСТЕМНЫЕ КОНЦЕПЦИИ В РОССИЙСКОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ В МЕЖДУНАРОДНОМ КОНТЕКСТЕ СЕРЕДИНЫ XX ВЕКА

1. Органицизм vs физикализм

Как уже неоднократно отмечалось в этой книге, организмоцентристский взгляд на водоем и наземные сообщества был достаточно распространен и популярен в первой четверти XX века и даже несколько позже. Одним из наиболее ярких его проявлений следует считать, несомненно, гидрофизиологию, физиологию водоема, С.Н. Скадовского. Многие ученые даже не скрывали прямого уподобления водоема организму. Так, в эти годы в известной дискуссии о понятии «биоценоз» данная позиция была высказана Г.Ю. Верещагиным (1923). На рубеже 1920–1930-х гг. происходил постепенный отказ от органицизма. В нашей стране он был в сильной степени обусловлен идеологией. Согласно идеологическим установкам, уподобление водоема организму — проявление идеализма (Муравейский, 1936). Гидробиологи, видимо, по этой причине, вынуждены были отказываться от развиваемых ими еще недавно взглядов. Так, С.Н. Скадовский (1936) писал: «Десять лет назад общая проблема гидрофизиологии была мною сформулирована как проблема изучения физиологии водоема как целого. В это время это определение имело успех среди гидробиологов, рассматривающих водоем как организм высшего порядка (индивидуум – биоценоз – водоем). Эта формулировка была неправильной, поскольку биологические процессы в водоеме подчинены принципиально иным закономерностям, чем физиологические процессы в организме» (с. 5).

Однако при просмотре работ соответствующего периода создается впечатление, что, по крайней мере, в гидробиологии, приверженность органицизму не была идеологически слишком опасной для авторов, поэтому многие ученые продолжали пользоваться им в последующие годы. Так, В.И. Жадин, как уже было рассмотрено в соответствующей главе, в 1940-х гг. довел до крайности параллель развития водоема и организма, предложив применить к рекам и озерам биогенетический закон Геккеля – Мюллера.

Но организмоцентризм как система мышления удовлетворял не всех ученых и далеко не только по идеологическим соображениям. За пределами нашей страны А. Тэнсли (Tansley, 1935), подвергнув резкой критике работы Ф. Клементса, считал, что сообщество и организм не могут рассматриваться как аналоги. На взглядах Тэнсли стоит остановиться подробнее, поскольку именно он ввел термин «экосистема».

Тэнсли полагал, что Клементс упростил сложные отношения организмов, а также считал, что «квази-организм» (термин Тэнсли), которому Клементс уподобляет растительную формацию, не имеет черт реального живого организма.

Тэнсли посчитал необходимым отказаться и от распространенного термина «сообщество». Согласно Тэнсли растения и животные не могут быть членами чего-то, а термин «сообщество» дает именно такой смысл. Очевидно, что Тэнсли здесь намекает на социологические аналогии. Он обращается к физике и предлагает называть «сети жизни, соответствующие определенным комплексам факторов внешней среды, реальными “целостностями”, часто высоко интегрированными, которые представляют собой живые ядра *систем в смысле физика*. Только я не думаю, что их подходяще описывать как организм (за исключением “органицистского” смысла). Я предпочитаю рассматривать их, совместно с совокупностью действующих физических факторов, просто как “системы”» (Tansley, 1935, p. 297). Эти слова автора выглядят довольно туманными, но недвусмысленно указывают на физическую трактовку рассматриваемых им «систем». Но затем Тэнсли конкретизирует понятие системы, которая далее по тексту без объяснения перехода быстро превращается в экосистему. Тэнсли говорит о тесном единстве живых и неживых компонентов экосистемы, включающей: «…не только комплексы организмов, но также целый комплекс физических факторов, формирующих то, что мы называем окружающей средой биома — факторы местообитания в широчайшем смысле. Несмотря на то, что организмы могут вызывать наш первейший интерес, когда мы пытаемся мыслить фундаментально, мы не можем отделить их от особой среды, вместе с которой они формируют одну *физическую систему*. Именно такая система с точки зрения эколога и есть основная единица природы на лике Земли. Наше естественное человеческое предубеждение побуждает нас рассматривать организмы (в смысле биолога) как более важные части этих систем, но, конечно, неорганические «факторы» тоже части — без них нет систем, а также идет постоянный обмен самых разных вариантов внутри каждой системы, не только между организмами, но и между органическим и неорганическим. *Эти экосистемы*, как мы можем назвать их, разнообразны в размерах и видах. Они формируют одну категорию *многомерных физических систем мира* (*в оригинале — universe — A.P.*), которые варьируют от космоса до атома» (там же, p. 299). Тэнсли также говорит о том, что живые и неживые компоненты находятся в экосистеме в состоянии механического равновесия.

По мнению историков науки, на взгляды Тэнсли повлияли успехи современной ему физики (Golley, 1993). Таким образом, Тэнсли проложил путь от органицистской к физикалистской трактовке надорганизменных единиц. Кроме того, акцентируя внимание на взаимодействии живого и неживого и постоянный обмен между этими компонентами, Тэнсли, по мнению историков экологии, как бы открыл дорогу исследованиям биогеохимических потоков и продуктивности (van der Valk, 2014). Однако в своей дискуссионной статье Тэнсли только обозначил понятие, но не дал конкретных путей, по которым следует изучать экосистему.

Развитие экосистемных идей произошло в области гидробиологии, а затем и во всей экологии, уже благодаря работам Р. Линдемана (Golley, 1993). Однако Линдеман опирался на идеи авторов, которых привлекали пищевые отношения организмов и своеобразный баланс между разными их группами.

2. Развитие представлений о количественных отношениях организмов. Общие черты трофодинамики Р. Линдемана

Внимание ряда гидробиологов к пищевым связям организмов с необходимостью привело к признанию наличия в водоеме определенных функциональных групп гидробионтов. Первый шаг на этом пути был сделан А. Тинеманном, который в работах середины 1920-х гг. впервые дал четкие и развернутые определения ключевым трофическим уровням (естественно, не употребляя самого термина «уровень») — продуценты, консументы, редуценты. Тинеманн писал: «Итак, население в каждом биотопе и в каждом биоценозе мы разделяем на продуцентов, производящих органическое вещество, таких, как зеленые растения, и консументов, таких как животные, которые потребляют. Есть и третья группа организмов, редуценты, в основном это бактерии. Разлагая после смерти растений и животных сложные органические вещества, из которых они состоят, редуценты превращают эти вещества во все более простые, в конце концов преобразуя их обратно в неорганические вещества, в первичную материю» (цит. по: Никольский, 2014, с. 132). Для иллюстрации высказанных положений Тинеманн снабдил свои работы схемой пищевого цикла в озере (рис. 5).

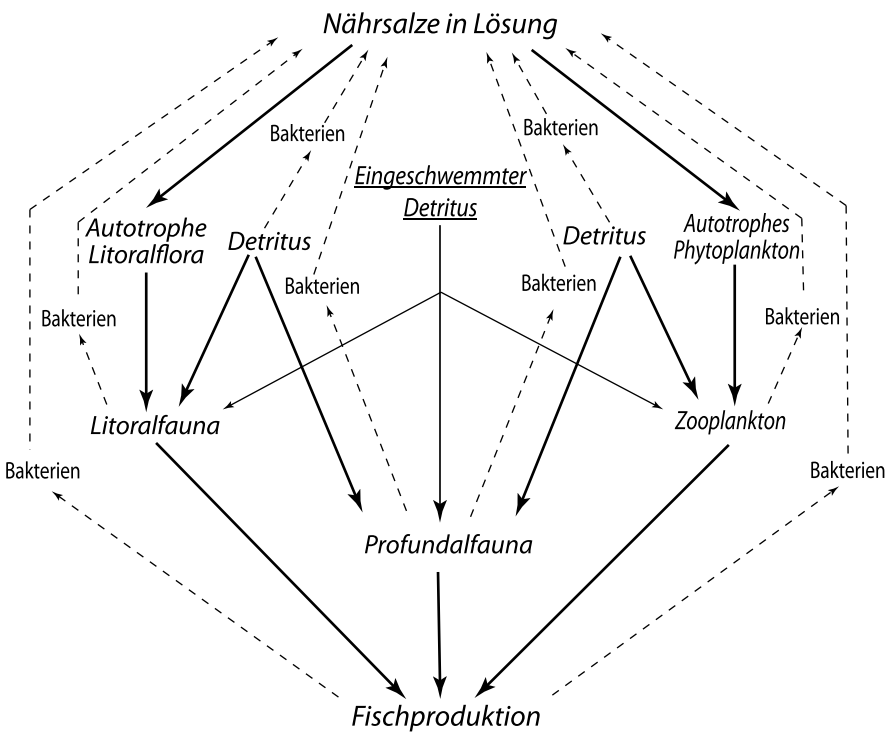


Рис. 5. Схема пищевого цикла в озере по А. Тинеманну, 1926 (из: Никольский, 2014). Объяснения в тексте.

Схема Тинеманна, действительно, имеет циклический характер: на одном полюсе цикла находятся растворенные питательные соли, на другом — рыба. На этой схеме можно увидеть ряд существенных моментов. Во-первых, по тесноте связей можно ясно различить в едином цикле несколько подсистем: литораль, планктонное сообщество, профундаль. Во-вторых, связующим звеном между многими компонентами являются бактерии. В-третьих, особое место занимает детрит.

Тинеманн не ограничился схематическим представлением о связях, но провел и количественное сопоставление первичной, промежуточной, и конечной продукции в озерах разных типов (рис. 6). Из схемы можно легко увидеть, что величины промежуточной и конечной продукции меньше, чем первичной, и величина промежуточной продукции всегда больше конечной.

По сути Тинеманн существенно развил представления о пищевой цепи, которые существовали, конечно, еще до него. А сами термины «продуценты», «консументы», «редуценты», по всей видимости, были впервые употреблены Дж. Джонстоном в его широко известной монографии «Условия жизни в море» (1919) (Никольский, 2014). Стоит отметить, что еще в 1913 г. В. Шелфорд опубликовал схему питания водных организмов в одном из озер США (Shelford, 1913). Примечательно, что раздел, в котором обсуждается сеть питания, называется «Равновесие».

Идея количественного соотношения, пропорциональности, между автотрофами и гетеротрофами, а также рядами гетеротрофов (фитофагов, зоофагов), в наземных сообществах была впервые высказана и проанализирована в 1931 г. российским

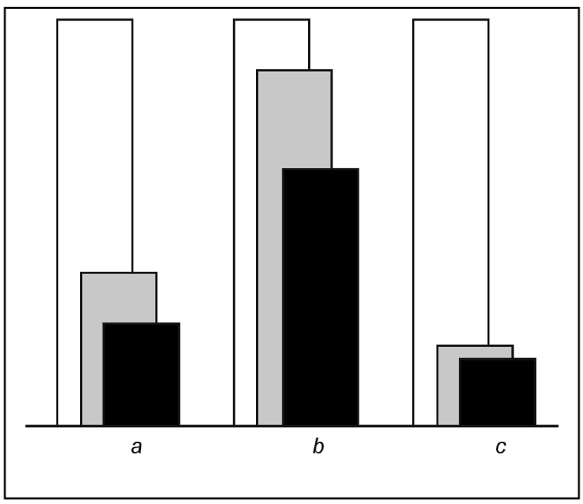


Рис. 6. Графическое отображение пропорции между первичной продукцией (растения; белые столбики), промежуточной продукцией (донные организмы; серые столбики), и конечной продукцией (рыба; черные столбики) в: a — эвтрофном озере; b — олиготрофном водоеме; c — мелководном озере любого трофического статуса. По А. Тинеманну, 1926, из: Никольский, 2014.

экологом В.В. Станчинским (1931). Он же предложил выражать равновесие биоценозов в форме годового баланса энергии и также оценивать вклад конкретного вида растений и животных в общий энергетический баланс в соответствующих единицах. Для этого необходимо перемножить средний вес организмов и их количество, а затем, зная калорийность, выразить полученную массу в количестве энергии. Впрочем, Станчинский не привел конкретных расчетов в качестве иллюстрации своих теоретических выкладок.

Идея равновесия в сообществах приобрела большое распространение среди биологов 1930-х гг. Под влиянием биогеохимических представлений В.И. Вернадского (в частности, о влиянии живых организмов на газовый состав вод (Вернадский, 1929)) на Болшевской биологической станции в Московской области начинает исследования геохимик Лев Сергеевич Селиванов (1908–1945). Работы Селиванова — это также первая попытка системного анализа процессов в водоеме. Селиванов (1930) предлагает смотреть на водоем как на систему, «каждая из частей которой находится в непрерывном взаимодействии со всеми остальными. Результат — состояние равновесия, характеризующееся в каждый данный момент установившимся режимом каждой из составляющей систему частей» (с. 24). Среди элементов этой системы Селиванов предлагает различать «те, которые являются функцией геологической истории данного района и независящие от процессов протекающих или ранее протекавших в водоеме, так и те, которые представлены образованиями позднейшими, являющимися функцией индивидуального развития ее. К первой группе относятся атмосфера, грунты водоема (не его собственные отложения), а также питающие его источники; ко второй — его отложения органические и неорганические, все вещества, находящиеся в растворе, состав которых лишь отчасти определяется грунтами водоема, сама вода, весь состав фауны и флоры, и т.д. Наиболее общим свойством элементов является способность их воздействовать на все остальные и, в свою очередь, подвергаться воздействию со стороны их. Определенный качественный и количественный состав фауны и флоры, установившийся газовый, ионный и молекулярный режим воды, неизменный комплекс соединений в илах, характеризуют установившееся равновесие. Смещение точки равновесия выражается в изменении количества элемента в какой-либо точке с течением времени» (там же, с. 26).

Селиванов подчеркивает, что изменения количества элементов в системе водоема происходят в основном за счет жизнедеятельности организмов. Он утверждает, что: «Процессы роста и размножения, а также обмена веществ, здесь особенно важны» (Селиванов, 1930, с. 25). Относительно концентрации веществ Селиванов указывает, что какие-то элементы системы действуют на содержание определенных веществ «положительным образом — его продуцируют, другие отрицательным — его поглощают. Результат — равновесие, точка которого может считаться постоянной, если только промежуток времени достаточно мал» (там же, с. 26).

Переходя к рассмотрению кислородного режима реки, Селиванов (1930) говорит: «Газовый режим водоемов бедных жизнью и органическими веществами зависит главным образом от температуры их, определяющей предел возможной растворимости газов в воде» (с. 27). В то же время он подчеркивает, что влияние атмосферы может быть значительным лишь для неглубоких водоемов, «поверхност-

ный слой которых велик по сравнению со всей массой воды» (там же, с. 28). Это может быть настолько значимым, что автор полагает считать такие водоемы по их газовому режиму «скорее лишь придатком атмосферы». Кислородный режим водоемов, богатых жизнью, по мнению Селиванова, вовсе не зависит от атмосферы. Кроме того, в этом случае нужно принимать во внимание, что происходит обмен газами между всей толщей воды и ее придонным слоем. Ученый обращает внимание на необратимость газовых равновесий, существующих в водоеме. Для кислорода такая необратимость обычна, поскольку существует самостоятельный источник свободного кислорода в виде фотосинтеза. В отношении поглощения кислорода ведущая роль принадлежит дыхательным процессам организмов. В целом равновесие между газами атмосферы и газами, растворенными в воде, как замечает Селиванов (1936), нарушается в основном процессами жизнедеятельности организмов.

Кроме того, Селиванов отмечал, что видовой состав населения биоценозов не имеет значения в плане воздействия на химизм среды. Здесь нужно выделять «группы организмов с одинаковыми геохимическими функциями» (Селиванов, 1935). То есть, Селиванов предлагает функциональный принцип дифференциации живых организмов — по их роли во влиянии на среду.

Таким образом, к середине 1930-х гг. у биологов постепенно сформировалось представление об особых системах, в рамках которых наблюдается взаимодействие организмов и тесная взаимосвязь живых и неживых структур. При этом, как они полагали, эти системы характеризуются равновесием, проявляющимся в определенной пропорциональности между функционально различными (по их влиянию на среду) группами организмов. Особое значение придавалось месту организмов в пищевой цепи. Пищевые связи организмов и их количество и масса находятся в непосредственной связи с количеством энергии, циркулирующей между функциональными группами. Нужно отметить, что в те же годы большое влияние на мышление исследователей без преувеличения всего мира оказало учение о биосфере В.И. Вернадского (Levit, 2011). В общем экологов привлекла мысль об особом значении живых организмов, которые играют основную средопреобразующую роль. При этом они выступают как накопители химических элементов в своих телах, поэтому масса рассматривается как важнейший показатель (Виноградов, 1930). Собственно, работа В.В. Станчинского написана в значительной мере под влиянием идей Вернадского (Weiner, 1988).

Безусловно, наибольший вклад в оформление теории экосистем внесли работы Р. Линдемана (1915–1942). Линдеман за свою очень короткую жизнь (он прожил всего 27 лет) опубликовал лишь несколько статей. Все его публикации пришлись на конец 1930-х – начало 1940-х гг. Линдеман в начале научной карьеры был вовлечен в проведение исследований одного озера (Cedar Creek Bog в оригинале или Кедровое озеро в переводе, Цедар Бог в русскоязычной литературе). Это озеро рассматривалось лимнологами как так называемое «стареющее», то есть, близкое к исчезновению в результате зарастания. В итоге объединения усилий коллектива ученых, изучавших разные аспекты развития этого озера, появилась серия статей под общим заголовком «Ecological Studies of a Senescent Lake», опубликованных в журналах «The American Midland Naturalist» и «Ecology». Первая статья Линдемана, озаглавленная «The Developmental History of Cedar Creek Bog, Minnesota» (Lindeman, 1941b), вышла

в рамках этой серии и была выполнена в целом в описательном духе. Линдеман описывает сукцессию растительности, геологические особенности озера, характер отложений, в результате чего подтверждается мнение о «старении» водоема — озеро зарастает, так что вода занимает уже только 10% его прежней площади.

Уже в следующей статье (Lindeman, 1941a) Линдеман анализирует динамику пищевых циклов в этом озере. Эта работа требует специального анализа. Линдеман пишет, что проблема пищевых отношений организмов исключительно важна, однако сделаны лишь немногие попытки на пути ее решения. Он приводит свою схему пищевого цикла (рис. 7), которая очень напоминает схему А. Тинеманна 1926 г. (рис. 5), однако главное их отличие состоит в том, что Линдеман поместил в центр схемы бактерии и иловые донные отложения. Далее он исключительно подробно, практически как зоолог или ботаник, описывает экологические группы гидробионтов. В то же время, отмечая сезонные изменения химизма воды, Линдеман отмечает, что по колебаниям в содержании растворенных веществ можно судить об интенсивности биологических процессов.

По мнению автора, продуктивность — термин с весьма широким содержанием, применимый как к общим темпам продуцирования, так и к продукции конкретной пищевой группы организмов в озере. Этот тезис Линдемана абсолютно созвучен с высказываниями гидробиологов СССР в ходе дискуссии 1936 г. По Линдеману можно говорить о планктонной, донной, рыбной, продуктивности, и т.д. Но валовая продукция озера может быть определена как общая годовая продукция макрофитов и фитопланктона.

На основе данных количественных учетов организмов разных групп с помощью принятой им калорийности, а также переводных коэффициентов, приведенных в работе Ч. Джудея (Juday, 1940), Линдеман рассчитывает годичную продукцию пищевых групп гидробионтов, выраженную в калориях на квадратный сантиметр по годам**.** Таким образом, он получает продукцию наннопланктона, продукцию так называемого «сетного» фитопланктона (крупные формы водорослей, попадающие в пробу при отборе планктонной сеткой), макрофитов, зоопланктона, планктонных хищников, травоядных, бентосных хищников, плавающих хищников (рис. 8). Итог расчетов он подводит в виде суммарной продукции продуцентов, первичных и вторичных консументов, всех консументов в целом. Далее он рассчитывает соотношения между продукцией разных групп организмов. В результате Линдеман устанавливает соотношения между первичными консументами и продуцентами, вторичными консументами и продуцентами, вторичными и первичными консументами. В заключение Линдеман рассматривает вопрос об экологической эффективности пищевых цепей. По Линдеману соотношение продуктивности (продукции) пищевых групп только тогда может отражать отношение физиологических эффективностей (имеется в виду эффективность использования пищи на рост), когда пища выступает единственным лимитирующим фактором. Но на деле это далеко не всегда так, поэтому соотношения продукции разных групп гораздо ниже, чем можно ожидать, исходя из чисто физиологических расчетов.

