

**ПЕРВЫЙ ОПЫТ РОБЕРТА МАКАРТУРА  
В ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ  
(90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И 65-ЛЕТИЮ ВЫХОДА В СВЕТ  
СТАТЬИ О КОЛЕБАНИЯХ ПОПУЛЯЦИЙ ЖИВОТНЫХ).  
НЕКОТОРЫЕ КОММЕНТАРИИ ПЕРЕВОДЧИКА**

**Г.С. Розенберг**

Институт экологии Волжского бассейна РАН – филиал Самарского ФИЦ РАН,  
г. Тольятти (Россия)

Поступила 15.12.2020

Приводится краткая биография крупного естествоиспытателя в области экологии и эволюции сообществ, профессора Роберта Макарттура и обсуждаются некоторые аспекты перевода его статьи 1955 г. «Колебания популяций животных и меры стабильности сообщества».

*Ключевые слова:* Роберт Макарттур, стабильность, информация, энтропия, индекс Шеннона, трофические сети.

**Gennady S. Rozenberg. The first experience of Robert MacArthur in theoretical ecology (90<sup>th</sup> anniversary and 65<sup>th</sup> anniversary of the article on fluctuations of animal populations). Some comments of the translator.** A short biography of a prominent natural scientist in the field of ecology and evolution of communities, Professor Robert MacArthur, is given and some aspects of the translation of his 1955 article "Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability" are discussed.

*Key words:* Robert MacArthur, stability, information, entropy, Shannon's index, trophic webs.

*Время летит – это плохая новость. Хорошая новость – вы пилот вашего времени. – The bad news is time flies. The good news is you're the pilot.*

**Майкл Альтшулер**  
(Michael L. Altshuler, г. р. 1966),  
американский предприниматель  
[<https://twitter.com/maltshulerbiz>]

*Помнить, что я скоро умру, — великолепный инструмент, который помог мне принять все самые важные решения в жизни. – Remembering that I'll be dead soon is the most important tool I've ever encountered to help me make the big choices in life.*

**Стив Джобс**  
(Steven Paul «Steve» Jobs, 1955-2011),  
американский предприниматель.  
Речь в Стэнфордском университете, 12 июня 2005 г.  
[<https://news.stanford.edu/2005/06/14/jobs-061505/>]

Несмотря на свою трагически короткую жизнь (всего 42 года) и непродолжительную карьеру, Роберт Макарттур был, пожалуй, одним из самых влиятельных экологов второй половины

XX века. Макарттура будут помнить, как одного из основоположников эволюционной и популяционной экологии. Отличительной чертой его работ явилось то, что экология популяций и сообществ стала доступной для генетики. В прошлом году (2020 г.) 7 апреля ему исполнилось бы 90 лет; а переведенную выше статью (MacArthur, 1955) он написал в 25-летнем возрасте

---

*Розенберг Геннадий Самуилович*, чл.-корр. РАН,  
доктор биол. наук, [genarozenberg@yandex.ru](mailto:genarozenberg@yandex.ru).

(следовательно, ей 65 лет) и она открывает все его библиографические списки (Cody, Diamond, 1975; Wilson, Hutchinson, 1989).

Хотя я уже переводил другую, очень важную для экологии статью Макартура (2004), подробностями о его жизни и научной деятельности эту работу не сопроводил. Исправлю этот недостаток (источником биографических сведений стали публикации [Cody, Diamond, 1975; Fretwell, 1975; Wilson, Hutchinson, 1989; Brown, 1999; Piana, Horn, 2005; Odenbaugh, 2013]).



*Robert MacArthur*

Роберт Мака́ртур (Robert Helmer MacArthur) родился в Торонто (Онтарио, Канада). Роберт был младшим сыном Джона Мака́ртура (John Wood MacArthur), профессора генетики Университета Торонто и колледжа Мальборо в Вермонте (США), и Олив Мака́ртур (Olive Trowbridge MacArthur [Turner]); вскоре после рождения Роберта семья переехала в Мальборо.

