

# ИСТОРИЯ НАУКИ

Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии.  
2021. – Т. 30. – № 3. – С. 100-109.

## ОБЩАЯ ТЕОРИЯ ЭКОЛОГИИ

© 2021 Сэмюель М. Шайнер<sup>1</sup>, Майкл Р. Уиллиг<sup>2</sup>

<sup>1</sup> National Science Foundation (NSF), Division of Environmental Biology (DEB),  
Alexandria, Virginia (USA)

<sup>2</sup> Department of Ecology & Evolutionary Biology, Center for Environmental Sciences & Engineering,  
and Institute of the Environment, University of Connecticut Storrs, Connecticut (USA)

Получено: 9 января 2007 г.

Принято: 22 мая 2007 г.

Опубликовано онлайн: 29 июня 2007 г.

*Аннотация.* Экологи сетуют на нехватку теории в экологии, в частности на отсутствие всеобъемлющей общей теории. Эти жалобы во многом необоснованны. Компоненты общей теории экологии существуют последние полвека; экологи просто не смогли их открыто распознать. Мы представляем общую теорию экологии и показываем, как она соотносится с многочисленными составляющими теориями и моделями экологии. Общая теория состоит из описания области экологии и набора фундаментальных принципов. Область экологии – это пространственные и временные закономерности распределения численности организмов, включая причины и следствия. Фундаментальные принципы – это общие положения о структуре и функции систем данной области [знания]. Семь фундаментальных принципов теории экологии: неоднородное распределение организмов, взаимодействие организмов, случайность, неоднородность окружающей среды, конечные и неоднородные ресурсы, смертность организмов и эволюционная причина экологических свойств. Эти принципы являются необходимыми и достаточными элементами общей теории экологии. Можно показать, что положения любой составляющей теории экологии являются следствием этих фундаментальных принципов наряду с принципами из других областей науки. Общая теория устанавливает отношения между составляющими теориями через общие фундаментальные принципы. Следующая задача – разработать и интегрировать единые, составляющие теории и установить отношения между ними в рамках, установленных общей теорией.

*Ключевые слова:* концептуальная основа, закон, модель, теория.

### ВВЕДЕНИЕ

Подобно «голому королю», экологию часто критикуют за отсутствие теоретических украшений, присущих физическим наукам. Действительно, на протяжении многих лет экологи осуждали тот факт, что у нас нет общих теорий. Часто эта дискуссия строится вокруг вопроса о том, есть ли в экологии законы (например, Lawton, 1999; Simberloff, 2004), которые являются необходимым компонентом хорошо разработанной теории. Мы утверждаем, что пессимизм в отношении теоретических основ экологии необоснован: экология имеет прочную теоретическую основу в течение уже многих лет. Мы, эко-

логи, просто не осознали этот факт, отчасти потому, что неправильно поняли природу и форму всеобъемлющей теории.

При правильном понимании природы и формы такой теории раскрытие общей теории экологии становится менее сложной задачей. Цель данной статьи – представить фундаментальные принципы такой теории, чтобы способствовать её развитию.

### ЧТО ТАКОЕ ТЕОРИЯ?

Теория – это структура или система понятий и утверждений, которая обеспечивает причинное объяснение явлений в определенной области (Hempel, 1965; Suppe, 1977; Miller, 1987; Giere, 1988). Цель теории – предоставить набор связей для наблюдений и низкоуровневых моделей или теорий этих наблюдений. Путаница возникает из-

---

Scheiner S.M., Willig M.R. A general theory of ecology // Theor. Ecol. 2008. V. 1, P. 21-28. Перевод с английского Г.С. Розенберга).

за того, что термин «теория» используется по отношению к множеству типов систем на разных уровнях специфичности. Более того, природа теории различается на каждом уровне. В этом контексте мы выделяем три уровня теории.

На самом *широком уровне* общая теория состоит из целой области науки и набора фундаментальных принципов (например, теория эволюции [Darwin, 1859; Мауг, 1982; Kutschera, Niklas, 2004]). Данный тип теории, который мы представляем, – общая теория экологии. Общая теория не делает конкретных прогнозов. Скорее, она обеспечивает основу, на которой собираются и интегрируются компоненты более конкретных составляющих теорий. Она раскрывает предположения, которые иногда скрыты на уровне моделей или составляющих теорий, и определяет области, которые созрели для теоретического развития. Кроме того, она обеспечивает взаимосвязи, которые связывают составляющие теории друг с другом. Зрелая или полностью разработанная общая теория улучшает понимание проблем в самом широком диапазоне и облегчает предсказание и прогнозирование с помощью хорошо сформулированных моделей и составляющих теорий.