Итак, Линдеман в обсуждаемой работе рассмотрел соотношение трофических и экологических групп гидробионтов в энергетических единицах и наметил предварительные соображения об эффективности в передаче энергии между ними.

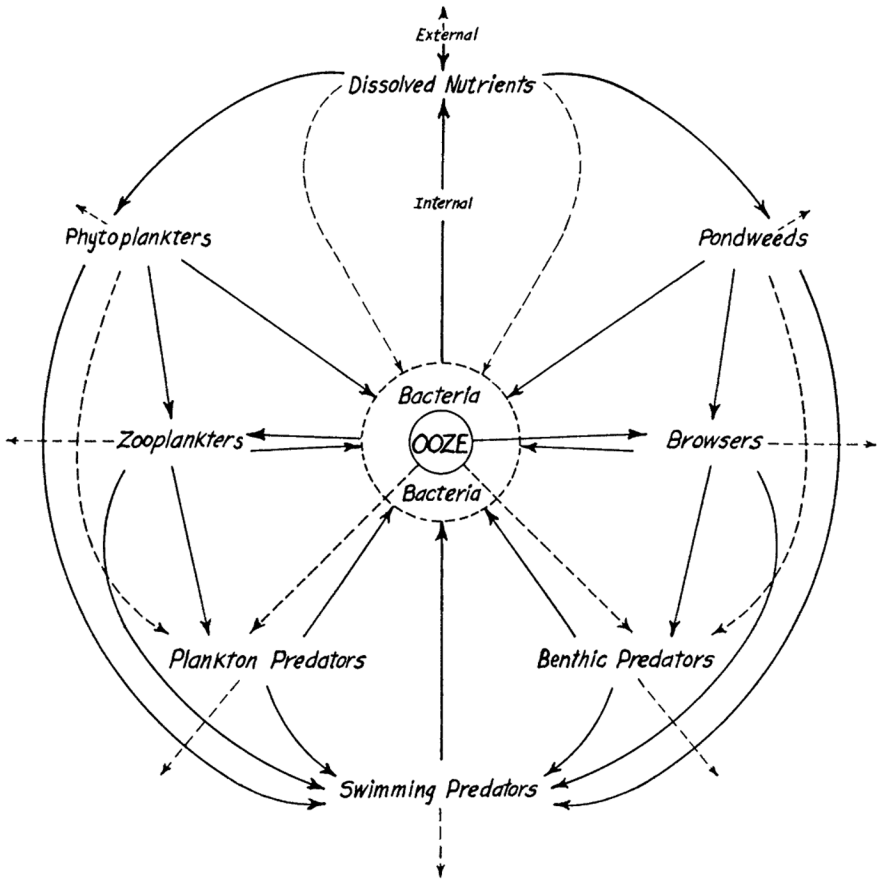


Рис. 7. Схема связей между группами организмов в «стареющем» озере (из: Lindeman, 1941a). Объяснения в тексте.

В проанализированной работе прослеживается влияние на Линдемана двух авторов. Во-первых, это, конечно, А. Тинеманн, схему которого он слегка модифицировал и принял за основу. Во-вторых, это Ч. Джудей, энергетические расчеты которого Линдеман повторил на несколько другом уровне: если Джудей рассматривал только экологические группы гидробионтов, то Линдеман — трофические группы. Однако Линдеман, как и Джудей, пользовался лишь энергетическим эквивалентом биомассы. Линдеман в отличие от Джудея рассматривал пищевые отношения, а не бюджет энергии всего водоема. Схема расчетов Линдемана была впоследствии повторена практически без изменений в работе на другом водоеме К. Дининым (Dineen, 1953), которого также интересовало развитие водоема. Весьма интересно, что ни Джудей, ни Линдеман, ни Динин, не проводили измерения первич-

TABLE 4.—Annual Production of Food Groups in Cedar Bog Lake, as cal/cm².

	1937	*1938*	*1939*	*1940*	*Mean*	*S.E.*
Nannoplankters	19.6	20.4	16.7	9.9	16.7 ±	2.2
Net phytoplankters	1.5	9.8	18.9	6.3	9.1 ±	3.7
Pondweeds	63.0	10.5	35.0	70.0	44.6 ±	9.7
Zooplankters	8.5	5.3	7.4	3.2	6.1 ±	1.2
Plankton Predators	0.1	0.3	1.9	0.9	0.8 ±	0.4
Browsers	1.0	0.3	1.0	1.0	0.8 ±	0.2
Benthic Predators	0.1	0.2	0.1	0.4	0.2 ±	0.07
Swimming Predators	0.5	0.1	0.4	0.4	0.3 ±	0.13
Total Producers	84.1	40.7	70.6	85.9	70.3 ±	10.14
Primary Consumers	9.5	5.6	8.4	4.2	7.0 ±	1.07
Secondary Consumers	0.7	0.6	2.4	1.7	1.3 ±	0.43
Total Consumers	10.2	6.2	10.8	5.9	8.3 ±	1.22

Рис. 8. Сводная таблица годовой продукции разных групп организмов в озере Цедар Бог (из: Lindeman, 1941a).

ной продукции, метод которого был прекрасно знаком, по крайней мере, первому автору[36].

В широко известной статье 1942 г. (Lindeman, 1942; Линдеман, 1943) Линдеман сделал попытку объединить представления о продуктивности, пищевых цепях и сукцессиях сообществ в рамках обозначенного им направления в экологии — трофодинамики (Golley, 1993). При этом он уже активно пользуется понятием «экосистема». В статье Линдеман, с одной стороны, использовал данные своих наблюдений на озере Цедар Бог, а, с другой стороны, включил в нее некоторые материалы и идеи Дж.Э. Хатчинсона, под руководством которого он заканчивал работу над своей диссертацией (Cook, 1977). Как известно, Хатчинсон создал неопубликованный курс лекций по лимнологии, в котором впервые ввел понятие «трофический уровень» как группы организмов, занимающей определенное место в цепи передачи аккумулированной солнечной энергии. Хатчинсон в свою очередь находился под большим влиянием воззрений В.И. Вернадского.

История публикации Линдеманом своей статьи довольно непростая, и она хорошо описана (Cook, 1977). Вкратце она сводится к следующему. Сначала на рукопись, направленную автором в журнал «Ecology», поступили две отрицательные рецензии крупных экологов (примечательно, что одним из них был Ч. Джудей), на основании которых рукопись была отклонена. Но после вмешательства Хатчинсона главный редактор журнала «Ecology» все же принял ее к печати в несколько переработанном виде. Однако Линдеман уже не смог увидеть свой труд опубликованным, ибо скончался в результате серьезной болезни печени. Основные доводы рецензентов, почему работу нельзя публиковать: она носит слишком теоретический

[36] Кроме того, сам Р. Линдеман был лично знаком с Г. Райли (Golley, 1993), поэтому, вероятно, должен был знать о применении им метода склянок.

характер, а также выполнена с использованием материалов, полученных только на одном озере, а не на серии водоемов. То есть, научного содержания работы рецензенты фактически не касались.

В этой статье Линдеман сначала рассматривает новое направление — трофодинамическая экология. По его мнению, трофодинамика означает перенос энергии из одной части экосистемы в другую в процессе пищевых отношений организмов. Ученый пишет: «Количественное изучение продуктивности дает основание сформулировать некоторые трофические (пищевые) принципы, которые в применении к серии сукцессий по-новому освещают динамику смены биоценозов. <…> Трофико-динамическая точка зрения, на которой стоит автор настоящей статьи, подчеркивает тесную связь пищевых или энергетических отношений в пределах элементарного сообщества с процессом сукцессии» (здесь и далее, за исключением одного оговоренного случая, эта работа цитируется по русскоязычному переводу В.В. Алпатова: Линдеман, 1943, с. 552). Из этих слов понятно, что Линдеман рассматривает пищевые или энергетические отношения как эквивалентные. Иными словами, согласно Линдеману, питание — ведущий процесс передачи энергии.

Линдеман (1943) пишет, что озеро «представляет собой первичную правомочную экологическую единицу, так как все более мелкие «сообщества», упомянутые выше (*имеются в виду обычно выделяемые планктонные, бентосные сообщества, и т.д. — А.Р.*), зависят от других составных частей пресноводного пищевого цикла (*ссылка на схему как на рисунке 7 в этой книге — А.Р.*) в самом своем существовании» (с. 552–553). Линдеман (1943), глубоко оценивший экосистемную идею А. Тэнсли, приходит к выводу, что живые и неживые компоненты водоема весьма тесно связаны между собой за счет круговорота веществ: «При дальнейшем продумывании значения пищевого цикла приходишь к убеждению, что неестественно и произвольно проводить границу между живыми организмами как частью «живого сообщества», мертвыми организмами и неорганическими пищевыми запасами, как частью внешней среды. Трудность разграничения на живое сообщество и неживую среду можно продемонстрировать на примере рассмотрения медленно отмирающих водных растений, покрытых перифитоном, элементы которого также непрерывно отмирают. На рис. 1 (*рисунок 7 в настоящей книге — А.Р.*) видно, что большая часть неживого рождающегося ила быстро переходит через «растворимые пищевые вещества» обратно в «живое сообщество». Непрерывно идущий органико-неорганический круговорот пищевого вещества так тесно скомпонован, что было бы насилием даже на таком примере, как озеро, подчеркивать «биологический» момент в системе более основного функционального характера» (там же). В этих словах Линдеман как бы конкретизирует, в чем именно заключается целостность экосистемы, то есть, наполняет материальным содержанием понятие Тэнсли. Линдеман заключает: «Анализ пищевых отношений показывает, что биотическое сообщество не может быть четко отделено от его абиотической среды…» (Lindeman, 1942, p. 415).

Линдеман постоянно подчеркивает, что вся жизнь в экосистеме зависит от поступающей солнечной энергии. Пользуясь понятиями о роли продуцентов, консументов, редуцентов, разработанных А. Тинеманном, а также руководствуясь представлением о трофических уровнях Дж.Э. Хатчинсона, Линдеман пишет, что раз-

личные пищевые уровни имеют различные запасы энергии. В то же самое время в величины этих запасов необходимо внести поправки на рассеяние энергии в результате дыхания, хищничества и разложения. Обсуждая величины этих потерь, Линдеман (1943) приходит к выводу, что «процент потери энергии через дыхание прогрессивно увеличивается на более высоких уровнях пищевого цикла» (с. 558). В итоге: «…интенсивность продукции не может быть меньше и почти всегда будет больше, чем интенсивность первичного потребления, которое, в свою очередь, в таком же отношении стоит к вторичному потреблению, и т.д.» (там же, с. 562).

Далее Линдеман рассматривает экологическую эффективность сукцессий в озерах и при этом приводит соображения относительно продуктивности озера как целого. Согласно Линдеману озеро в силу «вогнутости» субстрата зависит от потока питательных веществ, поступающих извне. Постепенно заносясь осадками, оно, в конечном счете, зарастает, становясь частью наземной экосистемы. Линдеман рассматривает стадии эвтрофирования с позиции эффективности консументов. При олиготрофии наблюдается «разумный» пищевой цикл, при котором эффективность популяций консументов достаточно высока, так как нет избытка органических веществ, а количество продукции лимитировано запасом растворенных в воде соединений. По мере повышения уровня трофии водоема в ходе накопления избытка органических веществ постепенно наступает дефицит кислорода. В результате начинает падать эффективность консументов. При этом продуктивность фитопланктона нарастает весьма быстро на первых стадиях повышения трофии. Затем проявляющийся в ходе углубления процесса ил начинает действовать как буфер, поддерживая продуктивность озера в равновесии в ходе эвтрофной стадии сукцессии. Сукцессия продолжается со скоростью, соответствующей скорости накопления осадков. Продолжительность этой стадии зависит не только от интенсивности осадконакопления, но и от средней глубины озера. При старении озера продуктивность сильно падает, и во время поздней стадии старения общая продуктивность начинает все больше зависеть от климатических факторов, что с наибольшей яркостью проявляется в наземной стадии. Эти словесные рассуждения он сопроводил схемой (рис. 9). В заключение работы Линдеман также останавливается на необходимости изучения эффективности продуцентов (процент использования солнечной энергии) и консументов.

Концепция Линдемана в целом далека от завершенности. Она лишь позволяет наметить дальнейшие пути изучения озерных экосистем с точки зрения продуктивности. Однако даже в его наметках ясно самое главное. Линдеман с использованием количественных отношений (эффективность), рассматривает передачу поглощенной автотрофным звеном солнечной энергии через последовательный ряд консументов, связанных пищевыми отношениями. Пропорциональность между автотрофами и гетеротрофами, о которой говорил, например, В.В. Станчинский, получает реальное биологическое содержание в смысле доли использования энергии. К тому же и взаимосвязи в экосистеме также приобретают конкретный биологический смысл как поток энергии через пищевые цепи. Кроме того, экосистема с точки зрения Линдемана динамична: по мере сукцессии эффективность использования энергии разными трофическими уровнями меняется в зависимости от общих условий (в частности, от глубины и общих морфоэдафических условий). Одна из глав-

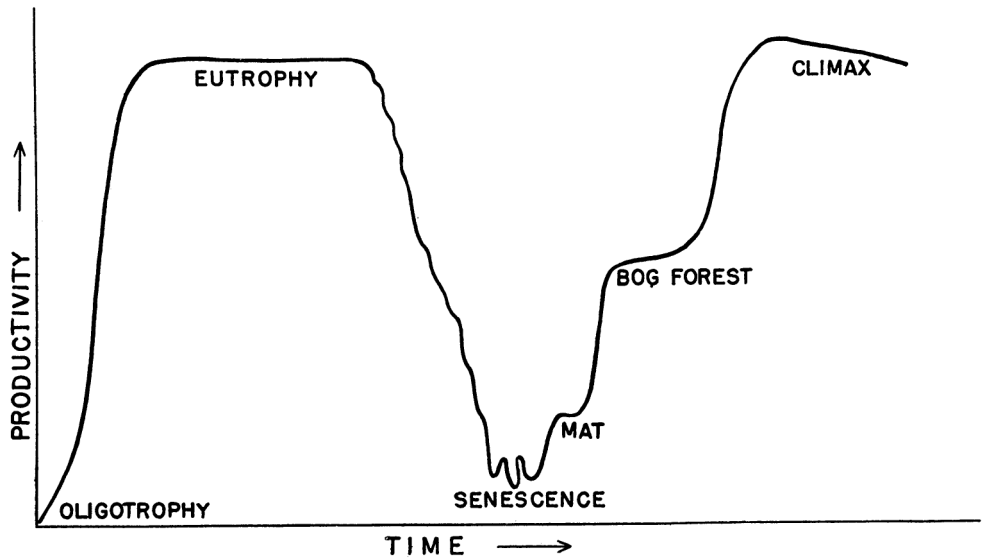


Рис. 9. Схема хода изменения продуктивности (productivity) в ходе сукцессии (hydrosere) озерных сообществ вплоть до климакса (climax). Из: Lindeman, 1942. Объяснения в тексте.

нейших заслуг Линдемана состоит в том, что он впервые дал процессам в экосистеме энергетическую трактовку.

3. Сравнительный анализ трофодинамики Р. Линдемана, концепции биотического баланса Г.Г. Винберга и теории биологической продуктивности водоемов В.И. Жадина

Поскольку экосистемные исследования в прямом смысле начались разработкой трофодинамической концепции Р. Линдемана, впервые адаптировавшего новый термин «экосистема» к конкретным природным объектам и процессам (Golley, 1993), то представляет интерес сравнение его системы взглядов и других теоретических представлений о целостности водоема, возникших примерно в тот же период времени. В данном разделе будет проведен сравнительный анализ концепции биотического баланса водоемов Г.Г. Винберга, теории В.И. Жадина, и трофодинамики Р. Линдемана.

На первый взгляд, представляется, что работы Линдемана, Жадина, Винберга, если сопоставлять их названия и наиболее часто употребляемую авторами терминологию, трудно сравнимы. Особенно это касается теории Жадина, которая выглядит в данном ряду «посторонней». Действительно, Линдеман рассматривает экологическую эффективность в ходе сукцессии, Жадин говорит об аккумуляции и сме-

не речных донных биоценозов, Винберг рассматривает метаболические процессы в водной толще как основу баланса органических веществ в водоеме. Если Линдеман и Винберг рассматривают вопросы переноса энергии, соотношение первичной и вторичной продукции, и т.д., то Жадин об энергии ничего не говорит, обсуждая только таксономический состав и биомассу бентоса. Однако стоит выделить главные принципы, по которым необходимо провести сравнение на единообразной основе. Главные аспекты такого сравнительного анализа следующие: отношение авторов концепций к механизму или процессу, который объединяет все сообщества водоема в одно целое; особенности круговорота веществ и потока энергии, выделяемые учеными; роль планктонных и бентосных организмов; теснота и характер взаимоотношений живых организмов и неживых компонентов водоема, роль абиотических и биотических (биоценотических) факторов; отношение авторов к роли физиологических процессов (питание, обмен) гидробионтов.

В современном понимании экосистема есть совокупность сообществ живых организмов и абиотического окружения, которые взаимодействуют друг с другом, в результате чего организуется поток энергии и осуществляется круговорот веществ (Одум, 1986). Разумеется, круговорот веществ в каждой экосистеме включен в систему глобальных биогеохимических процессов, происходящих на уровне всей биосферы (Колчинский, 1990). При этом в российской традиции живым организмам придается решающее значение в данном круговороте, в чем прослеживается влияние взглядов В.И. Вернадского на живое вещество как основной геологический фактор, меняющий биосферу (Levit, 2011). В мировой традиции, хотя это и не высказывается прямо, но хорошо видно из публикаций, живое и неживое рассматривается в биогеохимических потоках как бы наравне, как части одного целого. Такой подход хорошо иллюстрируют слова Ю. Одума (1986): «Экосистема — основная функциональная единица в экологии, поскольку в нее входят и организмы, и неживая среда — компоненты, взаимно влияющие на свойства друг друга и необходимые для поддержания жизни в той ее форме, которая существует на Земле» (с. 24).

Все три обсуждаемых автора в своих построениях постарались показать, что водоем есть целостный объект, и эта целостность достигается за счет круговорота веществ. Ярче всего эта мысль выражена у Жадина, который видел целостность реки в процессе аккумуляции органических веществ, поступающих с водосбора. Естественно, что в реке, особенно в верховьях, в силу ее гидрологических особенностей преобладают аллохтонные влияния, а собственно биотические процессы отступают на второй план (Протасов, 2008). Впрочем, Жадин придает значению и тому факту, что в целом ряде случаев аккумуляция происходит и в результате автохтонных процессов (отложение фекалий и псевдофекалий). Логическая проблема осмысления теории Жадина состоит в том, что процесс аккумуляции может быть как основой, так и результатом продукционных процессов в водоеме. Жадин же не разделяет аллохтонную и автохтонную аккумуляцию. Собственно, на его материале это сделать и невозможно. В результате применение термина «аккумуляция» несколько стирает природу явлений в конкретном водоеме. В то же самое время Жадин рассматривал заиление как крайнюю степень проявления аккумуляции. Замечательно, что по современным данным, степень заиления водохранилищ находится в связи с уровнем их трофии (по хлорофиллу «а» и первичной продукции): «Увеличение соотноше-

ния между площадями илистых и песчанистых грунтов, как правило, соответствует повышению уровня трофии водоемов» (Сигарева, 2012, с. 171).