Он получил высшее образование в колледжа Мальборо, степень магистра математики в Университете Брауна (Brown University; Провиденс [Providence], шт. Род-Айленд), диссертацию PhD – в 1957 г. в Йельском университете (под руководством Дж. Хатчинсона [George Evelyn Hutchinson; 1903-1991]). Чтобы получить дополнительную подготовку в области полевой орнитологии, он провел 1957-1958 учебный год с Д. Лэком (David Lambert Lack; 1910-1973) в Оксфордском университете. Таким образом, по свидетельству современников, наибольшее влияние на формирование Мака́ртура-ученого-математика-эколога оказали гидробиолог Дж. Хатчинсон, орнитолог Д. Лэк и его старший брат, физик Джон Мака́ртур-младший (John Wood MacArthur, Jr.). С 1958

по 1965 г. Мака́ртур прошел путь от доцента до профессора Пенсильванского университета в Филадельфии; затем, в 1968 г. он переехал в Принстонский университет (шт. Нью-Джерси), где и проработал до конца своих дней. В 1969 г. Роберт Мака́ртур был избран в Национальную академию наук США.

Знакомясь с воспоминаниями о Мака́ртуре, я обратил внимание на то, что во всех (процитированных выше) биографиях подчеркиваются общие темы: любовь к науке и семье (в 1952 г. он женился на Элизабет Уитмор [Elizabeth Bayles Whittemore], от которой у него было четверо детей – Дункан, Алан, Элизабет и Дональд); по-семейному доброе отношение к молодым коллегам (для них «профессор Мака́ртур» быстро становился «Робертом»; именно так они называют его в своих воспоминаниях); полное уважение к личности студентов и коллег; все отмечают аналитический склад ума Мака́ртура (его неприятие поспешных, явно небрежных или недостаточно обоснованных аргументов); любовь к природе, прогулкам, наблюдениям и обсуждению экологических проблем на открытом воздухе.

В качестве иллюстрации приведу слова коллеги и соавтора Мака́ртура (всего на год старше его, но отметившего свой 91-й год рождения...), крупнейшего американского мирмеколога и социобиолога Э. Уилсона: «Он был среднего роста и худощав, с красивым угловатым лицом. Он встречал вас ровным взглядом, поддержанным ироничной улыбкой и широко раскрытыми глазами. Он говорил «тонким баритоном», сигнализируя о своих наиболее важных высказываниях, слегка приподнимая лицо и сглатывая. У него были спокойные сдержанные манеры, что у интеллектуалов является признаком жестко контролируемой силы. Поскольку очень немногие интеллектуалы могут держать язык за зубами достаточно долго, чтобы быть уверенным в чем-либо, сдержанность Мака́ртура придавала его разговору грань окончательности, что им не планировалось. На самом деле он был в основном застенчивым и немногословным. Он не был высококлассным математиком, каким являются немногие ученые, иначе они стали бы чистыми математиками, – но он объединил выдающийся талант в этой области с необычайным творческим драйвом, достойными амбициями и любовью к миру природы, птицам и науке (именно в этой последовательности)» (Wilson, 1984, p. 68).

Со временем Мака́ртур все чаще говорил о себе как о биогеографе и сделал этот предмет «центром» своей деятельности в Принстоне. В 1971 г. он узнал, что ему осталось жить всего

год или два (рак почек; это объясняет второй эпиграф к данной статье), он быстро объединил многие свои идеи и работы в одной книге – «Географическая экология: закономерности в распределении видов» (MacArthur, 1972), которая представляет собой синтез рефлексирующих мемуаров и широкого плана исследований в этой области знания. Ясность и пронизательность такого рода синтеза показывают, что его творческие усилия закончились на пике научной траектории.

Несколько слов о научном наследии Роберта Макартура (возможно, одним из лучших в этом плане является статья [Fretwell, 1975]).

Он начал свою научную карьеру с трех статей, раскрывающих необычайную силу и оригинальность его подходов на стыке математики и экологии. В первой статье (MacArthur, 1955), перевод которой представлен выше, был предложен способ измерения стабильности сообщества, взятый из теории информации, и впервые формализовавший концепцию, которая до того момента могла быть выражена только вербально.

Вскоре после этого (MacArthur, 1957), появилась знаменитая модель «разломанного стержня» относительного обилия (на примере видов птиц). Хотя конкретная гипотеза конкуренции, воплощенная в распределении «разломанного стержня», была оспорена (см., например, [Фёдоров, 1978; Левич, 1980; Булгаков, Левич, 2005]), а сам Макартур позже отверг этот подход как устаревший, не следует упускать из виду реальное значение самой попытки описать то, что происходит в природе, но едва может быть представлено исследователями чисто описательно. Критики иногда забывают, что гипотеза «разломанного стержня» была лишь одним из трех частотных распределений, представленных в этой небольшой, трехстраничной статье, каждое из которых основано на другом, конкурирующем наборе биологических гипотез. Таким образом, Макартур ввел в этот раздел экологической теории *методы упрощения и множественных рабочих гипотез*, что, в определенной степени, вдохновило поколение молодых популяционных биологов на значительные изменения в этой части экологии. «Искусство (*подразумевается упрощение*. – Г.Р.), – с удовольствием цитировал он Пикассо, – это ложь, которая помогает нам увидеть правду» (Wilson, Hutchinson, 1989, p. 321).