На промежуточном уровне находятся составляющие теории (*constituent theories*), которые устанавливают границы и определяют параметры, представляющие особый интерес при разработке модели. Составляющие теории могут пересекаться по предметной области и различаться по объему. В зависимости от формы и области составной теории она может не делать прогнозов или делать качественные прогнозы. Наиболее важно то, что конституирующая теория объединяет набор взаимосвязанных моделей. Например, (Scheiner, Willig, 2005) представляют составную теорию в экологии, которая относится к изменению видового богатства в зависимости от экологических градиентов, и показывают, как ряд моделей выводится из её положений.

На самом конкретном уровне модели представляют собой блоки составляющих теорий. На этом уровне прогнозы формализованы, а причинное понимание мотивирует процесс. Большинство ссылок на теорию экологии на самом деле относятся к одному из этих примеров (Ives, Agrawal, 2005 и связанные статьи). Мы предпочитаем использовать слово «модель» для этих теорий, чтобы указать, что область применения относительно узка, а прогнозы зависят от четко определенных условий. Модели часто называют теориями, и это теории, наиболее знакомые экологам. Подчеркнем, что это не тот уровень теории, который мы представляем здесь.

Если количественные прогнозы делаются на уровне моделей, в чем польза других уровней? На

этот вопрос легко ответить для составляющих теорий. Такие теории определяют необходимую структуру моделей для решения конкретной проблемы (например, изменение разнообразия по градиентам). Такие руководящие принципы делают разработку моделей более простой и полной, а также могут выявить взаимосвязь между, казалось бы, несопоставимыми моделями. Например, исследования демонстрируют (Scheiner, Willig, 2005), как сформулированную теорию можно использовать для руководства разработкой модели.

Проблема предсказания стоит отдельно от существования хорошо разработанной теории. Теория может дать понимание (объяснение) без предсказаний. Точные прогнозы могут быть трудными или невозможными по многим причинам, включая зависимость от контекста, зависимость от масштаба, неравновесную динамику и важность исторической случайности. Экологические теории – как общие, так и составляющие – часто, скорее вероятностные, чем детерминистские, определяя контексты, в которых с большей вероятностью проявятся определенные структуры или процессы. В той мере, в какой теория стимулирует исследования, составляющие теории проясняют, где лежат предположения (какие типы прогнозов возможны) и критерии для оценки относительных достоинств различных направлений исследования.

Полезность общей теории может быть менее очевидной, поскольку она удалена на два уровня от количественных прогнозов, которые строго оценивают теории и тестовые модели (Ives, Agrawal, 2005). Поэтому, мы обратимся к этому вопросу в конце данного эссе, когда мы проясним природу общей теории и сформулируем теорию экологии.

## ОБЩАЯ ТЕОРИЯ ЭКОЛОГИИ

Общая теория состоит из предметной области и набора фундаментальных принципов. Фундаментальные принципы – это общие положения об эмпирических структурах и процессах, которые действуют в предметной области. Ниже представлены область и основные принципы общей теории экологии. Мы не представляем полностью усиленную теорию со всеми ее компонентами. На это ушла бы целая книга. Скорее, наша цель состоит в том, чтобы представить основные предпосылки достаточно подробно, чтобы другие поняли их значение и причины для включения в теорию. Уточнение природы этих предпосылок дает основу для теорий в области экологии. Наличие такой основы и формулирование теорий в ней поможет ускорить объединение теории в области экологии.

Мы не утверждаем, что общая теория экологии нова. Напротив, её элементы существуют как минимум последние 50 лет. Однако она никогда не описывалась формально и кратко, хотя многие из её принципов подразумеваются в содержании большинства учебников по экологии (см. источники в табл. 1). Мы также не утверждаем, что представленная здесь теория является оконча-

тельной версией. Скорее, её следует рассматривать как временную и развивающуюся. Список основополагающих принципов может потребовать дополнений, удалений или уточнений. Важно отметить, что этот процесс может произойти только после формализации теории и её обсуждения на открытом научном форуме.