Так или иначе, но под влиянием уровня и характера аккумуляции в реке происходит закономерная смена биоценозов. Поэтому для Жадина водоем есть система биоценозов, совокупность и состав которых меняется в зависимости от степени накопления органических веществ в водоеме. И здесь дыхательные адаптации животных выходят на первый план, поэтому соотношение количества видов и биомассы первичноводных и вторичноводных животных может служить индикатором уровня аккумуляции.

Однако еще важнее другое. График зависимости числа видов и биомассы от степени аккумуляции Жадина (рис. 3) очень напоминает рассуждения Линдемана о скорости изменения продукции и эффективности консументов в ходе сукцессии. Только Жадин оперирует абсолютными значениями биомассы для одной группы гидробионтов (бентоса), а Линдеман — соотношением продукции разных трофических уровней. Линдеман также придавал значение накоплению органических веществ в озерной котловине («аккумуляции» по терминологии Жадина). Уже упомянуто о том, что Линдеман акцентировал внимание на «вогнутости» озера. По Линдеману получается, что озеро заносится осадками, как в результате влияний извне, так и в ходе увеличения его продуктивности. Линдеман говорил, что в начале сукцессии продуктивность нарастает быстро, а затем скорость ее нарастания снижается и зависит уже от уровня накопления осадков. На графике Жадина то же самое выражено более наглядно. Как уже отмечалось, Жадин объясняет причину несовпадения оптимума биомассы и числа видов. Она заключается в увеличении скорости роста оставшихся немногих видов, выдерживающих низкое содержание кислорода. Здесь можно говорить (в терминологии Линдемана) о большей эффективности роста донных организмов при резком увеличении накопления органических веществ. Можно представить график Жадина по-другому, если применять его правило не только к рекам, но и к озерам. Если принять, что аккумуляция в ряде случаев может быть отображением первичной продукции, а биомассу бентоса грубо рассматривать как вторичную продукцию (что, конечно, служит чисто иллюстративным целям), то качественный характер соотношений между ними (по крайней мере, скорость изменения) становится еще более наглядным, чем у Линдемана. Резкое падение биомассы при дальнейшей аккумуляции означает резкое уменьшение эффективности используемых органических веществ в силу серьезного кислородного дефицита. Если приравнять гипераккумуляцию Жадина к «старению» водоема Линдемана, то график Жадина подтверждает точку зрения Линдемана о том, что при «старении» продуктивность водоема сильно падает. Жадин также считал, что климакс в этой сукцессии не наступает. Теперь интересно сопоставить график изменения аккумуляции Жадина (рис. 3) и продуктивности Линдемана (рис. 9). Получается, что график Жадина — это левая часть схемы Линдемана, то есть, у Жадина «отсечена» наземная стадия сукцессии, поэтому он и не рассматривает климакс. Таким образом, Жадин и Линдеман разными путями трактуют один и тот же вопрос о сукцессии биоценозов в водоеме по мере его старения.

По Винбергу целостность водоема выражается в том, что основные процессы круговорота органических веществ протекают в водной толще за счет жизнедея-

тельности планктона. Основная масса органических веществ образуется именно здесь. Темпы образования и разрушения органических веществ, то есть, продукции и деструкции, являются характерными величинами для конкретного водоема и зависят от совокупности его лимнических особенностей (прежде всего, глубины и прозрачности). Винберг совершенно не рассматривал сукцессии в водоеме.

Подобно Линдеману Винберг также анализировал энергетические потоки, но в отличие от него оперировал не энергетическим эквивалентом биомассы, а скоростью процессов. То есть, в центре подхода Винберга (1946) были не группы организмов, а процессы круговорота веществ: «С количественной стороны связи и взаимная зависимость между элементами системы выразятся в переходе некоторого количества вещества и энергии в единицу времени, т.е. искомые величины должны иметь размерность скорости. <…> Речь идет о скоростях частных процессов, которые выражают количество переходящего из одной части системы в другую вещества или энергии. Только в этом случае мы имеем дело не с регистрацией изменений одного компонента системы, а с величинами, выражающими процесс взаимодействия, функциональные отношения между разными компонентами системы» (с. 45). Линдеман, вероятно, знал о скляночном методе, который применял Г. Райли в 1937–1938 гг. (Riley, 1939), но по какой-то причине не использовал его, а ограничился традиционным количественным учетом организмов, рассчитав энергетический эквивалент их масс. Винберг (1960) отмечал по этому поводу: «Коренным пороком расчетов Линдемана является то, что использованные им исходные величины получены с помощью статических методов, дающих возможность судить только о биомассе отдельных групп населения водоема. Поэтому переход к продукции по необходимости был сделан с помощью в большой мере произвольных коэффициентов» (с. 31–32). Применение такого учета еще больше сближает позиции Жадина и Линдемана, как ни удивительно это может показаться на первый взгляд. Еще раз отметим, что на сходство взглядов этих исследователей обратил в свое время внимание Г.С. Карзинкин (1952).

Наиболее существенной отличительной чертой взглядов Винберга является то, что для него важно не влияние водосбора, а воздействие гидробионтов на среду (прежде всего, на газовый режим водоемов) за счет своих физиологических функций. Винберг придавал значение ведущей роли живых организмов. По Винбергу (1946) организм не просто часть целого (водоема), а такая часть, которая имеет в этом целом определенное функциональное значение: «Рассматривая озеро как в достаточной мере автономную систему определенного уровня интеграции явлений, и население, как один из взаимозависимых компонентов ее, необходимо учитывать особое положение этого компонента, благодаря присущей живым организмам особенности удлинять путь рассеяния энергии солнечной радиации, нарушать равновесные физико-химические системы в окружающей среде и служить на этой основе мощным фактором трансформации материи. Это та “активность” живых организмов, которая отличает их от косных тел (Вернадский), то свойство их, которое позволяет говорить, что: “жизнь — независимое переменное в системе водоема” (Селиванов, 1936). <…> Определяя количественно функциональную роль населения в системе водоема, мы, тем самым, измеряем и силу преобразующей среду деятельности его, находим определенное выражение для некоторого дифференциального

момента биогеохимической функции жизни. Такая постановка вопроса подчеркивает не только неразрывную связь биотических и абиотических явлений в водоеме, но и особую своеобразную роль живых организмов» (с. 25). Сравним это высказывание с приведенными в предыдущем разделе словами Линдемана о «неестественности» и «произвольности» границ живого и неживого в экосистеме, о невозможности четко отделить сообщество от абиотической среды. Далее Винберг уже прямо писал, что мнение Линдемана о тесной связи живого и неживого является «крайним» по причине именно особой, активной, роли живых организмов, и Винберг поэтому не соглашается с данным мнением.

Винберг несколько раз подчеркивает отличие своих взглядов от взглядов Линдемана и в особенности Дж.Э. Хатчинсона. Как он пишет в своей докторской диссертации (Винберг, 1946), идея трофических уровней слишком жестка для описания явлений в природе. Здесь он соглашается с В.С. Ивлевым (1945) в том, что, как тот считал, природа не позволяет разнести организмы «по полочкам». По Винбергу (1946) уже деструкция включает в себя разных членов трофической цепи: «Однако концепция Гетчинсона (*Хатчинсона — А.Р.*) сильно разнится от схемы биотического баланса. Валовая первичная продукция планктона в нашем понимании совпадает с первым уровнем использования солнечной энергии Гетчинсона. Этим и исчерпывается совпадение. Уже величина деструкции в водной массе представляет собой суммарный результат дыхания фито- и зоопланктона, т.е. разных членов пищевых цепей, разных уровней использования энергии» (с. 50–51). Более того, нужно уметь выражать итог жизнедеятельности озера в целом, что как раз и позволяют сделать измерения продукции и деструкции, чего не делал Линдеман. Измерение скоростей отдельных процессов в этом общем итоге позволяет оценить функциональное значение каждой группы организмов.

Можно сказать, что все три системы взглядов, с одной стороны, хорошо дополняют друг друга, а с другой, раскрывают разные стили мышления их авторов, их разный научный опыт.

Жадин изучал фауну рек, что придало его взглядам особый характер. Река — не замкнутая система, в ней для живых организмов гораздо важнее физико-химические условия, чем биоценотические взаимодействия. Скорость течения, например, важна с точки зрения дрифта организмов. В верховьях реки планктон аллохтонный, лишь в низовьях его фауна становится относительно стабильной. Поэтому «речной» стиль мышления предполагает представление о водоеме как некоей «линейке» биоценозов, на протяжении которой меняется скорость течения и гранулометрический состав субстрата, что определяет пищевые и газовые условия для гидробионтов, закономерная смена биоценозов которых и наблюдается по градиенту скорости течения. К этому стоит добавить и опыт изучения Жадиным изменений в фауне при строительстве водохранилищ. Очевидно, что при гидротехническом строительстве все изменения в фауне можно легко наблюдать, так как они происходят с высокой скоростью.

Линдеман имел дело с небольшим зарастающим озером, относительно которого он мог лишь предположить характер процессов. Сам факт изучения «стареющего» озера привел Линдемана к анализу сукцессии. Как очень молодой исследователь он решил рассматривать этот процесс в рамках недавно введенного понятия об экоси-

стеме. И Жадин и Линдеман имели очень хорошую натуралистическую подготовку. Относительно Жадина это известно из его биографии. Что касается Линдемана, то его немногочисленные работы явно выполнены с хорошим знанием фауны и флоры, как водной, так и наземной. Об этом обстоятельстве свидетельствуют подробные списки найденных им таксонов и их экологическая характеристика. Например, в работе 1941 г. о пищевом цикле в озере (Lindeman, 1941b) такой материал занимает по объему больше половины статьи.

Резко выделяется из этих исследователей Винберг. Снова укажем на два основных фактора его становления как исследователя. Во-первых, Винберг имел подготовку как физиолог-экспериментатор, что позволило ему сразу приступить к разработке конкретной методики измерения интенсивности процессов жизнедеятельности, вернее, адаптировать ее для работы на водоеме. Отсюда его внимание к скоростям процессов, к функциональному аспекту. Во-вторых, основными объектами Винберга с самого начала научной карьеры были планктонные организмы, чем и объясняется его интерес к толще воды. В творчестве Винберга как нельзя лучше оказались воплощены традиции отечественной гидробиологической школы, которые он воспринял от С.Н. Скадовского, а тот — от Н.В. Воронкова. В самом деле, еще А.А. Лебединцев при изучении планктона как основной пищи рыб пришел к идее рассчитывать кислородный баланс водоема. Многочисленные исследования в 1900–1910-х гг. привели к разделению водоемов, основанному на количестве планктона, по глубине и прозрачности, на два типа. Такое разделение очень хорошо соответствует последующей классификации водоема по уровню трофии (два крайних типа — олиготрофные и эвтрофные). В то же время оно отражает и стремление гидробиологов учитывать весь комплекс лимнических особенностей водоема. Представления о метаболизме водной массы как целого были также свойственны ранним планктонологам (в частности, это четко было высказано Н.В. Воронковым в 1913 г.). Таким образом, идея жизнедеятельности водоема как единства имеет основания в самых ранних гидробиологических (прежде всего, планктонологических) работах. Сюда же стоит отнести и высказывания В.М. Рылова, также планктонолога, о водоеме как биологическом целом. Винберг пошел дальше и рассмотрел планктон как продуцирующую систему.

В то же время во взглядах Винберга отчетливо проявляется еще более архаичная традиция организмоцентризма, очевидно, усвоенная ученым через гидрофизиологию Скадовского. Впрочем, организмоцентризм был присущ и Жадину, и Линдеману, строивших свои заключения на основе наблюдений за развитием водоема (Жадин — в пространстве, Линдеман — во времени). Последние не скрывали организмоцентристских аналогий, Винберг же не выражал их прямо, однако в его приверженности этому стилю мышления сомневаться не приходиться, поскольку в работах он настойчиво говорит о метаболизме водной массы или водоема в целом. Интересно, что Винберг нигде в своих работах специально не обсуждает организмоцентристскую позицию в гидробиологии.

Наконец, следует рассмотреть отличия в экологических группах гидробионтов, на которые делали акцент рассматриваемые исследователи. Если Винберг изучал планктон, то Жадин — бентос. Как уже отмечалось, Винберг намеренно связывал метаболизм озера с планктоном. Жадин не выделял бентос как что-то особенное,

просто он изучал именно эту группу животных. И на бентосе оказалось легче всего рассматривать биоценотические отношения. Здесь Жадин проявил функциональный подход. Он выделил биоценозы, исходя не из видового состава гидробионтов, как можно было бы ожидать от фауниста, а из их отношения к субстрату и скорости течения. Правда, Жадин не раскрывает экологические группировки, входящие в состав биоценозов (детритофаги, хищники, и т.д.), а только дает систематический список видов, в чем сказывается опыт классического зоолога и фауниста. «Функциональный» шаг будет сделан уже другими исследователями в концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). Донные сообщества в отличие от планктонных более консервативны, так как составляющие их организмы имеют гораздо большую продолжительность жизни. В то же самое время их сукцессии легче изучать (смена форм здесь более отчетливая и заметная, так как сами организмы более крупные и доступны непосредственному наблюдению). Можно говорить о разных стилях мышления гидробиологов, укладывающихся в дуализм «планктон – бентос», сформировавшийся еще на рубеже 1920–1930-х гг. Исторически более ранний «планктонистический» привел гидробиологов к пониманию роли организма как мощного средообразующего фактора. Здесь естественно было обратить внимание на скорость фотосинтеза и также обмена и измерять их по скорости изменения показателей химизма воды. Поскольку планктон рассеян в водной толще, то легко перенести процессы в планктонном сообществе на уровень всего водоема. «Бентонистический» взгляд более привязан к конкретным биоценозам, границы которых могут быть очерчены по границам площадей, занятых тем или иным гранулометрическим типом субстрата. На фоне сравнения этих двух типов мышления совершенно особенной выглядит позиция Линдемана, который рассматривает все группы организмов. На наш взгляд, такая постановка вопроса более свойственна наземным экологам. И Линдеман как раз охватывал и наземную часть сукцессии. Хотя в любом случае его взгляд стоит особняком, так как трофодинамика представляет собой попытку охвата водоема в целом, иную, чем в биотическом балансе. Очевидно, что Линдемана явно более привлекало движение энергии по трофическим уровням, тогда как Винберга — круговорот органических веществ в виде продукции и деструкции (Полищук, 1992). Получается, что у Линдемана трактовка экосистемы скорее физическая (в духе представления А. Тэнсли «от атома до космоса»), а у Винберга она, очевидно, гораздо более биологична. На физикалистский характер взглядов Линдемана указывают другие историки науки и гидробиологи (Golley, 1993; Talling, 2008; Bocking, 2013).

Интересно, что в один и тот же период времени (1930-е гг.) независимо разные исследователи, пользуясь различным материалом, отталкиваясь от несколько разных теоретических представлений, пришли к сходным выводам относительно целостности водоема. По мнению некоторых биологов, осознание сущности крупной надорганизменной целостности (экосистемы, биогеоценоза) могло возникнуть только тогда, когда произошло признание взаимной связи организма и среды в ходе сукцессии сообществ (Гиляров, 1959). С такой точки зрения все три подхода выглядят дополняющими и уточняющими друг друга. Все они в явной или неявной форме стали фундаментом современной теории экосистем. Только теория Жадина по каким-то причинам оказалась забытой, но ее общая идея постепенной смены со-

обществ была востребована, хотя лишь спустя несколько десятилетий (концепция речного континуума (Vannote et al., 1980)). Сложившееся на сегодня представление о тесном единстве живого и неживого, что и является экосистемой, было бы невозможно без признания средообразующей деятельности организмов, что было в полной мере разработано Винбергом.

При определенных различиях в построениях Винберга и Линдемана стоит подчеркнуть, что оба автора одними из первых обратили внимание на необходимость энергетической трактовки продукционных процессов. Они сделали это в виде предложенных ими вполне конкретных систем взглядов — биотического баланса и трофодинамики соответственно. Кроме того, во второй половине XX в. отдельные различия их представлений, выявлявшиеся на этапе их становления, уже не имели значения для развития современной продукционной гидробиологии и теории экосистем. Биотический баланс и трофодинамика оказались не чем-то отдельным, а в соответствии друг с другом (Алимов и др., 2013). Такому тесному взаимопроникновению способствовало, конечно, энергетическое выражение продукционных процессов в водоеме. Поток энергии есть та универсальная ось, вдоль которой осуществляются продукционные процессы в водоемах. Видимо, по этой причине теория Жадина, оперировавшая традиционным показателем биомассы, оказалась за пределами продукционной гидробиологии, а сами работы ученого отчетливо ассоциируются лишь с фаунистикой рек и водохранилищ. Сказанное, конечно, не умаляет значения теории и заслуг Жадина, но объясняет причину ее забвения.

Можно ли говорить о культурных особенностях среды, породивших когнитивные отличия предложенных Винбергом и Линдеманом концепций? Я думаю, что и Винберг и Линдеман все же находились в кругу сходных идей и представлений в рамках логики развития экосистемных представлений в мире. Например, в этой монографии содержится много примеров того, что сходные идеи относительно метаболизма водоема к началу 1930-х гг. буквально «носились в воздухе». Резкие социальные и даже политические отличия стран, в которых работали эти ученые, играли не столь значительную роль в формировании соответствующих систем взглядов. Здесь следует согласиться с мнением советолога Л. Грэхема (Graham, 1987), указавшего на феноменальную продуктивность советской науки в условиях тяжелейших репрессий против ученых. В СССР холистические взгляды подвергались осуждению со стороны идеологизаторов науки, но все равно они получили здесь свое развитие. Ведь помимо биотического баланса Винберга была сформулирована и теория биологической продуктивности водоемов Жадина. Поразительно, что взгляды Жадина оказались даже более сходны с Линдемановскими. К сожалению, господствовавший несколько десятилетий изоляционизм биологической науки в СССР помешал адекватному восприятию всех ее достижений в мире (забытая теория Жадина — довольно яркий пример).

Противоположного мнения придерживался крупный американский историк экологии Ф.Б. Голли (Golley, 1993), который в своей известной монографии полагал, что в силу особенностей политического строя после Второй Мировой войны теория экосистем только в США могла получить значительное развитие. Именно в США, по мнению Голли, для этого сложились все необходимые и весьма благоприятные условия. Во-первых, это крупные финансовые вливания именно в экосистем-

ные исследования, которые скоро развились в так называемую big ecology. Данное обстоятельство было обусловлено постепенным осознанием практической важности изучения биогеохимических потоков (например, в связи с испытанием ядерного оружия). Во-вторых, сравнительная личная свобода исследователей (стране не нужно было оправляться от последствий войны в отличие от разоренной тогда Европы). В-третьих, холистические идеи здесь не имели негативного философского и политического оттенка, как, например, в Германии, где холизм в послевоенный период ассоциировался в сознании многих ученых с идеологией поверженного национал-социализма и даже фашизма (см. комментарий к статье Тинеманн, 1935; Jax, 2020). Наверно, с этим вполне можно согласиться в том смысле, что перечисленные Голли обстоятельства способствовали интенсивному развитию экосистемных исследований именно в американском научном пространстве. Но, в любом случае, само их зарождение происходило на рубеже 1930–1940-х гг. одновременно и независимо во многих странах. Безусловно, что за счет широкого распространения английского языка как общенаучного, именно трофодинамические идеи Линдемана, а не баланс Винберга, получили наибольшую популярность. Однако, представляется, что законченный, весьма близкий к современному вид, концепция экосистемы получила впоследствии благодаря объединению разных сторон взглядов Винберга и Линдемана, даже если идеями одного из них (Винберга) воспользовались неявно.