Третья статья – это элегантный анализ разделения ниш у певчих птиц (MacArthur, 1958); за эту несколько более традиционную работу он получил премию Мерсера (Mercer Award of the Ecological Society of America), и она стала основой его диссертационной работы (о расхождении по экологическим нишам пяти совместно обитающих в хвойных лесах штата Нью-Йорк

видов американских славков [Parulidae]). Это исследование фактически на десятилетие предвосхитило понятие «гильдии» (см., например, [Simberloff, Dayan, 1991]) и дало много новой информации для развития теории экологической ниши. Исследование певчих птиц раскрыло настоящий секрет успеха Макартура, его почти уникальный статус математиканатуралиста. Он был математиком профессионального уровня и прирожденным натуралистом: наблюдал за птицами с терпением и мастерством профессионального орнитолога, посещал тропики так часто, как мог, и восхищался бесконечным разнообразием птиц.

Период наиболее активной деятельности Роберта Макартура пришелся на 60-ые годы. В это время были написаны монографии «Биология популяций» (MacArthur, Connell, 1966) и одна из его самых влиятельных и цитируемых работ «Теория островной биогеографии» (MacArthur, Wilson, 1967), в которой были объединены идеи экологии, генетики и биогеографии и заложены основы количественного изучения биоразнообразия. Построенные простые модели объясняют и предсказывают увеличение количества видов с увеличением площади островов и большей близости к матерiku. Однако отмечу, что чуть ранее выходит развернутая (я бы сказал, «этапная») статья Макартура о моделях видового разнообразия (MacArthur, 1965; Макартур, 2004), в которой обсуждались меры видового разнообразия (в т. ч. и энтропия Шеннона из переведенной выше статьи [MacArthur, 1955]), элементы теории разнообразия внутри и между местообитаниями и островное и тропическое видовое разнообразие (теория равновесия).

В эти же годы опубликованы не менее важные статьи: о трофических сетях (Rosenzweig, MacArthur, 1963), подробнее см. (McCann, 2011); одна из первых работ по компьютерной имитации экосистем (Garfinkel et al., 1964), об оптимальном использовании неоднородной среды (MacArthur, Pianka, 1966), о предельном сходстве, конвергенции и расхождении сосуществующих видов (MacArthur, Levins, 1967) и др.

Особо отмечу статью (точнее, заметку, «мысли вслух») с интригующим названием «Телескоп эколога» (MacArthur, 1969) о некоторых особенностях обучения экологов, которые, по мнению Макартура должны больше времени проводить в поле (перевод этой заметки, которая актуальна и для нашего образования сегодня, см. сразу за данными комментариями). Эта заметка, открывающая номер журнала «Ecology», является продолжением дискуссии, которую в предыдущем номере открыл выдающийся американский фитоценолог и эколог Р. Уиттекер (Robert Harding Whittaker; 1920-1980).

Теперь, собственно, о комментариях к статье Роберта Макартур.

А. Эргодичность. Это специальное свойство некоторых динамических систем, состоящее в том, что в процессе эволюции почти каждое состояние с определённой вероятностью проходит вблизи любого другого состояния системы. Для эргодических систем математическое ожидание по временным рядам должно совпадать с математическим ожиданием по пространственным рядам. То есть для определения параметров системы можно долго наблюдать за поведением одного её элемента, а можно за очень короткое время рассмотреть все её элементы (или достаточно много элементов). Если система обладает свойством эргодичности, то в обоих случаях получатся одинаковые результаты. Этот вывод из теории эргодических цепей Маркова был новым для экологии. Макартур предложил разнообразие потоков энергии между звеньями как меру устойчивости к сбоям.