Стоит также подробнее остановиться на часто упоминаемом влиянии идей В.И. Вернадского на экологов. Как-то традиционно принято считать, что биосферные идеи Вернадского оказали на их образ мышления исключительно большое воздействие, причем в мировом масштабе. Однако, внимательно анализируя тексты работ ученых, с этим нельзя полностью согласиться даже в отношении СССР. При исследовании статей Винберга складывается впечатление, что биосферные воззрения Вернадского затронули его творчество уже в более позднее время. Во всяком случае, ссылаться на труды Вернадского, рассуждать о биосфере, он начинает не раньше 1946 г. Правда, в 1940 г. в «Докладах Академии наук СССР» выходит статья Винберга о газообмене между водоемом и атмосферой, представленная к опубликованию Вернадским 1 января 1940 г. Следовательно, по крайней мере, к 1939 г. можно отнести, если не само знакомство Винберга с Вернадским, то начало влияния взглядов последнего на Винберга. Характерно, что ведущая роль живых организмов в биотическом круговороте, постулированная Вернадским, хорошо укладывалась в физиологический и «планктонный» стиль мышления Винберга. Все же в начале 1930-х гг. Винберг, видимо, руководствовался исключительно экспериментальным подходом. И лишь при дальнейшем продумывании своих идей ученый перешел к биосферному мышлению. На сегодня остаются неизвестными и истоки балансового принципа изучения водоемов Л.Л. Россолимо, который оказался направляющим для Винберга. Но мне нигде не удалось найти свидетельств, что Россолимо находился под влиянием взглядов Вернадского. Скорее можно говорить о тесной связи баланса и, например, понятия о природном географическом комплексе А.А. Григорьева. А, по мнению самого Винберга, балансовый взгляд на водоем является конкретизацией общих взглядов на целостность природных явлений, начало которым было положено еще в работах В.В. Докучаева. Вернадский упоминается в

связи с этим лишь как одно из крупных имен. Хотя, стоит предположить, что, видимо, окончательно концепция биотического баланса оформилась в заметной степени под влиянием учения о биосфере, но роль этого влияния не стоит преувеличивать и переоценивать. Жадин при разработке своей теории на работы Вернадского и вовсе не ссылается. При работе с личным фондом Жадина в научном архиве Зоологического института РАН я не смогла найти какие-либо документы, свидетельствующие о его интересе к работам и мыслям Вернадского.

Как это ни удивительно, но, видимо, более непосредственно биосферное мышление Вернадского было воспринято как раз не советскими биологами, а американскими (Хатчинсоном и Линдеманом), о чем каждый из них так или иначе упоминает в своих работах[37]. Однако это восприятие представляется несколько внешним, что дало повод Ф.Б. Голли писать о том, что взгляды Вернадского, как и Докучаева, и многих других российских и советских ученых, все же не оказали значительного влияния на развитие теории экосистем, чему во многом способствовал политический изоляционизм СССР. Во всяком случае, пока так и остается непонятным, как именно учение о биосфере оказалось включено в экосистемные работы середины XX века.

В заключение стоит еще раз подчеркнуть, что органицизм в гидробиологии имеет более глубокие исторические корни. Само по себе явное или неявное уподобление озера организму, как бы оно конкретно ни выражалось, имеет основу в архаическом, мифологическом мышлении как способе осознания сложного объекта (Ghilarov, 1992). Парадокс, но отвергавшийся партийной идеологией в СССР органицизм нашел свое полное и беспрепятственное воплощение в концепции биотического баланса Винберга, тогда как в американском научном пространстве органицизм школы Э. Берджа – Ч. Джудея относительно быстро трансформировался в технократизм и физикализм.

Весьма примечательно, что именно в продукционной гидробиологии оказалось в полной мере воплощено определение, данное экологии Э. Геккелем как «физиологии взаимоотношений организмов» (Ушман, 1970; Новиков, 1970, 1980). Действительно, Винберг оперировал скоростью метаболизма в водной толще, Линдеман рассматривал потери энергии в пищевой цепи, а Жадин придавал значение дыхательным адаптациям организмов.

В итоге сравнительного анализа теоретических представлений Винберга, Жадина, и Линдемана, выделены следующие основные черты холистических взглядов на водоем, сформировавшихся к середине XX века (см. также табл. 2):

1. Признание мощной средообразующей роли живых организмов и возможности измерять ее с помощью физиологических методик, связанных с регистрацией интенсивности метаболизма.

2. Включение процессов жизнедеятельности организмов в общий круговорот органических веществ в водоеме, в том числе, в связи с водосбором, что привело к поднятию организмоцентристской трактовки на новый уровень.

---

[37] Известно, что Дж.Э. Хатчинсон довольно тесно общался с сыном В.И. Вернадского Г.В. Вернадским, когда тот преподавал за рубежом. Сам Георгий был историком, но знакомил Хатчинсона с работами и материалами отца. Линдеман же воспринял идеи Вернадского от Хатчинсона, находился под большим их влиянием при редактировании текста своей рукописи о трофодинамике. Однако из текста статьи Линдемана 1942 г., несмотря на упоминания в ней имени Вернадского, остается неясным, как именно этот автор их использовал.

Таблица 2.

Сравнительная характеристика взглядов на целостность водоема Г.Г. Винберга (биотический баланс), В.И. Жадина (аккумуляция), Р. Линдемана (трофодинамика)

параметр сравнения/ автор	Г.Г. Винберг	В.И. Жадин	Р. Линдеман
водоем как целое	биотический круговорот, организованный за счет метаболизма организмов, разрушающих первичное органическое вещество	аккумуляция органических веществ (автохтонных и аллохтонных), вызывающая закономерную сукцессию биоценозов во времени и в пространстве	перенос энергии в ряду трофических групп в результате трофических отношений
характер и теснота связи между организмами и абиотическими компонентами	ведущая роль живых организмов	организмы подчинены физико-химическим закономерностям	тесное и неразрывное единство живого и неживого
главнейшие особенности круговорота веществ в водоеме	изменения в газовом режиме	заиление	
ведущие процессы жизнедеятельности гидробионтов	дыхание	дыхание и питание	питание
основная группа организмов	планктон как продуцирующая система	бентос	все, нет основных
основной источник энергии в водоеме	солнечная энергия и первичная продукция	аллохтонные вещества водосбора	солнечная энергия
отношение к сукцессии	не рассматривает	последовательная смена биоценозов и изменение в биомассе и числе видов	изменение экологической эффективности трофических групп и продуктивности
способ количественного выражения круговорота	кислородные и энергетические единицы, соотношение скоростей продукции и деструкции	масса аккумулирующихся веществ и биомасса организмов, средний вес	энергетический эквивалент биомассы и соотношение продуктивностей (эффективность)
модель водоема	организм	организм	машина

3. Рассмотрение газового режима водоема как фактора смены сообществ и результата метаболической активности гидробионтов.

4. Рассмотрение накопления органических веществ в водоеме, их заиления, как фактора сукцессии.

5. Признание закономерной количественной связи между трофически разными группами организмов.

6. Признание солнечной энергии (по крайней мере, для озер) основным и главным источником образования органических веществ.

7. Постулирование необходимости энергетической трактовки скоростей процессов в биотическом круговороте.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

НА ПУТИ К ТЕОРИИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Все усиливающееся с каждым годом воздействие хозяйственной деятельности человека на природу, в частности, на континентальные водоемы — основные запасы пресной воды на Земле, не может не порождать всеобщее беспокойство. Одним из глобальных вызовов современности является процесс антропогенного эвтрофирования водоемов (Eutrophication: Causes, Consequences and Control, 2011), то есть, повышения их биологической продуктивности в результате ускорения новообразования органических веществ в ходе фотосинтеза. С эвтрофированием тесно связан цикл углерода в биосфере и проблема эмиссии водоемами парниковых газов, что, в свою очередь, имеет отношение к общепланетарным климатическим явлениям (DelSontro et al., 2018).

Совершенно очевидно, что решать «углеродную» проблему биосферы можно лишь, исходя из теоретических основ продукционной экологии (Рижинашвили, 2021). Современная продукционная гидробиология исследует соотношение процессов новообразования (продукции) и разрушения (деструкции, «дыхания») органических соединений в водоемах, то есть, биотический баланс их экосистем (Алимов и др., 2013; Solomon et al., 2013). Можно уверенно сказать, что основы такого подхода были заложены в конце 1930-х – начале 1940-х гг. в значительной мере благодаря работам Г.Г. Винберга в СССР и Р. Линдемана и Дж.Э. Хатчинсона в США. Такая точка зрения общепринята. Однако, как показал наш историко-научный анализ, балансовые и энергетические представления об экосистеме водоемов, положенные в основу концепций биотического баланса и трофодинамики, имеют более глубокие корни. К названным именам стоит присоединить имена многих наших соотечественников — Н.В. Воронкова, В.И. Жадина, А.А. Лебединцева, С.Д. Муравейского, В.М. Рылова, С.Н. Скадовского, и зарубежных ученых — прежде всего, Э.А. Берджа, Ч. Джудея, Э. Науманна, А. Тинеманна. Вклад каждого из них, исследованный в этой книге, очень разный и по объему, и в качественном отношении. Однако без представлений о целостности водоемов, разработанных или просто намеченных ими, были бы невозможны последующие работы российской и американской школ продукционной и экосистемной экологии. Особое место в этом ряду занимает практически забытая теперь теория биологической продуктивности водоемов В.И. Жадина, в которой река рассмотрена как система биоценозов. Интегрирующим процессом в этой системе, связывающим воедино как биоценозы, так и реку с водосбором, служит поступление аллохтонных веществ.

Несложно увидеть, что теоретическая система Г.Г. Винберга является продолжением начинаний российской планктонологической школы. Можно даже просле-

дить преемственность взглядов: Н.В. Воронков – С.Н. Скадовский – Г.Г. Винберг. Воронков обозначил физиологическую целостность планктона. Скадовский рассмотрел pH как индикатор этой целостности за счет соотношения ассимиляции и диссимиляции. Винберг выделил два важнейших процесса круговорота органических веществ — продукцию и деструкцию, связанных с газовым режимом водоема. Как pH у Скадовского, так кислород у Винберга послужил индикатором процессов метаболизма водоема в целом, и именно от кислорода Винберг перешел к энергетическому выражению этих процессов.

В отношении к роли организмов в водоеме и вообще в экосистеме есть некоторые отличия концепции биотического баланса Г.Г. Винберга и трофодинамики Р. Линдемана. В трофодинамике экосистема предстает как энергетическая цепь или даже сеть, звенья в которой — трофические группы. При этом живые организмы рассматриваются нераздельно с абиотическими компонентами. Создается впечатление, что энергия течет в экосистеме как ток в какой-либо машине. Недаром развитие теории экосистем в недрах американской школы в 1950-е гг. было названо «технократическим оптимизмом» (Taylor, 1988). Действительно, А. Тэнсли, первым предложивший рассматривать экосистему как физический объект, резко противопоставлял свои взгляды организмоцентризму. Совсем по-другому выглядит экосистема с позиции биотического баланса Винберга. Здесь именно живые организмы осуществляют две главнейших процесса — продукцию и деструкцию. Поскольку речь идет о метаболизме водной толщи, то можно сказать, что концепция Винберга — один из вариантов организмоцентризма.

Стоит подчеркнуть, что Линдеман был, по всей видимости, далек от радикального технократизма. Как следует из его немногочисленных работ, молодой ученый был хорошим натуралистом, проведшим детальный количественный и качественный учет флоры и фауны изученного им водоема. Возможно, также, что он в определенной степени подобно другим лимнологам в неявном виде придерживался каких-то сторон органицизма. Однако его увлеченность идеей Тэнсли об экосистеме как физической системе и энергетическое выражение трофических связей, вероятно, сыграли определенную роль в последующей технократизации, а затем и «социализации», экологии.

Наше обращение к историческому прошлому экологии показало, что экосистемные представления смогли зародиться и развиться в первой половине XX века только при признании активной средопреобразующей роли жизнедеятельности живых организмов в круговороте веществ. Неслучайно ранние попытки осмыслить целостность, например, водоема, носили организмоцентристский характер (достаточно вспомнить работы А.А. Лебединцева). Особенно ярко эта идея выражена, несомненно, в концепции биотического баланса Г.Г. Винберга. В меньшей степени она присутствует и в трофодинамике Р. Линдемана. Однако, как показывает история экологии, последующее развитие теории экосистем пошло с утратой признания специфической функции живого. Смешение теории экосистем с эмоциональными всплесками сторонников природоохранных движений привело к современной «размытости» содержания экологии (Алимов, 2002; Courchamp et al., 2015). В результате собственно биологическое содержание экологии свелось к исследованию образа жизни видов и их демографии.

Сегодня совершенно ясно, что успешное решение насущных проблем в системе «природа – общество» невозможно без понимания закономерностей процессов, происходящих на уровне биосферы (Воронцов, 1999). Э.И. Колчинский (1990) писал, что для исследования эволюции биосферы необходимо сравнительное изучение продукционных особенностей (биомассы, продуктивности, энерговооруженности) современных экосистем, «каждая из которых может быть рассмотрена как модельная система какого-либо этапа в эволюции биосферы. Особенно перспективными оказываются сравнительные исследования биомассы и биологической продуктивности океана и суши…» (с. 150). С такой точки зрения исследование объективных закономерностей функционирования экосистем, то есть, биотического круговорота в них, выступает как первостепенная задача.

Озера и другие водные объекты, по общему признанию лимнологов, являются «горячими точками» круговорота углерода в биосфере, как на местном, так и на глобальном уровнях. По этой причине разработка законченной теории функционирования водных экосистем представляется одной из главных задач гидробиологов. По мнению А.Ф. Алимова (Алимов и др., 2013), сегодня развитие продукционной гидробиологии, как и водной экологии в целом, подошло к тому этапу, когда предпосылки к разработке этой теории созрели. Можно ли воспользоваться историческими уроками для достижения этой цели? Ниже я попытаюсь наметить некоторые основные положения.

Одним из интегрирующих факторов в водных экосистемах является растворенное органическое вещество, образование которого происходит в результате прижизненных выделений планктона и их посмертного распада (Хайлов, 1971). На сегодня мало что известно о молекулярном составе этих соединений и конкретных путях их образования (обзор недавних исследований — см. Рижинашвили, 2019б). Не исключено, что пул внеклеточных веществ (особенно углеводов) определяет характер взаимодействия между бактериями и фитопланктоном, в частности, лимитирование последнего биогенными элементами (Rizhinashvili, Maksimova, 2018). В этой связи стоит вспомнить представления Г.Г. Винберга о системе «водоросли – бактерии – растворенное органическое вещество», особенности функционирования которой влияют на уровень потребления кислорода водой.

Вопрос взаимодействия водорослей и бактерий планктона ставился также Р. Мауха, который обращал внимание на использование растениями углекислого газа, выделяющегося при микробиальном распаде органических соединений. Возможно, что роль бактерий в планктонной системе велика и даже больше, чем, например, у зоопланктона.

В связи с взаимодействиями в планктонном сообществе необходимо иметь в виду понятие об актуальной и потенциальной продуктивности и их соотношении, активно развивавшееся К. Стромом и С.Д. Муравейским. Потенциальная продуктивность понималась этими учеными как запас питательных веществ, которые могут быть использованы фитопланктоном. Соотношение актуальной и потенциальной продуктивности, по их мнению, может свидетельствовать об уровне напряженности биотических процессов. Действительно, современные расчеты показывают, что применение данного отношения позволяет глубже оценить трофический статус водоема и даже оценить лимитирование эвтрофирования (Rizhinashvili, Maksimova, 2018).

Для современных гидробиологов важно помнить о существовании двух разных подсистем в экосистеме водоема: планктона и бентоса. Примечательно, что разделение специализаций гидробиологов по этим экологическим группам привело и к историческому разделению теоретических взглядов на целостность водоема. Это разделение обусловлено разной природой планктонных и бентосных организмов. Если первые отличаются мелкими размерами и высокой скоростью метаболизма, то вторые более «консервативны» и приурочены к конкретному типу субстрата.

Наконец, проблема взаимосвязи водоема и водосбора, ярко разработанная в теории В.И. Жадина, требует дальнейшего развития с позиции оценки потоков углерода и разделения в них автохтонной и аллохтонной составляющей.

Несомненно, что приведенные выше соображения — только наметки на пути дальнейшей разработки экосистемной экологии, показывающие, насколько плодотворен может быть контакт между наукой и ее историей.

Естественно, что содержание научных исследований в СССР в 1930–1940-е гг. и идеологические влияния на ученых неотделимы друг от друга. В ходе исследования удалось выявить, что лысенкоизм в экологии и гидробиологии имел большую степень рациональности, чем, например, в генетике (Rizhinashvili, 2020). Пресловутое единство организма и среды, выдвинутое в качестве ведущего тезиса мичуринской биологии, является по сути одним из основных принципов экологии (конечно, не в том вульгарном смысле, как его преподносили Т.Д. Лысенко и И.И. Презент). В этом отношении автор настоящей книги полностью согласна с Л. Грэхемом (Graham, 1987), писавшим, что лысенкоизм представляется своеобразной теорией экологии. Сказанное, конечно, не означает, что лысенкоизм — это наука. Но можно представить, что лысенкоизм — система доведенных до абсурда в угоду идеологии вполне здравых научных принципов. Отсюда становится понятным, почему отдельные положения лысенкоизма были привлекательны для биологов. Неприятие математических методов в биологии и отношение к расчету продуктивности как некоей абстракции было характерно для многих гидробиологов того времени, которые придерживались архаического мнения о производительности водоема в отношении рыбы. Эта созвучность лысенкоизма и нормальной науки нередко создавала базу для выработки эффективной защитной стратегии поведения ученого. Такая стратегия привела в начале 1950-х гг. к началу изгнания лысенкоизма из биологии, что особенно ярко и эффективно проявилось в гидробиологии. Анализ феномена лысенкоизма в экологии — это новый взгляд на природу данного псевдонаучного направления, которое, казалось бы, давно и хорошо изучено историками биологами.

Полученные результаты демонстрируют особую ценность исследований по истории науки для общества в целом: на частном примере (история одного из направлений экологии) показано, каковы причины сложностей в понимании научной дисциплины (экологии), имеющей значение для решения актуальных проблем современности (взаимодействие человека и природы).

ЛИТЕРАТУРА

Алимов А.Ф. 1981. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука. 247 с.

Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеоиздат. 152 с.

Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. 147 с.

Алимов А.Ф. 2002. Об экологии всерьез // Вестник РАН. Т. 72. № 12. С. 1075–1080.

Алимов А.Ф., Балушкина Е.В. 2014. Школа продукционной гидробиологии // Вестник РАН. Т. 84. № 4. С. 304–310.

Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука. 343 с.

Алимов А.Ф., Ковалевская Р.З., Остапеня А.П., Сущеня Л.М. 2000. Георгий Георгиевич Винберг // Гидробиологический журнал. Т. 36. № 6. С. 102–107.

Алимов А.Ф., Кудерский Л.А., Телеш И.В. 2002. Объединение российских гидробиологов: идеи, планы, замыслы // Вестник РАН. Т. 72. № 9. С. 810–814.

Амлинский И.Е. 1933. Сравнительная характеристика микрофлоры Петровских озер в связи с их физико-химическим режимом (Серия работ «Биология планктона и физико-химический режим Петровских озер Оршанского торфяника Московской области») // Зоологический журнал. Т. 12. Вып. 3. С. 46–73.

Андроникова И.Н. 1973. Биолимнологические черты гумифицированных озер умеренной зоны СССР // С.В. Калесник (ред.). Вопросы современной лимнологии. Л.: Наука. С. 159–182.

Арнольд И.Н. 1899. О планктонных исследованиях на Никольском рыбоводном заводе в 1897 г. Предварительный отчет // Из Никольского рыбоводного завода. № 1. С. 1–9.

Арнольд И.Н. 1900. О летнем и зимнем составе планктона некоторых водоемов Валдайской возвышенности в связи с вопросом о питании рыб // Из Никольского рыбоводного завода. № 3. С. 1–38.

Арнольд И. 1905. Д-р П. Шименц. О значении планктона как пищи для рыб и для бонитирования карповых прудов // Вестник рыбопромышленности. № 8–9. С. 438–441.

Арнольди Л.В. 1929. Материалы по изучению донной продуктивности озера Севан // Труды Севанской озерной станции. Т. 2. Вып. 1. С. 1–97.

Артари А.П. 1913. К физиологии и биологии хламидомонад. М.: Типография Русского товарищества. 78 с.

Балушкина Е.В. 1987. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука. 180 с.

Баранов И.В. 1948. Исследование фотосинтеза в водоемах силурийского плато Ленинградской области // Вестник ЛГУ. № 7. С. 58–68.

Бауэр Э.С. 2002. Теоретическая биология. СПб.: ООО «Росток». 352 с.

Бахметьев П.И. 1900. Выяснение температурного минимума животных с переменной температурой крови. СПб.: Академия Наук. 22 с.

Бервальд Э.А. 1939. Опыт изучения превращений органического вещества в пресноводном водоеме (оз. Пиявочное, Вышневолоцкого района) // Сборник научных студенческих работ. Вып. 6. Биология. М.: МГУ. С. 145–166.

Бервальд Э.А. 1952. Рыбопродуктивность водоемов и колебание численности стад промысловых рыб // Зоологический журнал. Т. 31. Вып. 1. С. 82-–90.

Берг Л.С. 1923. Очерк истории исследования озер России в гидрологическом отношении // Известия Российского гидрологического института. № 5. С. 1–21.

Берлянд Т.Б. 1954. Рецензия. Г.С. Карзинкин. Основы биологической продуктивности водоемов, 1952. — 342 с. // Зоологический журнал. Т. 33. Вып. 1. С. 225–229.

Бирман И.Б. 1951. О проблеме биологической продуктивности водоемов и ее значении для разработки биологических оснований рыбного хозяйства // Зоологический журнал. Т. 30. Вып. 6. С. 493-498.

Бирштейн Я.А., Винберг Г.Г. 1965. В.С. Ивлев (1907–1964) // Бюллетень МОИП. Отдел биологии. Т. 70. Вып. 6. С. 146–150.

Борисов П.Г. 1960. Из истории научно-промысловых ихтиологических исследований на морских и пресных водоемах СССР. М.: Высшая школа. 200 с.

Боруцкий Е.В. 1951. О гидробиологии и биологической продуктивности водоемов // Зоологический журнал. Т. 30. Вып. 6. С. 481–487.

Боруцкий Е.В. 1952. О приоритете в количественных исследованиях бентоса // Зоологический журнал. Т. 31. Вып. 6. С. 843–845.

Бродский К.А. 1934. Проблема продуктивности водоемов (бентос) // Вестник Дальневосточного Филиала АН СССР. Вып. 10. С. 31–50.

Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. 1936. Биологическая продуктивность морских водоемов // Зоологический журнал. Т. 15. Вып. 1. С. 13–24.

Бруевич С.В. 1936. Определение продукции органического вещества в море // Академику В.И. Вернадскому к пятидесятилетию научной и педагогической деятельности. М.: Изд-во АН СССР. С. 281–296.

Бульон В.В. 1983. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука. 150 с.

Бульон В.В. 1994. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука. 222 с.

Бэр К.М. 1961а. Рыболовство в Каспийском море и его притоках // Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. М.: Изд-во АН СССР. С. 30–33.

Бэр К.М. 1961б. Рыболовство в Чудском и Псковском озерах и в Балтийском море // Очерки по биологическим основам рыбного хозяйства. М.: Изд-во АН СССР. С. 24–29.

Валькова О.А. 2013. Забытое интервью: беседа с Надеждой Станиславовной Гаевской // Историко-биологические исследования. Т. 5. № 2. С. 89–105.

Верещагин Г.Ю. 1916. Отчет о бонитировочных исследованиях в озерах Меларн и Бурен (Нильса Розена) // Вестник рыбопромышленности. № 2. С. 73–88.

Верещагин Г.Ю. 1923. К вопросу о биоценозах и стациях в водоеме // Русский гидробиологический журнал. Т. 2. № 3–4. С. 53–63.

Верещагин Г.Ю. 1924. Возникновение и общий ход работ Олонецкой научной экспедиции в 1918–1923 гг. Л.: РГИ. 60 с.

Верещагин Г.Ю. 1932. Лимнология и пути ее современного развития // Исследования озер СССР. Г.Ю. Верещагин (ред.). Вып. 1. Л.: ГГИ. С. 5–19.

Вернадский В.И. 1929. О классификации и химическом составе природных вод // Природа. № 9. С. 735–758.

Виктор Сергеевич Ивлев. 2007. К 100-летию со дня рождения. Севастополь: НПЦ «ЭКОСИ-Гидрофизика». 82 с.

Винберг Г.Г. 1928. Планктонологические и физико-химические исследования Попова пруда // С.Н. Скадовский (ред.). Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М.: Изд-во Государственного института народного здравоохранения. С. 352–365.

Винберг Г.Г. 1932. О некоторых особенностях действия ионов на биологические объекты // Биологический журнал. Т. 2. № 6. С. 519–527.

Винберг Г.Г. 1934а. К вопросу о металимниальном минимуме кислорода // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 18. С. 137–140.

Винберг Г.Г. 1934б. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение I // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 18. С. 5–21.

Винберг Г.Г. 1936. Некоторые общие вопросы продуктивности озер // Зоологический журнал. Т. 15. Вып. 4. С. 587–602.

Винберг Г.Г. 1937а. Интенсивность дыхания коловратки *Anurea aculeata* Ehr. // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. Т. 4. Вып. 5. С. 464–467.

Винберг Г.Г. 1937б. Наблюдения над интенсивностью дыхания и фотосинтеза планктона рыбоводных прудов. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение III // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 21. С. 61–72.

Винберг Г.Г. 1937в. Некоторые наблюдения на гумусовых озерах (Петровские озера). К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение IV // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 21. С. 75–87.

Винберг Г.Г. 1939а. К изучению продуктивности водоемов // Научно-методические записки. Вып. 4. С. 39–51.

Винберг Г.Г. 1939б. Физиологические и экологические особенности представителей донной фауны. Сообщение 1 // Зоологический журнал. Т. 17. Вып. 5. С. 842–847.

Винберг Г.Г. 1940. Об измерении скорости обмена кислорода между водоемом и атмосферой // Доклады АН СССР. Т. 26. № 7. С. 674–677.

Винберг Г.Г. 1946. Биотический баланс вещества и энергии озер. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Биостационар АН СССР «Борок». 630 с.

Винберг Г.Г. 1948а. Биотический баланс Черного озера // Бюллетень МОИП. Отдел биологии. Т. 53. Вып. 3. С. 11–19.

Винберг Г.Г. 1948б. Пассивный анаэробиоз и микроаэрофильный обмен беспозвоночных // Успехи современной биологии. Т. 25. Вып. 1. С. 107–122.

Винберг Г.Г. 1948в. Эффективность утилизации солнечной радиации планктоном // Природа. № 12. С. 29–35.

Винберг Г.Г. 1949. Интенсивность обмена у простейших // Успехи современной биологии. Т. 28. Вып. 2. С. 226–245.

Винберг Г.Г. 1950. Интенсивность обмена и размеры ракообразных // Журнал общей биологии. Т. 11. №5. С. 367–380.

Винберг Г.Г. 1956а. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: Изд-во Белорусского университета. 254 с.

Винберг Г.Г. 1956б. Первичная продукция планктона // Журнал общей биологии. Т. 17. № 5. С. 364–376.

Винберг Г.Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во Академии наук БССР. 332 с.

Винберг Г.Г. 1967а. Гидробиология пресных вод // Развитие биологии в СССР. М.: Наука. С. 307–322.

Винберг Г.Г. 1967б. Особенности водных экологических систем // Журнал общей биологии. Т. 28. № 5. С. 538–545.

Винберг Г.Г. 1969. Значение гидробиологии в решении водохозяйственных проблем // Гидробиологический журнал. Т. 5. № 4. С. 9–24.

Винберг Г.Г. 1970. Общие особенности экологической системы оз. Дривяты // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М.: Наука. С. 185–196.

Винберг Г.Г. 1975. Гидробиология // Л.Я. Бляхер (ред.). История биологии с начала XX века до наших дней. М.: Наука. С. 231–248.

Винберг Г.Г. 1986. Сравнительно-биолимнологические исследования, их возможности и ограничения // Г.М. Лаврентьева (ред.). Продукционно-гидробиологические исследования на внутренних водоемах. Сборник научных трудов ГосНИОРХа. Вып. 252. Л.: ГосНИОРХ. С. 4–18.

Винберг Г.Г. 2006. Кольцовское начало // Н.К. Кольцов. Избранные труды. М.: Наука. С. 263–266.

Винберг Г.Г., Виноградская О.М., Владимирова М.С., Павлова П.И. 1934. Результаты гидробиологического обследования прудов — холодильников электростанций // Е.И. Марциновский, П.Г. Сергиев, В.Н. Беклемишев (ред.). Экология личинки малярийного комара. М.-Л.: Биомедгиз. С. 157–167.

Винберг Г.Г., Захаренков И.С. 1950. К количественной характеристике роли планктона в круговороте веществ в озерах // Доклады АН СССР. Т. 73. № 5. С. 1037–1039.

Винберг Г.Г., Иванова А.И. 1935. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания водной массы озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение II // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 20. С. 5–31.

Винберг Г., Ивлев В., Платова Т., Россолимо Л. 1934. Методика определения органического вещества и опыт калорической оценки кормовых запасов водоема // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 18. С. 25–39.

Винберг Г.Г., Кузнецова З.И. 1939. Наблюдения над фотосинтезом и дыханием водной массы Глубокого озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение V // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 22. С. 144–153.

Винберг Г.Г., Ляхнович В.П. 1965. Удобрение прудов. М.: Пищевая промышленность. 271 с.

Винберг Г.Г., Платова Т.П. 1951. Биомасса планктона и растворенное органическое вещество в воде озер // Бюллетень МОИП. Отдел биологии. Т. 56. Вып. 2. С. 24–37.

Винберг Г.Г., Яровицина Л.И. 1946. Размножение бактерий и поглощение кислорода в воде // Микробиология. Т. 15. Вып. 6. С. 499–508.

Виноградов А.П. 1930. Химический элементарный состав планктона // Труды Второго Всесоюзного Гидрологического Съезда в Ленинграде 20–27 апреля 1928 г. Ч. 3. Секции: математических вопросов в гидрологии, гидрофизическая, гидробиологическая и гидротехническая. Л.: РГИ. С. 220–221.

Водяницкий В.А. 1945. О биологической продуктивности водоемов (по поводу теории В.И. Жадина) // Зоологический журнал. Т. 24. Вып. 2. С. 69–78.

Водяницкий В.А. 1951. О проблеме продуктивности водоемов и о так называемой динамике численности стада рыб // Зоологический журнал. Т. 30. Вып. 4. С. 325–330.

Водяницкий В.А. 1953. О проблеме биологической продуктивности моря и ее значении для рыбного хозяйства // Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства (проблемы динамики численности рыб, промысловых прогнозов и воспроизводства рыб-

ных запасов) (Ихтиологическая комиссия АН СССР. Труды совещаний. Вып. 1). М.: Изд-во АН СССР. С. 487–508.

Водяницкий В.А. 1975. Записки натуралиста. М.: Наука. 193 с.

Воронков Н.В. 1913. Планктон пресных вод. М.: Типография М.М. Рябушинского. 317 с.

Воронков Н.В. 1921. Значение гидробиологических исследований Ярославской губернии и русского севера вообще // Труды Ярославского естественно-исторического общества. Т. 3. Вып. 1. С. 3–7.

Воронцов Н.Н. 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс-Традиция, ABF. 639 с.

Гейнеман Б.А. 1899. О планктонных исследованиях на оз. Пестово в 1898 г. Отчет // Из Никольского рыбоводного завода. № 1. С. 13–33.

Геккель Э. 1908. Естественная история миротворения. СПб: Научная мысль. 384 с.

Герд С.В. 1946. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии // Труды Карело-Финского отделения ВНИОРХ. Т. 2. С. 27–139.

Гиляров А.М. 1988. Соотношение органицизма и редукционизма как основных методологических подходов в экологии // Журнал общей биологии. Т. 69. № 2. С. 202–217.

Гиляров А.М. 1992. Сто двадцать пять лет «экологии» Эрнста Геккеля // Журнал общей биологии. Т. 53. № 1. С. 5–17.

Гиляров А.М. 2005. Феномен Винберга // Природа. № 12. С. 47–60.

Гиляров М.С. 1959. Проблемы современной экологии и теория естественного отбора // Успехи современной биологии. Т. 48. Вып. 3(6). С. 267–278.

Голубков С.М. 2000. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых. СПб.: ЗИН РАН. 294 с.

Голубков С.М. 2020. От функциональной экологии животных к теории функционирования водных экосистем. О научном наследии А.Ф. Алимова // Труды Зоологического института РАН. Т. 324. № 2. С. 179–186.

Грезе Б.С. 1923. Некоторые данные о поглощении кислорода грунтом Глубокого озера // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. Т. 6. Вып. 1. С. 8–13.

Грезе Б.С. 1930. Исследования оз. Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. 2. Бентос // Ростовский краевед. Вып. 2. С. 3–27.

Грезе Б.С. 1933. Лимнологический очерк Валдайских озер и их предварительная рыбохозяйственная оценка // Известия ВНИОРХ. Т. 14. С. 66–128.

Гурьянова Ев. 1968. Владимир Иванович Жадин // М.Б. Иванова (ред.). Загрязнение и самоочищение реки Невы. Л.: Наука. С. 3–23.

Гутельмахер Б.Л. 1986. Метаболизм планктона как единого целого: трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. Л.: Наука. 155 с.

Дексбах Н.К. 1925. Дно Косинских озер как среда и его обитатели // Труды Косинской Биологической станции Московского общества испытателей природы. Вып. 3. С. 3–48.

Дексбах Н.К. 1926. Мышецкие озера // Труды Косинской Биологической станции Московского общества испытателей природы. Вып. 4. С. 21–34.

Дексбах Н.К. 1927. Изучение региональной лимнологии и значение работ E. Naumann // Труды Косинской Биологической станции Московского общества испытателей природы. Вып. 6. С. 13–14.

Дексбах Н.К. 1928. Донное население озер Мещерской низменности Рязанской губернии. К вопросу об их типологии // Труды Косинской Биологической станции Московского общества испытателей природы. Вып. 7–8. С. 87–125.

Джонстон Дж. 1919. Условия жизни в море. Пг.: Девятая Государственная Типография. 372 с.

Домрачев П.Ф. 1922. К вопросу о классификации озер Северо-Западного края // Известия Российского гидрологического института. № 4. С. 1–43.

Домрачев П.Ф. 1927. Рыбохозяйственная оценка биологической продуктивности оз. Ильменя // Материалы по исследованию реки Волхова и его бассейна. Вып. 10. Второй полутом. Исследования рыбных промыслов озера Ильменя и реки Волхова. Ч. 3. Л.: Издание Строительства Волховской гидроэлектрической силовой установки. С. 105–144.

Дубинина В.Г., Алексеев А.П., Ананьев В.И., Горелов В.К., Есипова М.А., Наумова А.М., Смелова И.В., Пшеничный Б.П., Шевченко В.В., Эрслер А.Л., Манохина М.С. 2017. Межведомственная ихтиологическая комиссия: история, деятельность, результаты и бездумное ее разрушение // Экосистемы: экология и динамика. Т. 1. № 4. С. 101–171.

Дунаева Ю.А., Гнездилов В.М. 2017. История российской гидробиологии в экслибрисе А.Л. Бенинга // Российский экслибрисный журнал. Вып. 23. С. 31–39.

Жадин В.И. 1925. Количественные исследования донной фауны реки Оки и некоторых водоемов Окской поймы // Вестник Рязанских краеведов. № 2(6). С. 23–27.

Жадин В.И. 1927. Очерк жизни водоемов Муромского края // Материалы по изучению Муромского края. Вып. 2. С. 24–48.

Жадин В.И. 1930. Окская биологическая станция, ее десятилетний путь и современное состояние // Работы Окской биологической станции в Нижнем Новгороде. Т. 6. Вып. 1–3. С. 5–28.

Жадин В.И. 1937. Успехи гидробиологического изучения рек СССР // Известия АН СССР. Отделение математических и естественных наук. № 5. С. 1547–1554.

Жадин В.И. 1940а. Краткий исторический очерк изучения жизни пресных вод // В.И. Жадин (ред.). Жизнь пресных вод СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 5–13.

Жадин В.И. 1940б. Фауна рек и водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 992 с.

Жадин В.И. 1946а. Проблема генезиса фауны и биоценозов континентальных водоемов СССР в Четвертом пятилетнем плане // Зоологический журнал. Т. 25. Вып. 5. С. 385–394.

Жадин В.И. 1946б. Эрозия почв как гидробиологический фактор // Природа. № 9. С. 25–30.

Жадин В.И. 1947а. Закономерности массового развития жизни в водохранилищах // Зоологический журнал. Т. 26. Вып. 5. С. 403–414.

Жадин В.И. 1947б. Памяти выдающегося гидробиолога В.М. Рылова (1889–1942) // Природа. № 12. С. 76–77.

Жадин В.И. 1949. Современное состояние и задачи гидробиологии в свете учения Вильямса – Мичурина – Лысенко // Зоологический журнал. Т. 28. Вып. 3. С. 197–212.

Жадин В.И. 1951. К вопросу о некоторых понятиях и задачах гидробиологии // Труды проблемных и тематических совещаний ЗИН. Вып. 1. Проблемы гидробиологии внутренних вод. С. 8–22.

Жадин В.И. 1954. Рецензия. Г.С. Карзинкин. Основы биологической продуктивности водоемов, 1952. — 342 с. // Зоологический журнал. Т. 33. Вып. 1. С. 222–225.

Жадин В.И. 1960. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа. 191 с.

Жадин В.И. 1963. Качество воды и опыт теоретического освещения биологических помех в водоснабжении // Труды Всесоюзного Гидробиологического общества. Т. 14. С. 9–21.

Жадин В.И. 1965. О состоянии и перспективах развития радиационной гидробиологии на пресных водах // Гидробиологический журнал. Т. 1. № 1. С. 20–24.

Жадин В.И. 1967. Проблемы санитарной гидробиологии внутренних водоемов // Санитарная и техническая гидробиология. Материалы I Съезда Всесоюзного Гидробиологического общества. М.: Наука. С. 5–18.

Жадин В.И. 1991. Мой путь в гидробиологию // Л.А. Кутикова (отв. ред.). Отечественные гидробиологи (В.И. Жадин, И.А. Киселев, С.Г. Лепнева, С.С. Смирнов). СПб.: ЗИН АН СССР. С. 5–72.

Жадин В.И., Жарова Т.В., Озерецковская Н.Г. 1961. О применении радиоуглеродного и кислородного методов при изучении первичной продукции оз. Красавица // Г.Г. Винберг (ред.). Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск: Министерство высшего, среднего специального и профессионального образования БССР. С. 195–203.

Заика В.Е. 1972. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наукова Думка. 144 с.

Заика В.Е. 1983. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев: Наукова Думка. 206 с.

Заика В.Е. 2002. В.А. Водяницкий и всесоюзная дискуссия 1951 г. о биологической продуктивности водоемов // Экология моря. Вып. 62. С. 86–87.

Заключительные слова докладчиков. 1953 // Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства (проблемы динамики численности рыб, промысловых прогнозов и воспроизводства рыбных запасов) (Ихтиологическая комиссия АН СССР. Труды совещаний. Вып. 1). М.: Изд-во АН СССР. С. 578–588.

Зенкевич Л.А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря. М.: Советская наука. 588 с.

Зенкевич Л.А. 1951. Достижения и перспективы развития советской гидробиологии, преимущественно для морских водоемов // Зоологический журнал. Т. 30. Вып. 2. С. 111–120.

Зенкевич Л.А. 1953а. Г.С. Карзинкин. «Основы биологической продуктивности водоемов». Пищепромиздат, Москва. 1952 г. // Успехи современной биологии. Т. 36. Вып. 1(4). С. 117–126.

Зенкевич Л.А. 1953б. Об обеспеченности рыбы в морских водоемах кормовыми ресурсами // Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства (проблемы динамики численности рыб, промысловых прогнозов и воспроизводства рыбных запасов) (Ихтиологическая комиссия АН СССР. Труды совещаний. Вып. 1). М.: Изд-во АН СССР. С. 529–537.