В. Стабильность. Устойчивость (вместе со сложностью и целостностью) представляет собой одну из важнейших характеристик любой сложной системы и характеризует способность системы противостоять возмущающим факторам среды в целях своего сохранения и поддерживать свою структуру более или менее стабильной на протяжении некоторого отрезка времени. Способность самостоятельно достигнуть устойчивого состояния, свойственна только живым системам. Концепция устойчивости связана со вторым началом термодинамики, согласно которому любая естественная система (а популяция и экосистема являются естественными системами) с проходящим через нее потоком энергии развивается в сторону устойчивого состояния при помощи саморегулирующих механизмов (Р. Уиттекер называет их *буферными* [Whittaker, 1974]).

Признак устойчивости экосистем был, пожалуй, единственным из сложных параметров сложных систем (Свиричев, Логофет, 1978; Розенберг, 2013; Розенберг, Зинченко, 2014), который достаточно широко обсуждался в экологии. Различают устойчивость по Ляпунову (собственно, устойчивость), Свиричеву (иерархическая), Пуассону (периодическая устойчивость), Лагранжу (стабильность), Холлингу (упругость), Флейшману (живучесть), Гнеденко (надёжность). Например, живучесть – это сохранение структуры и функционирования системы с помощью активного подавления «вредных» факторов (Флейшман, 1971; Крапивин, 1978). Самым тривиальным примером живучести может служить образование рыбных стай, что позволяет активно противостоять хищникам и осуществлять поиск контагиозно-распределенной в водной толще пищи (в последнем случае, возникает специфическая задача оптимизации размера рыбной стаи).

С. Пищевая сеть – пищевые отношения групп организмов в сообществе, где все живые существа являются объектами питания других. (см., например, [Cohen, 1978; Pimm et al., 1991]). Распространенным показателем, используемым для количественной оценки трофической структуры пищевой сети, является длина пищевой цепи (количество видов, встречающихся по мере того, как энергия или питательные вещества перемещаются от растений к высшим хищникам).

В рамках описания пищевых сетей отмечу, что одновременно и независимо друг от друга Э. Пианка и Р. Макартур разработали *теорию оптимального фуражирования* (Pianka, 1966; MacArthur, Pianka, 1966), объясняющую многие особенности кормодобывающего поведения животных. Согласно этой теории, на выбор животным пищи оказывает влияние несколько основных факторов, ведущими из которых служат затраты времени на поиск и последующую обработку пищевых объектов. Каждая особь стремится к максимизации скорости использования получаемой из пищи энергии, поэтому вынуждена учитывать энергетическую ценность добычи, время, необходимое для её поиска, добывания и последующих манипуляций. Отличия в этих параметрах определяют разнообразие рациона животного и определяют выбор трофической стратегии стенофага или эврифага.

Д. Индекс Шеннона. Выше уже отмечалось, что Макартур был одним из первых экологов, кто предложил способ измерения стабильности сообщества, взятый из теории информации. Более подробно (история вопроса, приоритет и пр.) см. специальную работу (Розенберг, 2010).

Использование индекса  $S$  в экологии связано с рядом его действительных и мнимых свойств; назову некоторые из них (без обсуждения):