Зернов С.А. 1921. Опыт синхронической таблицы по развитию гидробиологии, ихтиологии и других ближайших наук // Русский гидробиологический журнал. Т. 1. № 1. С. 1–6.

Зернов С.А. 1934. Общая гидробиология. М.-Л.: Биомедгиз. 503 с.

Зернов С.А. 1937. Зоологический институт Академии наук СССР за период 1931–1936 гг. // Известия АН СССР. Отделение математических и естественных наук. № 4. С. 1121–1141.

Ерохин В.Е. 2009. Профессор Август Пюттер. Судьба теории // Морський екологічний журнал. Т. 8. № 2. С. 91–100.

Естественные и экономические условия рыболовного промысла в Олонецкой губернии. 1915. В. Бузин (ред.). Петрозаводск: Северная Скоропечатня. 303+135 с.

Ивлев В.С. 1937. Материалы по изучению баланса вещества в озере. Баланс железа // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 21. С. 21–53.

Ивлев В.С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных // Бюллетень МОИП. Отдел биологии. Т. 47. Вып. 4. С. 267–277.

Ивлев В.С. 1939а. Интенсивность фотосинтеза и рыбная продукция прудов // Бюллетень МОИП. Отдел биологии. Т. 48. Вып. 1. С. 29–34.

Ивлев В.С. 1939б. Метод определения калорийности гидробиологических проб // Научно-методические записки. Вып. 5. С. 65–72.

Ивлев В.С. 1939в. Энергетический баланс карпов // Зоологический журнал. Т. 18. Вып. 2. С. 303–318.

Ивлев В.С. 1945. Биологическая продуктивность водоемов // Успехи современной биологии. Т. 19. Вып. 1. С. 98–120.

Ивлев В.С., Мухаревская М.И. 1940. Влияние лунного освещения на фотосинтез пресноводных водорослей // Доклады АН СССР. Т. 27. № 1. С. 72–74.

Извекова Э.И., Заренков Н.А. 2006. Памяти академика Л.А. Зенкевича (1889–1970) — корифея отечественной биологической океанологии // Известия Самарского НЦ РАН. Т. 8. № 1. С. 349–352.

Каврайский Ф.Ф., Классен Ф.Е. 1913. Опыт мелиорации мест нереста в дельте р. Волги в 1912 г. // Материалы к познанию русского рыболовства. Т. 2. Вып. 7. С. 3–123.

Карзинкин Г.С. 1936. Теория биологической продуктивности водоемов как рабочая схема // Зоологический журнал. Т. 15. Вып. 2. С. 245–251.

Карзинкин Г.С. 1951. О биологической продуктивности водоемов // Зоологический журнал. Т. 30. Вып. 4. С. 338–343.

Карзинкин Г.Г. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат. 344 с.

Карзинкин Г.С. 1953. Биологическая продуктивность водоемов // Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства (проблемы динамики численности рыб, промысловых прогнозов и воспроизводства рыбных запасов) (Ихтиологическая комиссия АН СССР. Труды совещаний. Вып. 1). М.: Изд-во АН СССР. С. 509–528.

Карзинкин Г.С. 1967. Развитие проблемы биологической продуктивности водоемов за пятьдесят лет советской власти // Вопросы ихтиологии. Т. 7. Вып. 5(46). С. 879–905.

Карпенко В.И. 2015. Иосиф Бенционович Бирман (1915–1984 гг.) // Труды ВНИРО. Т. 156. С. 5–15.

Кашкаров Д.Н. 1937. Советская зооэкология, ее состояние, успехи за 20 лет и перспективы развития // Природа. № 10. С. 212–229.

Кевдин В.А. 1915. Современное рыболовство России. Народно-хозяйственный очерк. М.: Типография «Земля». 153 с.

Киселев В.К., Студенецкий С.А. 2003. Ученый — экономист первого ранга: к 100-летию со дня рождения В.А. Мурина (1903–1983) // Рыбное хозяйство. № 3. С. 70–71.

Киселев И.А. 1963. Очерк жизни и деятельности гидробиолога В.М. Рылова // И.А. Киселев, Б.Е. Райков (ред.). Деятели советской гидробиологии В.М. Рылов, Г.Ю. Верещагин, А.Л. Бенинг. Из истории гидробиологии в XX веке. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 5–27.

Киселев И.А. 1967. Исследования планктона континентальных вод СССР за полувековой период // Гидробиологический журнал. Т. 3. № 6. С. 24–36.

Киселев И.А. 1987. История планктонологии // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 172. С. 5–25.

Колчинский Э.И. 1990. Эволюция биосферы: Историко-критические очерки исследований в СССР. Л.: Наука. 236 с.

Колчинский Э.И. 1999. В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-х – начале 30-х гг.). СПб.: Дмитрий Буланин. 274 с.

Колчинский Э.И. 2006. Биология Германии и России – СССР в условиях социально-политических кризисов первой половины XX века (между либерализмом, коммунизмом и национал-социализмом). СПб.: Нестор-История. 638 с.

Колчинский Э.И. 2015. Советские юбилеи Ч. Дарвина и лысенкоизм // Историко-биологические исследования. Т. 7. № 2. С. 10–52.

Колчинский Э.И. 2018. Н.И. Вавилов и Т.Д. Лысенко в пространстве историко-научных дискуссий // Природа. № 1. С. 3–10.

Колчинский Э.И., Зенкевич С.И., Ермолаев А.И., Ретунская С.В., Самокиш А.В. 2018. Мобилизация и реорганизация российской науки и образования в годы Первой мировой войны. СПб.: Нестор-История. 672 с.

Кольцов Н.К. 2006. Исследования о форме клеток. Часть первая. О спермиях десятиногих раков в связи с общими соображениями относительно организации клетки // Кольцов Н.К. Избранные труды. М.: Наука. С. 36–67.

Кордэ Н.В. 1930. Газовый режим Валдайского озера и активная реакция его // Валдайское озеро. Очерк населения озера и его гидрологическая характеристика. Ч. 2. Иваново-Вознесенск: Союз краеведных организаций Ивановской промышленной области. С. 29–93.

Кузнецов В.В. 1951. Что такое проблема биологической продуктивности водоемов и как следует работать над ее решением // Зоологический журнал. Т. 30. Вып. 2. С. 121–129.

Кузнецов В.В. 1953а. О путях повышения рыбопромысловой продуктивности Белого моря // Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства (проблемы динамики численности рыб, промысловых прогнозов и воспроизводства рыбных запасов) (Ихтиологическая комиссия АН СССР. Труды совещаний. Вып. 1). М.: Изд-во АН СССР. С. 538–554.

Кузнецов В.В. 1953б. Против остатков формализма в биологии // Зоологический журнал. Т. 32. Вып. 2. С. 315–320.

Кузнецов И.Д. 1912. История возникновения и организация Псковской промыслово-научной экспедиции. Псков: Электрическая типо-литография Псковского Губернского Земства. 32 с.

Кузнецов С.И. 1925. Результаты бактериологических исследований воды Глубокого озера // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. Т. 6. Вып. 2–3. С. 46–53.

Кузнецов С.И. 1934. Сравнительное изучение азотного, фосфорного и кислородного режима Глубокого и Белого озера // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 17. С. 49–67.

Кузнецов-Угамский Н.Н. 1929. Об условиях эутрофии озер в горах Средней Азии // Русский гидробиологический журнал. Т. 8. № 6–7. С. 166–171.

Кутикова Л.А., Алимов А.Ф. 2012. Владимир Иванович Жадин — гидробиолог, зоолог, малаколог // Историко-биологические исследования. Т. 4. № 4. С. 50–58.

Кучин И.В. 1901. Количественное определение планктона Пестовского озера за 1899–1900 гг. // Из Никольского рыбоводного завода. № 4. С. 42–72.

Ласточкин Д.А. 1943. Гидробиология материковых вод Советского Союза за 25 лет (1917–1942) // Зоологический журнал. Т. 22. Вып. 4. С. 195–210.

Лебединцев А.А. 1904. Газовый обмен в замкнутых водоемах и его значение для рыбоводства // Из Никольского рыбоводного завода. № 9. С. 113–136.

Лебединцев А.А. 1905а. Предварительные исследования в 1905 году озер Валдайского и Демянского уездов в целях рыбоводства // Вестник рыбопромышленности. № 4. С. 227–237.

Лебединцев А.А. 1905б. Средний вес отдельных организмов озера Пестово и их химический состав // Вестник рыбопромышленности. № 10. С. 471–475.

Лебединцев А.А. 1908а. Инструкция для химического исследования грунта озера и планктона // Инструкция для исследования озер. СПб.: Типография В.Ф. Киршбаума. С. 159–175.

Лебединцев А.А. 1908б. Попытка определить запасы рыбы в озере по его кислородному балансу // Из Никольского рыбоводного завода. № 11. С. 81–111.

Лебединцев А.А. 1908в. Результаты анализа осенней воды и планктонных уловов оз. Ильменя, Новгородской губернии // Из Никольского рыбоводного завода. № 11. С. 70–81.

Лебединцев А.А. 1913. Метеорологические и гидрологические исследования Псковского водоема зимой (январь, февраль и март 1912 года). Псков: Электрическая типо-литография Псковского Губернского Земства. 66 с.

Лебединцев А.А., Кизерицкий В.А. 1905. Запасы природного корма в некоторых новгородских озерах к концу зимы 1905 года. Новгород: Губернская Типография. 11 с.

Леванидов В.Я. 1952. О задачах гидробиологии при рыбохозяйственных исследованиях // Зоологический журнал. Т. 31. Вып. 1. С. 91–98.

Лепнева С.Г. 1949. Олонецкая научная экспедиция и ее организатор Глеб Юрьевич Верещагин // Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР. Вып. 2. С. 9–19.

Лепнева С.Г. 1963. Из ранних лет жизни и деятельности лимнолога Г.Ю. Верещагина // И.А. Киселев, Б.Е. Райков (ред.). Деятели советской гидробиологии В.М. Рылов, Г.Ю. Верещагин, А.Л. Бенинг. Из истории гидробиологии в XX веке. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 37–49.

Линдеман Р.Л. 1943. Трофико-динамическое направление в экологическом исследовании // Успехи современной биологии. Т. 16. Вып. 5. С. 552–570.

Лысенко Т.Д. 1946. Агробиология. М.: ОГИЗ Сельхозгиз. 410 с.

Лысенко Т.Д. 1949. Естественный отбор и внутривидовая конкуренция. М.: Сельхозгиз. 40 с.

Лысенко Т.Д. 1952. Агробиология. М.: ОГИЗ-Сельхозгиз. 782 с.

Любарский Г.Ю. 2009. История Зоологического музея МГУ: идеи, люди, структуры. М.: КМК. 743 с.

Малахов В.В. 2005. Из истории зоологии беспозвоночных в Московском университете // Природа. № 1. С. 26–34.

Маркова М.Т. 2011. Научно-промысловая экспедиция на Псковское озеро в начале XX века // Псков. № 34. С. 191–195.

Мейен В.А., Карзинкин Г.С., Ивлев В.С., Липин А.Н., Шеина М.П. 1937. Использование двухлетним карпом естественных кормовых запасов водоема // Зоологический журнал. Т. 16. Вып. 2. С. 209–223.

Мирзоян Э.Н. 2013. Становление экологических концепций в СССР: семь выдающихся теорий (Д.Н. Кашкаров, В.В. Станчинский, С.А. Северцов, В.Н. Беклемишев, Л.Г. Раменский, Р.Ф. Геккер, Л.С. Берг). М.: Книжный дом «Либроком». 632 с.

Мирзоян Э.Н. 2017. Становление экологических концепций в СССР (Концепция экологических закономерностей эволюции С.С. Шварца. Теоретическая биология В.И. Вернадского). М.: Ленанд. 400 с.

Муравейский С.Д. 1936. Пути построения теории биологической продуктивности водоемов // Зоологический журнал. Т. 15. Вып. 4. С. 563–586.

Муравейский С.Д. 1937. Двадцать лет советской гидробиологии // Зоологический журнал. Т. 16. Вып. 5. С. 821–829.

Мурин В. 1951. По поводу статей Г.В. Никольского о численности стада рыб // Зоологический журнал. Т. 30. Вып. 4. С. 331–337.

Науманн Э. 1927. Цель и основные проблемы региональной лимнологии // Труды Косинской Биологической станции Московского общества испытателей природы. Вып. 6. С. 3–11.

Неизвестнова-Жадина Е.С. 1937. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения // Известия АН СССР. Отделение математических и естественных наук. № 4. С. 1246–1267.

Никольский А.А. 2014. Великие идеи великих экологов: история ключевых концепций в экологии. М.: ГЕОС. 190 с.

Никольский Г.В. 1950. О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов // Зоологический журнал. Т. 29. Вып. 6. С. 489–500.

Никольский Г.В. 1954. О «комплексном методе» и некоторых других вопросах гидробиологии // Известия АН СССР. Серия биологическая. № 6. С. 26–32.

Никольский Г.В. 1966. Основные задачи гидробиологии и ихтиологии в текущем пятилетии // Гидробиологический журнал. Т. 2. № 6. С. 6–10.

Никольский Г.В. 1970. О содержании и структуре гидробиологии как биологической дисциплины (по поводу статьи М.М. Телитченко «Соответствует ли название «санитарная гидробиология» современному представлению об уровне этой науки?») // Гидробиологический журнал. Т. 6. № 4. С. 132–135.

Новиков Г.А. 1970. Сто лет экологии Эрнста Геккеля // Очерки по истории экологии. М: Наука. С. 22–76.

Новиков Г.А. 1980. Очерк истории экологии животных. Л.: Наука. 287 с.

О положении в биологической науке. 1948. Стенографический отчет Сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук имени В.И. Ленина (31 июля – 7 августа 1948 г.). М.: ОГИЗ – Сельхозгиз. 536 с.

Обзор деятельности Петергофского естественно-научного института. 1928. К 10-летию Октябрьской революции // Труды Петергофского естественно-научного института. № 5. С. 3–35.

Одум Ю. 1986. Экология. В 2 тт. Т. 1. М.: Мир. 328 с.

Озернюк Н.Д. 2012. Научная школа Н.К. Кольцова. Ученики и соратники. М.: КМК. 357 с.

Озеров С.А. 1924. К вопросу о химическом определении продуктивности озер // Труды Научного института рыбного хозяйства. Т. 1. С. 365–396.

Олифан В.И. 1928. Биология планктона и физико-химический режим Гигеревского пруда // С.Н. Скадовский (ред.). Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М.: Изд-во Государственного института народного здравоохранения. С. 288–345.

Осипов С.К. 1939. Наблюдения над интенсивностью фотосинтеза и дыхания в водной массе озера // Бюллетень МОИП. Отдел биологии. Т. 48. Вып. 2–3. С. 115–123.

Отечественные гидробиологи (В.И. Жадин, И.А. Киселев, С.Г. Лепнева, С.С. Смирнов). 1991. / Л.А. Кутикова (отв. ред.). СПб.: ЗИН АН СССР. 136 с.

От редакции. 1939 // Ученые записки ЛГУ № 30. Серия биологических наук. Вып. 8. С. 3–4.

Очерки по истории гидробиологических исследований в СССР. 1981. / П.Л. Пирожников, Л.А. Эрман (ред.). Л.: Наука. 231 с.

Очерки по истории экологии. 1970. М.: Наука. 291 с.

Павловский Е.Н. 1952. Об итогах дискуссии по вопросам гидробиологии и ихтиологии // Зоологический журнал. Т. 31. Вып. 4. С. 489–493.

Панкратова В.Я. 1941. К изучению органического вещества водной массы в озерах Залучья // Труды Лаборатории генезиса сапропеля. Вып. 2. С. 13–33.

Панкратова В.Я., Стальмакова Г.А. 1941. Материалы к изучению баланса органических веществ в озерах района Опытной Сапропелевой станции в Залучье // Труды Лаборатории генезиса сапропеля. Вып. 2. С. 5–12.

Персова О.П., Печников А.С. 2005. К истории рыбохозяйственных исследований в России (ГосНИОРХ — этапы большого пути). М.: ФГНУ «Росинформагротех». 324 с.

Пирожников П.Л. 1929. К познанию озера Сартлана в лимнологическом, гидробиологическом и рыбохозяйственном отношениях. Красноярск: Красноярская государственная типо-литография. 116 с.

Пирожников П.Л. 1952. Гидробиология и рыбное хозяйство // Зоологический журнал. Т. 31. Вып. 1. С. 99–108.

Пирожников П.Л. 1975. За рыбопродукционный аспект гидробиологии // Гидробиологический журнал. Т. 11. № 2. С. 115–119.

Пирожников П.Л. 1980. К истории общей и рыбохозяйственной гидробиологии в СССР // История исследований биологических ресурсов гидросферы и их использования. М.: Наука. С. 95–111.

Полищук Л.В. 1986. Динамические характеристики популяций планктонных животных. М.: Наука. 130 с.

Полищук Л.В. 1992. Современное состояние продукционной гидробиологии: комментарий к книге А.Ф. Алимова «Введение в продукционную гидробиологию» (Л.: Гидрометеоиздат, 1989. 152 с.) // Журнал общей биологии. Т. 53. № 6. С. 864–872.

Пржиборо А.А., Дунаева Ю.А. 2012. Неизвестный архив фотоматериалов В.М. Рылова // Историко-биологические исследования. Т. 4. № 1. С. 96–108.

Презент И.И. 1934. Выступление в дискуссии // Советская ботаника. № 3. С. 52–63.

Презент И.И. 1948. В содружестве с природой. И.В. Мичурин и его учение. М.-Л.: ОГИЗ Сельхозгиз. 192 с.

Прения по докладам. 1953 // Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства (проблемы динамики численности рыб, промысловых прогнозов и воспроизводства рыбных запасов) (Ихтиологическая комиссия АН СССР. Труды совещаний. Вып. 1). М.: Изд-во АН СССР. С. 555–577.

Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. 1928. / С.Н. Скадовский (ред.). М.: Изд-во Государственного института народного здравоохранения. 569 с.

Пробатов А.Н. 1951. О первостепенных задачах ихтиологических и гидробиологических исследований // Зоологический журнал. Т. 30. Вып. 5. С. 405–410.

Протасов А.А. 2008. Речной и озерный континуумы: попытка анализа и синтеза // Биология внутренних вод. № 2. С. 3–11.

Протасов А.А. 2011. Жизнь в гидросфере. Киев: Академпериодика. 704 с.

Протасов А.А., Карпинский М.Г. 2011. Гидробиология в датах. Хронология ключевых научных событий // Морський екологічний журнал. Т. 10. № 3. С. 86–100.

Расс Т.С. 1951. О проблеме продуктивности водоемов и о взаимоотношениях ихтиологии и гидробиологии // Зоологический журнал. Т. 30. Вып. 6. С. 488–492.

Рафес П.М. 1970. Развитие учения о биогеоценозах // Очерки по истории экологии. М.: Наука. С. 147–194.

Резолюция по докладам, посвященным проблеме биологической продуктивности водоемов. 1953 // Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства (проблемы динамики численности рыб, промысловых прогнозов и воспроизводства рыбных запасов) (Ихтиологическая комиссия АН СССР. Труды совещаний. Вып. 1). М.: Изд-во АН СССР. С. 597–599.

Репрессированная наука. 1991. / Составители А.И. Мелуа, В.М. Орел. М.Г. Ярошевский (ред.). Л.: Наука. 560 с.

Репрессированная наука. 1994. / Составитель А.И. Мелуа. М.Г. Ярошевский (ред.). СПб.: Наука. 320 с.

Рижинашвили А.Л. 2017а. Владимир Иванович Жадин (1896–1974) и истоки современной гидробиологии: интервью с академиком РАН А.Ф. Алимовым // Историко-биологические исследования. Т. 9. № 2. С. 84–99.

Рижинашвили А.Л. 2017б. В.И. Жадин в Залучье: некоторые документы об идеях развития теории биологической продуктивности водоемов // Историко-биологические исследования. Т. 9. № 4. С. 48–56.

Рижинашвили А.Л. 2019а. Ответ гидробиологов лысенковцам // Архивный поиск. Электронный сборник научных статей и публикаций. Вып. 1. М.: Архив РАН. С. 163–171.

Рижинашвили А.Л. 2019б. Углеводы в водных экосистемах и их возможная связь с жизнедеятельностью организмов различных трофических уровней // Успехи современной биологии. Т. 139. № 1. С. 75–83.

Рижинашвили А.Л. 2020. Зоологический институт АН СССР и институциональная реорганизация гидробиологических исследований в 1930-е годы // Вестник РАН. Т. 90. № 10. С. 967–979.

Рижинашвили А.Л. 2021. Развитие экосистемных представлений в экологии и продукционные аспекты исследования биосферы // Историко-биологические исследования. Т. 13. № 1. С. 133–158.

Рикун И.Э. 2011. Одесские страницы биографии Г.А. Гамова // Odessa Astronomical Publications. Vol. 24. P. 8–13.

Розенберг Г.С. 2004. Лики экологии. Тольятти: Самарский НЦ РАН. 225 с.

Россолимо Л.Л. 1928. Материалы по гидрологии и планктону некоторых водоемов Мещерской низменности (Рязанской губернии) // Труды Косинской Биологической станции Московского общества испытателей природы. Вып. 7–8. С. 51–86.

Россолимо Л.Л. 1931. Гидрологический очерк Переславского озера // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 13–14. С. 69–129.

Россолимо Л.Л. 1934. Задачи и установки лимнологии, как науки // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 17. С. 5–19.

Россолимо Л.Л. 1938. Советская лимнология за 20 лет // Землеведение. Т. 15. Вып. 2. С. 113–123.

Россолимо Л., Кузнецова З. 1934. Донное газоотделение как фактор кислородного режима озер // Труды Лимнологической станции в Косине. Вып. 17. С. 87–112.

Румянцев А.В. 1923. Краткий отчет о деятельности Станции за 1914–1922 годы // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. Т. 6. Вып. 1. С. 1–7.

Рылов В.М. 1923а. Заметка о цветении *Anabaena scheremetievi* Elenk. и *Euglena sanguinea* Ehrbg. в прудах окрестностей Стар. Петергофа (Петербургской губ.) // Русский гидробиологический журнал. Т. 2. № 5–7. С. 107–111.

Рылов В.М. 1923б. Наблюдения над вертикальным распределением растворенного кислорода и сероводорода в Кристателлевом пруде (Петербургской губ.) и некоторые сведения о планктоне последнего // Русский гидробиологический журнал. Т. 2. № 1–2. С. 1–14.

Рылов В.М. 1923в. О заморе рыбы в Велетьминском пруде Нижегородской губернии // Известия Российского гидрологического института. № 6. С. 41–47.

Рылов В.М. 1923г. Об одной из основных проблем гидробиологии и о некоторых ближайших задачах гидробиологических исследований // Труды Первого Всероссийского Съезда зоологов, анатомов и гистологов. Петроград: Главнаука. С. 68–69.

Рылов В.М. 1925. О биосестонных окрасках воды в водоемах окрестностей Старого Петергофа // Русский гидробиологический журнал. Т. 4. № 3–6. С. 84–95.

Рылов В.М. 1929а. Некоторые данные по химизму и биологии вод силурийского плато Ленинградской губернии // Русский гидробиологический журнал. Т. 8. № 1–3. С. 1–12.

Рылов В.М. 1929б. Некоторые наблюдения над концентрацией водородных ионов в водоемах окрестностей Петергофского Естественно-Научного Института // Русский гидробиологический журнал. Т. 8. № 4–5. С. 115–123.

Рылов В.М. 1930. К лимнологии Кавказа. I. Некоторые данные по гидрологии и химизму озера Кардывач (Зап. Закавказье) // Известия Государственного гидрологического института. № 31. С. 91–115.

Рылов В.М. 1937. Исследования зоопланктона континентальных вод СССР за двадцать лет после Октябрьской революции (1917–1937) // Известия АН СССР. Отделение математических и естественных наук. № 5. С. 1631–1640.

Самсонов Н.А. 1908. К сведениям о планктоне озера Шпанкау Лифляндской губернии. Юрьев: Типография К. Матиссена. 92 с.

Самсонов Н.А. 1913. Планктон Псковского водоема. II. Весенний и летний планктон. Псков: Электрическая типо-литография Псковского губернского земства. 18 с.

Селиванов Л.С. 1930. О кислородном режиме реки Клязьмы и ее заводей // Записки Биологической станции Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии в Болшеве Московской губернии. Вып. 4. С. 23-45.

Селиванов Л.С. 1935. Материалы по биогидрохимии реки Клязьмы. Биогидрохимия кальция и газов // Записки Болшевской биологической станции. Вып. 7–8. С. 3–41.

Селиванов Л.С. 1936. Газовые равновесия природных эутрофных пресноводных водоемов // Записки Болшевской биологической станции. Вып. 9. С. 57–65.

Сигарева Л.Е. 2012. Хлорофилл в донных отложениях волжских водоемов. М.: КМК. 217 с.

Скадовский С.Н. 1914. О питании водных животных // Природа. № 5. С. 543.

Скадовский С.Н. 1915а. Изменение реакции среды в культурах простейших // Ученые записки Московского городского народного университета им. А.Л. Шанявского. Т. 1. Вып. 1. С. 157–188.

Скадовский С.Н. 1915б. К изучению планктона р. Москвы близ г. Звенигорода // Ученые записки Московского городского народного университета им. А.Л. Шанявского. Т. 1. Вып. 2. С. 287–329.

Скадовский С.Н. 1915в. Москворецкая Звенигородская биологическая станция // Ученые записки Московского городского народного университета им. А.Л. Шанявского. Т. 1. Вып. 2. С. 235–241.

Скадовский С.Н. 1923. Влияние некоторых физико-химических факторов на газообмен у рыб // Рыбное хозяйство. Книга II. С. 199–211.

Скадовский С.Н. 1924. О влиянии внешних физико-химических факторов на обмен веществ у красных личинок хирономус // Бюллетень МОИП. Отдел экспериментальной биологии. Т. 32. С. 3–22.

Скадовский С.Н. 1928. Активная реакция среды в пресных водоемах и ее биологическое значение // С.Н. Скадовский (ред.). Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М.: Изд-во Государственного института народного здравоохранения. С. 11–74.

Скадовский С.Н. 1933. Общее заключение (Серия работ «Биология планктона и физико-химический режим Петровских озер Оршанского торфяника Московской области») // Зоологический журнал. Т. 12. Вып. 3. С. 93–107.

Скадовский С.Н. 1936. Некоторые вопросы современной гидрофизиологии // Ученые записки МГУ. Вып. 8. Биология. С. 5–15.

Скадовский С.Н. 1937. Вопросы физиологии приспособляемости водных животных с точки зрения проблемы продуктивности // Зоологический журнал. Т. 16. Вып. 1. С. 7–13.

Скадовский С.Н. 1951. К вопросу о гидробиологии, ее содержании и задачах // Зоологический журнал. Т. 30. Вып. 5. С. 398–404.

Скадовский С.Н. 1955. Экологическая физиология водных организмов. М.: Советская наука. 340 с.

Скадовский С.Н. 1957. Сергей Алексеевич Зернов (1871–1945). М.: МГУ. 40 с.

Скадовский С.Н., Васнецов В.В., Дексбах Н.К., Яшнов В.А. 1940. История ихтиологии и гидробиологии в Московском университете // Ученые записки МГУ. Биология. Вып. 54. С. 140–156.

Скадовский С.Н., Щербаков А.П., Винберг Г.Г. 1928. Предварительное сообщение о результатах гидробиологического и физико-химического исследования Петровских озер Тверской губернии // С.Н. Скадовский (ред.). Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М.: Изд-во Государственного института народного здравоохранения. С. 215–239.

Скориков А.С. 1904. К сведениям о планктоне озера Пестова // Из Никольского рыбоводного завода. № 9. С. 41–112.

Скориков А.С. 1909. Зоологические исследования ладожской воды как питьевой. СПб: Санкт-Петербургская городская типография. 123 с.

Слепкова Н.В. 2019. Зоологический музей и институт в Петрограде – Ленинграде: от Первой мировой до «Великого перелома» (1914 – середина 1930-х гг.) // Труды Зоологического института РАН. Т. 323. № 3. С. 268–312.

Смирнов А.В. 2013. О попытке разделения в 1940 г. Зоологического института АН СССР на Институт зоологии и паразитологии и Институт гидробиологии // Наука и техника: Вопросы истории и теории. Материалы XXXIV международной годичной конференции Санкт-Петербургского отделения Российского национального комитета по истории и философии науки и техники РАН (25–29 ноября 2013 г.). СПб: СПбФ ИИЕТ РАН. С. 115–116.

Смирнов А.В., Хлебович В.В. 2015. Гидробиолог В.В. Кузнецов: вся жизнь на передовой // Природа. № 5. С. 80–84.

*Соболев В.*С. 2000. Академия наук и краеведческое движение // Вестник РАН. Т. 70. № 6. С. 535–541.

Сомов М.П. 1920. Основы рыбоводной таксации озерных угодий // Известия отдела прикладной ихтиологии и научно-промысловых исследований. Т. 1. Вып. 2. С. 131–336.

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

Строганов Н.С. 1968. Проблемы гидробиологии, над которыми работал профессор С.Н. Скадовский // Труды МОИП. Т. 30. С. 5–13.

Сущеня Л.М. 1972. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев: Наукова Думка. 195 с.

Сущеня Л., Ляхнович В., Петрович П., Остапеня А., Ковалевская Р. 1975. Георгий Георгиевич Винберг (к 70-летию со дня рождения) // Гидробиологический журнал. Т. 11. № 3. С. 109–112.

Сущеня Л.М., Семенченко В.П., Вежновец В.В. 1986. Биология и продукция ледниковых реликтовых ракообразных. Минск: Наука и техника. 160 с.

Тимм Т.Э. 1987. Гидробиологические исследования на озерах СССР // Гидробиологический журнал. Т. 23. № 5. С. 24–30.

Тинеманн А. 1935. О сущности лимнологии и ее значении для культуры современности // Природа. № 1. С. 79–82.

Тихонова Е.П. 2019. Структура, штат, и тематика исследований в Зоологическом институте АН СССР накануне Великой Отечественной войны (1937–1940 гг.) // С.А. Лиманова (отв. ред.). Архивный поиск. Сборник научных статей и публикаций. Вып. 2. М.: Архив РАН. С. 54–70.

Трифонова И.С., Сорокин И.Н. 2017. История становления отечественной лимнологии и ее основоположники // В.А. Румянцев, И.С. Трифонова (отв. ред.). 70 лет Институту озероведения РАН. СПб.: Свое издательство. С. 8–14.

Трофология водных животных: итоги и задачи. 1973. / Г.В. Никольский, П.Л. Пирожников (отв. ред.). М.: Наука. 384 с.

Труды Всесоюзной конференции по вопросам рыбного хозяйства (проблемы динамики численности рыб, промысловых прогнозов и воспроизводства рыбных запасов) (Ихтиологическая комиссия АН СССР. Труды совещаний. Вып. 1). 1953. М.: Изд-во АН СССР. 604 с.

Умнов А.А. 1997. Математическое моделирование биотических потоков вещества и энергии в водных экосистемах. СПб.: Наука. 134 с.

Ушман Г. 1970. Определение Эрнстом Геккелем понятия «экология» // Очерки по истории экологии. М.: Наука. С. 10–21.

Фандо Р.А. 2018. Университет им. А.Л. Шанявского на фоне смены эпох. М.: Акварель. 324 с.

Фандо Р.А. 2020. Исторические этапы и основные направления российской генетики человека первой половины XX века. М.: Янус-К. 352 с.

Фаунистическая конференция. 1934. Труды Фаунистической конференции Зоологического института 3–8 февраля 1932 г. Секция гидробиологическая. Л.: Изд-во АН СССР. 125 с.

Федорова М.И. 1930. Рыбохозяйственное обследование Лемболовского озера (опыт комплексного краеведного изучения небольшого водоема). Л.: Ленинградское общество изучения местного края. 24 с.

Фортунатов М.А. 1963. Г.Ю. Верещагин — исследователь Байкальского озера и его роль в развитии нового направления в лимнологии // И.А. Киселев, Б.Е. Райков (ред.). Деятели советской гидробиологии В.М. Рылов, Г.Ю. Верещагин, А.Л. Бенинг. Из истории гидробиологии в XX веке. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 50–75.

Хайлов К.М. 1971. Экологический метаболизм моря. Киев: Наукова Думка. 252 с.

Хмелева Н.Н. 1973. Биология и энергетический баланс морских равноногих ракообразных (*Idotea Baltica basteri*). Киев: Наукова Думка. 184 с.

Черновский А.А. 1931. К вопросу о продуктивности озер Карелии. Тямбозеро // Известия Государственного гидрологического института. № 34. С. 54–57.

Чернышев В.Я. 2009. Муромское реальное училище. 1875–1918 гг. (В архивных документах и воспоминаниях современников). Муром: Б/и. 138 с.

Чертопруд М.В. 2011. Разнообразие и классификация реофильных сообществ макробентоса средней полосы Европейской России // Журнал общей биологии. Т. 72. № 1. С. 51–73.

Член-корреспондент АН СССР Г.Г. Винберг. 2006. Воспоминания о выдающемся ученом, педагоге, человеке. Минск: Право и экономика. 190 с.

Чугунов Н.Л. 1923. Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны в Северном Каспие и типичных водоемах дельты р. Волги // Труды Астраханской ихтиологической лаборатории. Т. 5. Вып. 1. С. 107–192.

Шварц С.С. 1970. К истории основных понятий современной экологии // Очерки по истории экологии. М.: Наука. С. 89–105.

Шевцова В.А. 2014. Колыбель российского рыбоводства. Тверь: Альфа-Пресс. 80 с.

Широкова В.А. 2010. Гидрохимия в России. Очерки истории. М.: ИИЕТ РАН. 274 с.

Широкова В.А., Озерова Н.А. 2019. Косинские озера как колыбель российской лимнологии: история Косинской биологической станции и Косинского заповедника // Вопросы истории естествознания и техники. Т. 40. № 2. С. 233–253.

Шкапский О.А. 1912. Озера Псковской губернии (их естественно-историческая характеристика и экономическое значение). Псков: Изд-во Псковского губернского земства. 286 с.

Шкорбатов Г.Л. 1977. Развитие биоценотических представлений в отечественной гидробиологии за 60 лет // Гидробиологический журнал. Т. 13. № 5. С. 24–36.

Шульман Г.Е. 1987. Развитие эколого-физиологических и физиолого-биохимических исследований водных животных в СССР // Гидробиологический журнал. Т. 23. № 5. С. 52–65.

Шульман Г.Е. 2006. Пламя горячей души // Экология моря. Т. 71. С. 7–14.

Щербаков А.П. 1928. О концентрации водородных ионов в Глубоком озере // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. Т. 6. Вып. 4. С. 41–50.

Щербаков А.П. 1935. О поглощении кислорода некоторыми планктонными ракообразными // Труды Лимнологической станции в Косине. Т. 19. С. 67–89.

Щербаков А.П. 1967. Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. М.: Наука. 379 с.

Юрченко Н.Н., Трапезов О.В., Захаров И.К. 2012. Николай Константинович Кольцов — автор идеи матричного синтеза и основатель экспериментальной биологии в России // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 16. № 2. С. 310–320.

Яценко А.Т. 1922. Питание водных животных // Успехи экспериментальной биологии. Т. 1. Вып. 2. С. 171–180.

Яшнов В.А. 1939. Планктическая продуктивность юго-западной части Баренцова моря // Труды ВНИРО. Т. 4. С. 201–218.

Alimov A.F. 2003. Towards a Theory of the Functioning of Aquatic Ecosystems. Leiden: Backhuys Publishers. 130 p.

Beckel A.L. 1987. Breaking New Waters. A Century of Limnology at the University of Wisconsin. Wisconsin: Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters. 124 p.

Birge E.A. 1907. The Respiration of an Inland Lake // Transactions of the American Fisheries Society. Vol. 36. Issue 1. P. 223–245.

Birge E.A., Juday C. 1911. The inland lakes of Wisconsin: the dissolved gases of the water and their biological significance // Wisconsin Geological and Natural History Survey Bulletin. Vol. 22. P. 1–259.

Birge E.A., Juday C. 1912. A limnological study of the Finger lakes of New York // Bulletin of the Bureau of Fisheries. Vol. 32. P. 525–609.

Bocking S. 1990. Fisheries and Fundamental Science: Donald Rawson's Studies of Lake Productivity // Scientia Canadensis. Vol. 14. No.1–2. P. 38–50.

Bocking S. 2013. The ecosystem: research and practice in North America // Web Ecology. Vol. 13. P. 43–47.

Borinskaya S.A., Ermolaev A.I., Kolchinsky E.I. 2019. Lysenkoism against Genetics: the Meeting of the Lenin All-Union Academy of Agricultural Sciences of August 1948, its background, causes, and aftermath // Genetics. Vol. 212. No. 1. P. 1–12.

Brown J.H., Gilooly J.F., Allen A.P., Savage V.M., West G.B. 2004. Toward a Metabolic Theory of Ecology // Ecology. Vol. 85. No. 7. P. 1771–1789.

Carmel Y., Kent R., Bar-Massada A., Blank L., Liberzon J., Nezer O., Sapir G., Federman R. 2013. Trends in Ecological Research during the Last Three Decades — a Systematic Review // PLOS One. Vol. 8. Issue 4. e59813.

Clarke G.Z., *Oster R.* 1934. The penetration of the blue and red component of daylight into Atlantic coastal waters and its relation to phytoplankton metabolism // Biological Bulletin. Vol. 67. No. 1. P. 59–75.

Cook R.E. 1977. Raymond Lindeman and the Trophic-Dynamic Concept in Ecology // Science. Vol. 198. Issue 4312. P. 22–26.

Courchamp F., Dunne J.A., Le Maho Y., May R.M., Thebaud C., Hochberg M.E. 2015. Fundamental Ecology is Fundamental // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 30. No. 1. P. 9–16.

DelSontro T., Beaulieu J.J., Downing J.A. 2018. Greenhouse gas emissions from lakes and impoundments: upscaling in the face of global change // Limnology and Oceanography Letters. Vol. 3. Issue 3. P. 64–75.

Dineen C.F. 1953. An Ecological Study of a Minnesota Pond // The American Midland Naturalist. Vol. 50. No. 2. P. 349–376.

Egerton F. 1973. Changing concepts of the balance of nature // The Quarterly Review of Biology. Vol. 48. P. 322–350.

Egerton F. 2014. History of Ecological Sciences, Part 50: Formalizing Limnology, 1870s to 1920 // Bulletin of the Ecological Society of America. Vol. 95. No. 2. P. 131–153.

Egerton F. 2016. History of Ecological Sciences, Part 57: Aspects of Limnology in America, 1930s to about 1990, Led by Hutchinson and Hasler // Bulletin of the Ecological Society of America. Vol. 97. No. 3. P. 228–282.

Egerton F. 2017. History of Ecological Sciences, Part 59: Niches, Biomes, Ecosystems, and Systems // Bulletin of the Ecological Society of America. Vol. 98. No. 4. P. 298–337.

Eggleton F. 1939. Role of the bottom fauna in the productivity of lakes // F.R. Moulton (ed.). Problems of Lake Biology. Lancaster: The Science Press. P. 123–131.

Elster H.-J. 1974. History of limnology // Mitteilungen — Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. Vol. 20. P. 7–30.

Entz B. 2008. The dissolved oxygen determination method is 120 years old in memoriam Lajos Winkler (1863–1939) and Rezso Maucha (1882–1964) // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. Vol. 54. Supplement 1. P. 7–11.

Eutrophication: Causes, Consequences and Control. 2011. / A.A. Ansari, S.S. Gill, G.R. Lanza, W. Rast (eds.). Springer. 394 p.

Forbes S.A. 1925. The lake as a microcosm // The Natural History Survey Division Bulletin. Vol. 15. Article IX. P. 537–550.