- разнообразие в индексе Шеннона часто трактуется как приходящееся на одну особь количество информации, заключенное в распределениях по видам, особям, или энергии по трофическим связям;
- «Индекс Шеннона является мерой информации, содержащейся в экологической системе, подобно количеству информации в последовательности битовых сигналов в каналах связи» (Маргалев, 1992, с. 89);
- «При вычислении индекса лучше оперировать не численностью видов, а биомассой, так как она полнее отражает разнообразие функциональных связей в общей энергетике сообщества... Главный недостаток индекса – малая чувствительность к редким видам» (Гиляров, 1969, с. 656).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булгаков Н.Г., Левич А.П.** Описание, происхождение и применение ранговых распределений в экологии сообществ // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16: Биология. 2005. № 1. С. 18-24.
- Гиляров А.М.** Индекс разнообразия и экологическая сукцессия // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30, № 6. С. 652-657.
- Крапивин В.Ф.** О теории живучести сложных систем. М.: Наука, 1978. 248 с.
- Левич А.П.** Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980.
- Мак-Артур Р.** Модели видового разнообразия / Пер. с англ. Г.С. Розенберга // Антология экологии. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 297-330.
- Маргалеф Р.** Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.
- Розенберг Г.С.** Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер... // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюл. 2010. Т. 19, № 2. С. 4-25.
- Розенберг Г.С.** Введение в теоретическую экологию. В 2-х т.; Изд. 2-е, исправ. и дополн. Тольятти: Кассандра? 2013. Т. 1. 565 с. Т. 2. 445 с.
- Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.** Устойчивость гидроэкосистем: обзор проблемы // Аридные экосистемы. 2014. Т. 4, № 4 (61). С. 12-25.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.** Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука. 1978. 352 с.
- Фёдоров В.Д.** Относительное обилие симпатических видов и модель экспоненциально разломанного стержня (ЭРС) // Человек и биосфера. Вып. 2. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 17-41.
- Флейшман Б.С.** Элементы теории потенциальной эффективности сложных систем. М.: Советское радио, 1971. 224 с.
- Brown J.H.** The legacy of Robert MacArthur: From geographical ecology to macroecology // Journal of Mammalogy. 1999. V. 80, No. 2. P. 333-344.
- Cody M.L., Diamond J.M.** Preface. Robert MacArthur, 1930-1972 // Cody M.L., Diamond J.M. (Eds.). Ecology and Evolution of Communities. Cambridge (Mass.); L.: Belknap Press Harvard Univ. Press, 1975. P. 1-12.
- Cohen J.E.** Food Webs and Niche Space. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, 1978. 190 p. (Ser.: Monographs in Population Biology. 11).
- Fretwell S.D.** The impact of Robert MacArthur on ecology // Annual Review of Ecology and Systematics. 1975. V. 6. P. 1-13.
- Garfinkel D., MacArthur R.H., Sack H.** Computer simulation and analysis of simple ecological systems // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1964. V. 115. P. 943-951.
- MacArthur R.** Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability // Ecology. 1955. V. 36. P. 533-536.
- MacArthur R.** On the relative abundance of bird species // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1957. V. 43. P. 293-295.
- MacArthur R.** A note on stationary age distributions in single-species populations and stationary species populations in a community // Ecology. 1958. V. 39. P. 146-147.
- MacArthur R.** Patterns of species diversity // Biol. Rev. 1965. V. 40, № 4. P. 510-533.
- MacArthur R.** The ecologist's telescope // Ecology. 1969. V. 50. P. 353.
- MacArthur R.** Geographical Ecology. N. Y.: Harper and Row, 1972. 269 p.
- MacArthur R., Connell J.W.** The Biology of Populations. N. Y. et al.: Wiley, 1966. 200 p.
- MacArthur R., Levins R.** The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species // Amer. Natur. 1967. V. 101. P. 377-385.
- MacArthur R., Pianka E.R.** On optimal use of a patchy environment // Amer. Natur. 1966. V. 100. P. 603-609.
- MacArthur R., Wilson E.O.** The Theory of Island Biogeography. Princeton: Univ. Press, 1967. 203. p.
- McCann K.S.** Food Webs. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press, 2011. 256 p.
- Odenbaugh J.** Searching for patterns, hunting for causes: Robert MacArthur, the mathematical naturalist // Outsider Scientists: Routes to Innovation in Biology. Chicago: Univ. of Chicago Press, 2013. P. 181-189.
- Pianka E.R.** Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts // Amer. Natur. 1966. V. 100. P. 33-46.
- Pianka E.R., Horn H.S.** Ecology's legacy from Robert MacArthur // Ecological Paradigms Lost: Routes to Theory Change / Ed. by Cuddington K., Beisner B.E. Amsterdam: Elsevier Acad. Press, 2005. P. 213-232.
- Pimm S.L., Lawton J.H., Cohen J.E.** Food web patterns and their consequences // Nature. 1991. V. 350, No. 6320. P. 669-674.
- Rosenzweig M.L., MacArthur R.** Graphical representation of stability conditions of predator-prey interactions // Amer. Natur. 1963. V. 97. P. 209-223.
- Simberloff D., Dayan T.** The guild concept and the structure of ecological communities // Annual Review of Ecology and Systematics. 1991. V. 22. P. 115-143.
- Whittaker R.H.** Climax concept and recognition // Handbook of Vegetation Science. Part 8. Vegetation Dynamics. Hague (Netherlands): Dr. W. Junk B.V. Publ., 1974. P. 137-154.
- Wilson E.O.** Biophilia, the Human Bond with Other Species. Cambridge (Massachusetts): Harvard Univ. Press, 1984. 157 p. (Уилсон Э.О. Биофилия: врожденная тяга к живому как связь человека с другими биологическими видами. М.: URSS, 2017. 304 с.).
- Wilson E.O., Hutchinson E.G.** Robert Helmer MacArthur (April 7, 1930-November 1, 1972) // Biographical Memoirs. V. 58. Washington (DC): National Acad. Press, 1989. P. 319-328.