Frey D.G. 1963. Wiskonsin: the Birge — Juday Era // D.G. Frey (ed.). Limnology in North America. Madison: The University of Wisconsin Press. P. 3–54.

Gaarder T., *Gran H.H.* 1927. Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord // Journal du Conseil. Vol. 2. No. 1. P. 372–374.

Ghilarov A.M. 1992. Ecology, mythology and the organismic way of thinking in limnology // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 7. No. 1. P. 22–25.

Ghilarov A.M. 2001. The changing place of theory in 20th century ecology: from universal laws to array of methodologies // Oikos. Vol. 92. No. 2. P. 357–362.

Goldman C.R. 1968. Aquatic Primary Production // American Zoologist. Vol. 8. P. 31–42.

Golley F.B. 1993. A History of the Ecosystem Concept in Ecology (More than the Sum of the Parts). New Haven and London: Yale University Press. 254 p.

Gordin M.D. 2017. The problem with pseudoscience // EMBO Reports. Vol. 18. Issue 9. P. 1482–1485.

Graham L. 1987. Science, Philosophy, and Human Behavior in the Soviet Union. New York: Columbia University Press. 565 p.

Hampl P. 2016. The Evolution of Theoretical Views of Vladimír Novák: from Lysenkoism to Epigenetics // Историко-биологические исследования. Т. 8. № 3. С. 11–24.

Hubbard J. 2014. In the Wake of Politics: The Political and Economic Construction of Fisheries Biology, 1860–1970 // Isis. Vol. 105. No. 2. P. 364–378.

Hutchinson G.E. 1938. On the relation between the oxygen deficit and the productivity and typology of lakes // Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Vol. 36. P. 336–355.

Hutchinson G.E. 1973. Eutrophication // American Scientist. Vol. 61. P. 269–279.

Jax K. 2020. “Organismic” positions in early German-speaking ecology and its (almost) forgotten dissidents // History and Philosophy of the Life Sciences. Vol. 42. Article 44.

Jenkin P. 1930. A preliminary limnological survey of Loch Awe (Argyllshire): An investigation of some physical and chemical conditions in the Loch and experiments on photosynthesis at various depths // Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Vol. 24. P. 24–46.

Juday C. 1940. The Annual Energy Budget of an Inland Lake // Ecology. Vol. 21. No. 4. P. 438–450.

Juday C., *Blair J.M., Wilda E.F.* 1943. The Photosynthetic Activities of the Aquatic Plants of Little John Lake, Vilas County, Wisconsin // The American Midland Naturalist. Vol. 30. No. 2. P. 426–446.

Juday C., Fred E.B., Wilson F.C. 1924. The hydrogen ion concentration of certain Wisconsin lake waters // Transactions of the American Microscopical Society. Vol. 43. No. 4. P. 177–190.

Kolchinsky E. 2017. Current attempts at exonerating «Lysenkoism» and their causes // W. deJong-Lambert, N. Krementsov (eds.). The Lysenko Controversy as a Global Phenomenon. Vol. 2. Palgrave Macmillan. P. 207–236.

Levit G.S. 2011. Looking at Russian Ecology through the Biosphere Theory // A. Schwarz, K. Jax (eds.). Ecology Revisited: Reflecting on Concepts, Advancing Science. Springer. P. 333–347.

Limnology in North America. 1963. / D.G. Frey (ed.). Madison: The University of Wisconsin Press. 734 p.

Lindeman R. 1941a. Seasonal Food-Cycle Dynamics in a Senescent Lake // The American Midland Naturalist. Vol. 26. No. 3. P. 636–673.

Lindeman R. 1941b. The Developmental History of Cedar Creek Bog, Minnesota // The American Midland Naturalist. Vol. 25. No. 1. P. 101–112.

Lindeman R. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology // Ecology. Vol. 23. No. 4. P. 399–418.

Loeb G. 1916. The Organism as a Whole from a Physicochemical Viewpoint. New York: Putnam's Sons. 379 p.

Macfadyen A. 1948. The meaning of productivity in biological systems // The Journal of Animal Ecology. Vol. 17. P. 75–80.

Manning W.M., Juday R.E. 1941. The chlorophyll content and productivity of some lakes in northeastern Wisconsin // Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters. Vol. 33. P. 363–393.

Marshall S.M., Nicholls A.G., Orr A.P. 1935. On the biology of *Calanus finmarchicus*. Part VI. Oxygen consumption in relation to environmental conditions // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 20. No. 1. P. 1–27.

Maucha R. 1924. Upon the influence of temperature and intensity of light on the photosynthetic production of nannoplankton // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. Vol. 2. P. 381–401.

Maucha R., Unger E. 1924. Theoretical Considerations on the Mutual Connections between the Hydrobios and E. Naumann' Milieu-spectra // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. Vol. 2. P. 402–414.

Mortimer C.H. 1939. The Nitrogen Balance of Large Quantities of Water // The Work of the Freshwater Biological Association of Great Britain in regard to Water Supplies. Vol. 21. P. 2–7.

Naumann E. 1929. The scope and chief problems of regional limnology // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Bd. 22. H. 5/6. P. 423–444.

Nyhart L. 1998. Civic and Economic Zoology in Nineteenth-Century Germany: The Living Communities of Karl Möbius // Isis. Vol. 89. No. 4. P. 605–630.

Odum E.P. 1968. Energy Flow in Ecosystems: A Historical Review // American Zoologist. Vol. 8. P. 11–18.

Putter A. 1924. Der Umfang der Kohlensaurereduktion durch die Planktonalgen // Pflugers Archiv fur die gesamte Physiologie. Vol. 205. P. 293–312.

Riley G. 1938a. Plankton studies. I. A preliminary investigation of the plankton of the Tortugas Region // Journal of Marine Research. Vol. 1. P. 335–352.

Riley G. 1938b. The measurement of phytoplankton // Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Vol. 36. P. 371–373.

Riley G. 1939. Correlations in aquatic ecology with an example of their application to problems of plankton productivity // Journal of Marine Research. Vol. 2. P. 56–73.

Riley G.A. 1940. Limnological Studies in Connecticut. III. The plankton of Linsley Pond // Ecological Monographs. Vol. 10. No. 2. P. 279–306.

Rizhinashvili A.L. 2019. Ernst Haeckel's "ecology" in Russia of the first half of the twentieth century // Theory in Biosciences. Vol. 138. No.1. P. 89–103.

Rizhinashvili A.L. 2020. Production Hydrobiology in the USSR under the pressure of Lysenkoism: Vladimir I. Zhadin's forgotten Theory of Biological Productivity (1940) // Journal of the History of Biology. Vol. 53. No. 1. P. 105–139.

Rizhinashvili A.L., Maksimova O.B. 2018. Evaluation of Primary Production Provision in Small Lake and its Trophic State // Hydrobiological Journal. Vol. 54. No. 2. P. 31–40.

Roll-Hansen N. 2005. The Lysenko effect: undermining the autonomy of science // Endeavour. Vol. 29. No. 4. P. 143–147.

Roll-Hansen N. 2008. Wishful Science: the Persistence of T.D. Lysenko's Agrobiology in the Politics of Science // Osiris. Vol. 23. No. 1. P. 166–188.

Rossianov K.O. 1993. Editing Nature: Joseph Stalin and the "New" Soviet Biology // Isis. Vol. 84. No. 4. P. 728–745.

Rylov W.M. 1927a. Einige Gesichtspunkte zur Biodynamik des Limnoplanktons // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. Bd. 3. S. 405–423.

Rylov W. 1927b. Uber die Schlammablagerungen des Ilmen Sees // Archive fur Hydrobiologie. Bd. 18. H. 2. S. 207–223.

Rylov W. 1929. Einige Bemerkungen betreffs des Regionallimnologischen Studiums // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. Bd. 4. S. 538–548.

Schneider D.W. 2000. Local Knowledge, Environmental Politics, and the Founding of Ecology in the United States: Stephen Forbes and "The Lake as a Microcosm" (1887) // Isis. Vol. 91. No. 4. P. 681–705.

Schomer H.A. 1934. Photosynthesis of Water Plants at Various Depths in the Lakes of North-Eastern Wisconsin // Ecology. Vol. 15. No. 2. P. 217–218.

Schramski J.R., Anthony I.D., Grady J.M., Sibly R.M., Brown J.H. 2015. Metabolic theory predicts whole-ecosystem properties // Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America. Vol. 112. No. 8. P. 2617–2622.

Schwarz A., Jax K. 2011. Early Ecology in the German-Speaking World Through WWII // A. Schwarz, K. Jax (eds.). Ecology Revisited: Reflecting on Concepts, Advancing Science. Springer. P. 231–275.

Shelford V.E. 1913. Animal communities in temperate America // The Geographic Society of Chicago. Bulletin. No. 5. P. 1–362.

Solomon C.T., Bruesewitz D.A., Richardson D.C., Rose K.C., Van de Bogert M.C., Hanson P.C., Kratz T.K., Larget B., Adrian R., Babin B.L., Chiu C.-Y., Hamilton D. P., Gaiser E.E., Hendricks S., Istvánovics V., Laas A., O'Donnell D.M., Pace M.L., Ryder E., Staehr P.A., Torgersen T., Vanni M.J., Weathers K.C., Zhu G. 2013. Ecosystem respiration: drivers of daily variability and background respiration in lakes around the globe // Limnology and Oceanography. Vol. 58. No. 3. P. 849–866.

Staehr P.A., Testa J.M., Kemp W.M., Cole J.J., Sand-Jensen K., Smith S.V. 2012. The metabolism of aquatic ecosystems: history, applications, and future challenges // Aquatic Sciences. Vol. 74. P. 15–29.

Strom K.M. 1924. pH-values in Norwegian Mountains // Nyt Magazin for Naturvidenskaberne. Vol. 62. P. 237–244.

Strom K.M. 1928. Production Biology of Temperate Lakes // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Bd. 19. H. 5/6. P. 329–348.

Talling J.F. 1984. Past and contemporary trends and attitudes in work on primary productivity // Journal of Plankton Research. Vol. 6. No. 2. P. 203–217.

Talling J.F. 2008. The developmental history of inland-water science // Freshwater Reviews. Vol. 1. P. 119–141.

Tansley A.G. 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms // Ecology. Vol. 16. No. 3. P. 284–307.

Taylor P.J. 1988. Technocratic Optimism, H.T. Odum, and the Partial Transformation of Ecological Metaphor after World War II // Journal of the History of Biology. Vol. 21. No. 2. P. 213–244.

Toogood M., Waterton C., Heim W. 2020. Women scientists and the Freshwater Biological Association, 1929–1950 // Archives of Natural History. Vol. 47. No. 1. P. 16–28.

Valk van der A.G. 2014. From Formation to Ecosystem: Tansley's Response to Clements' Climax // Journal of the History of Biology. Vol. 47. No. 2. P. 293–321.

Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. 1980. The river continuum concept // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol. 37. No. 1. P. 130–137.

Vinberg G.G. 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. London: Academic Press. 175 p.

Voigt A. 2011. The Rise of Systems Theory in Ecology // A. Schwarz, K. Jax (eds.). Ecology Revisited: Reflecting on Concepts, Advancing Science. Springer. P. 183–194.

Weiner D.R. 1988. Models of Nature. Ecology, Conservation and Cultural Revolution in Soviet Russia. Bloomington: Indiana University Press. 324 p.

Weiner D. 1999. A Little Corner of Freedom: Russian Nature Protection from Stalin to Gorbachev. Berkeley – Los Angeles – London: University of California Press. 556 p.

Welch P.S. 1927. Limnological investigations on Northern Michigan lakes // Papers of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters. Vol. 8. P. 421–451.

Whipple G.C., *Parker H.N.* 1902. On the Amount of Oxygen and Carbonic Acid Dissolved in Natural Waters and the Effect of These Gases upon the Occurrence of Microscopic Organisms // Transactions of the American Microscopical Society. Vol. 23. P. 103–144.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

АБЭО — аккумуляция биологической и экологической обеспеченности
АН, РАН — Академия наук, Российская академия наук
АРАН — Архив РАН
ВАСХНИЛ — Всесоюзная академия сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина
ВНИРО — Всесоюзный (ныне Всероссийский) научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
ГГИ — Государственный гидрологический институт
ГосНИОРХ — Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга
ГЭС — гидроэлектростанция
ЗИН АН СССР, ЗИН РАН — Зоологический институт РАН
ИБВВ РАН — Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
ИИЕТ РАН — Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН
КЕПС — Комиссия по изучению естественных производительных сил
ЛГУ — Ленинградский государственный университет
МБП — Международная биологическая программа
МГУ — Московский государственный университет
МОИП — Московское общество испытателей природы
НА ЗИН РАН — Научный архив Зоологического института РАН
ОНЭ — Олонецкая научная экспедиция
ПЕНИ — Петроградский естественнонаучный институт
РГАЭ — Российский государственный архив экономики
РГИ — Российский гидрологический институт
РФФИ — Российский фонд фундаментальных исследований
СахТИНРО — Сахалинский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии
СПбФ АРАН — Санкт-Петербургский филиал Архива РАН
СПбФ ИИЕТ РАН — Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН
ТИНРО — Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
C — рацион
f — фекалии
F/B — отношение биомассы рыбы (F) к биомассе бентоса (B)
IBP — International Biological Programme
K_2 — коэффициент эффективности роста (отношение продукции к сумме продукции и дыхания)
P/B — отношение продукции (P) к биомассе (B)
pH — водородный показатель
R — дыхание (деструкция)

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 7

ВВЕДЕНИЕ. ПРОДУКЦИОННАЯ ГИДРОБИОЛОГИЯ КАК ОСНОВА ЭКОСИСТЕМНОЙ ЭКОЛОГИИ 12

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИСТОРИИ ПРОДУКЦИОННОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ. 16

ГЛАВА 2. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРЕСНОВОДНОГО ПЛАНКТОНА И БЕНТОСА В ПЕРВОЙ ЧЕТВЕРТИ XX ВЕКА 24
1. Планктон и формирование представления о водоеме как индивидууме. 24
2. Количественные исследования бентоса в 1910-1920-е гг. 29

ГЛАВА 3. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНИЗМА И СРЕДЫ КАК ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА. 36
1. Истоки организмоцентризма в экологии и лимнологии. 36
2. Опыты А.А. Лебединцева на Никольском рыбоводном заводе по кислородному балансу озер. 39
3. Исследования в области экспериментальной биологии в школе Н.К. Кольцова и зарождение гидрофизиологии. 46
4. Организм как фактор среды и водоем как «биологически» целое в работах В.М. Рылова 53
5. От лаборатории к водоему: фотосинтез как ключевой процесс и скляночные опыты 62

ГЛАВА 4. КОНЦЕПЦИЯ БИОТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ВОДОЕМОВ Г.Г. ВИНБЕРГА 69
1. Балансовый принцип изучения круговорота органических веществ в водоеме и исследовательская программа Л.Л. Россолимо 69
2. Развитие Г.Г. Винбергом методики количественного исследования баланса органических веществ в водоемах разных типов. 78
3. Разработка концепции биотического баланса водоема. 86
4. Общие черты программы исследования биотического баланса водоемов Г.Г. Винберга. 95
5. Краткий очерк последующего развития концепции биотического баланса. 98

ГЛАВА 5. СОЦИАЛЬНЫЕ И ИДЕОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОДУКЦИОННЫХ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В СССР. ИДЕОЛОГИЧЕСКИЕ ДИСКУССИИ 102
1. Общие предпосылки связи проблемы продуктивности и социальных аспектов 102

2. Первые институциональные изменения в гидробиологии и дискуссия 1936 г. 104
3. Продукционная гидробиология после войны и сессии ВАСХНИЛ 1948 г. Дискуссия 1950–1952 гг. 123

ГЛАВА 6. ТЕОРИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ВОДОЕМОВ В.И. ЖАДИНА: КОГНИТИВНЫЙ И ИДЕОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ 153
1. Профессор В.И. Жадин и его исследования фауны рек в связи с гидротехническим строительством 153
2. Теория биологической продуктивности водоемов. 158
3. Разработка проблемы генезиса пресноводной фауны на основе принципа аккумуляции. 164
4. О судьбе теории В.И. Жадина и ее месте в гидробиологии. 171
5. Идеологические аспекты в продукционных построениях В.И. Жадина. 174
6. Представления В.И. Жадина о целостности водоема и круговороте веществ в нем. 177

ГЛАВА 7. ЭКОСИСТЕМНЫЕ КОНЦЕПЦИИ В РОССИЙСКОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ В МЕЖДУНАРОДНОМ КОНТЕКСТЕ СЕРЕДИНЫ XX ВЕКА 180
1. Органицизм vs физикализм 180
2. Развитие представлений о количественных отношениях организмов. Общие черты трофодинамики Р. Линдемана 182
3. Сравнительный анализ трофодинамики Р. Линдемана, концепции биотического баланса Г.Г. Винберга и теории биологической продуктивности водоемов В.И. Жадина 191

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. НА ПУТИ К ТЕОРИИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ 203

ЛИТЕРАТУРА 207

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ 229

Вячеслав Михайлович Рылов (1889–1942)

Фрагмент коллективной фотографии участников Олонецкой научной экспедиции (1919–1924): в центре — руководитель экспедиции Г.Ю. Верещагин (слева — К.Н. Давыдов, справа — В.П. Семенов-Тян-Шанский).
Фото предоставлено С.И. Фокиным (Университет г. Пиза, Италия).

ЗИН
К 5992

В. Кидерницкий.

ИЗЪ

НИКОЛЬСКАГО

РЫБОВОДНАГО ЗАВОДА.

3956

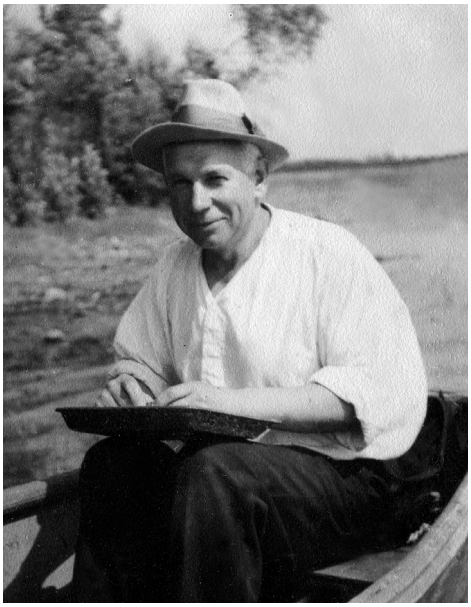
№ 1.-6

С.-ПЕТЕРБУРГЪ.
Тип. В. Демакова, Новый пер., д. № 7.
1899.—1902

Обложка одного из номеров журнала Никольского рыбоводного завода им. В.П. Врасского (*экземпляр из научной библиотеки Зоологического института РАН*)

Современный вид на территорию Никольского рыборазводного завода им. В.П. Врасского со стороны одного из прудов
(*август 2019 г., фото сделано А.Л. Рижинашвили во время экспедиции по Национальному парку «Валдайский»*)

Вид на озеро Пестово близ Никольского завода
(*август 2019 г., фото А.Л. Рижинашвили*)



Владимир Иванович Жадин (1896–1974)
(*фото из Научного архива Зоологического института РАН*)

А.Ф. Алимов (1933–2019) и Г.Г. Винберг (1905–1987) (крайние слева) в Бурятии (?), конец 1970-х – начало 1980-х гг.
Фото из личного архива Е.В. Дубининой (Зоологический институт РАН)

Научное издание

РИЖИНАШВИЛИ Александра Львовна

Развитие экосистемных представлений в водной экологии (Российская Империя – СССР, первая половина XX века)

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2021. 231 с., вклейка 4 с.
при участии ИП Михайлова К.Г.

Верстка: *М.В. Скороходова*
Главный редактор издательства: *К.Г. Михайлов*

Подписано в печать 14.10.2021. Формат 70x100/16. Заказ №
Объем 14,5+0,25 печ. л. Усл. печ.л. 19,175. Бум. офсетная и мелов. Тираж 300 экз.