Таблица 1

**Определения экологии, представленные в различных учебниках**  
**Definitions of ecology as presented in various textbooks**

Источник	Определение
Odum (1971)	Изучает структуру и функции природы.
McNaughton, Wolf (1973)	Научное исследование взаимоотношений между организмами и окружающей их средой.
Ricklefs (1979)	Изучает природную среду, в частности, взаимоотношения между организмами и их окружением.
Colinvaux (1986)	Изучает животных и растения в зависимости от их особенностей и среды обитания.
Ehrlich, Roughgarden (1987)	Изучает взаимосвязь между организмами и их физической и биологической средой.
Stiling (1992)	Изучает взаимодействия между организмами и между организмами и окружающей их средой.
Dodson et al. (1998)	Изучение взаимоотношений, распределения и численности организмов или групп организмов в окружающей среде.
Krebs (2001)	Научное исследование взаимодействий, определяющих распространение и численность организмов.
Begon et al. (2006)	Научное изучение взаимодействия между организмами и окружающей их средой.
Gurevitch et al. (2006)	Изучает отношения между живыми организмами и окружающей их средой, взаимодействия организмов друг с другом, а также закономерности и причины численности и распределения организмов в природе.
Эта статья	Изучение пространственных и временных закономерностей распространения и численности организмов, включая причины и следствия.

**ОБЛАСТЬ ЭКОЛОГИИ**

Прежде чем синтезировать и прояснить структуру этой общей теории, нам необходимо определить её область. Хотя области знания являются искусственными конструкциями, они служат фокусом для организации теорий в согласованные сущности. Область экологии и её общей теории – это пространственные и временные закономерности распределения и численности организмов, включая причины и следствия. Хотя наше определение предметной области охватывает определения, содержащиеся в большинстве учебников (табл. 1), оно отличается в двух отношениях. Во-первых, наше определение включает явления, которые необходимо объяснить (т. е. простран-

ственные и временные закономерности численности организмов), и причины этих явлений. Некоторые определения включают только последнее (т. е. взаимодействие организмов и окружающей среды). Во-вторых, что наиболее поразительно, наше определение явно включает изучение последствий этих явлений, тем самым охватывая большую часть наук об экосистемах.

**ПРАВИЛА, РЕГУЛИРУЮЩИЕ  
ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ**

Фундаментальные принципы могут быть определены с помощью простого набора правил, хотя мы признаем, что применение правил открыто для дискуссий и обсуждений. Здесь мы

представляем правила абстрактно; они становятся более конкретными в применении к принципам теории экологии.

Фундаментальные принципы бывают двух общих типов: уникальные для рассматриваемой области и общие для других областей. Если фундаментальный принцип уникален для области, он должен соответствовать одному из двух критериев: либо принцип разделяется многими составляющими теориями внутри области, либо принцип необходим для различения конкурирующих общих теорий. Мы называем первый критерий *правилом включения*, а второй – *правилом исключения*. Принципы включения должны быть широкими, тогда как принципы исключения могут быть узкими и часто могут быть результатом истории дебатов о теории. Если фундаментальный принцип используется совместно с другой областью знания, он должен быть следствием механизмов из этой области и иметь причинное значение для конкретной области. Мы называем этот критерий *правилом причинности*.

Эти критерии означают, что принцип, взятый в неизменном виде из другой области, не должен конкретизироваться в рамках теории. Мы принимаем как данность фундаментальные принципы любой другой общей теории. Мы признаем общий принцип *согласованности*, согласно которому весь набор научных теорий должен согла-

совываться друг с другом (Whewell 1858). Теории могут противоречить друг другу, но такие противоречия указывают на то, что исследования направлены на дальнейшее понимание. В общем, теории, относящиеся к разным областям, не будут напрямую противоречить друг другу, хотя результаты из одной области могут указывать на проблемы с теориями из других областей. Например, исследования географического распределения клада организмов (монофилетической таксон) в рамках исторической биогеографии стали важным доказательством теории дрейфа континентов, являющейся частью области геологии. В этом случае потребность в причинном механизме для объяснения моделей распределения (причинное правило) была одним из факторов, который привел к разработке новых фундаментальных принципов в другой области.

## ОСНОВОПОЛАГАЮЩИЕ ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

Общая теория экологии состоит из семи основополагающих принципов (табл. 2). Эти принципы существовали к 1950-м годам и были широко приняты большинством экологов после объединения области экосистемной экологии и закрепления современного синтеза в эволюционной биологии. Конечно, корни всех принципов уходят гораздо дальше.

Таблица 2

### Семь фундаментальных принципов общей теории экологии и правила, определяющие их включение The seven fundamental principles of the general theory of ecology and the rules that determine their inclusion

1. Организмы распределены в пространстве и времени неоднородным образом [правило включения].
2. Организмы взаимодействуют со своей абиотической и биотической средой [правило включения].
3. Распределение организмов и их взаимодействия зависят от непредвиденных обстоятельств [исключительное правило].
4. Условия окружающей среды неоднородны в пространстве и времени [причинное правило].
5. Ресурсы конечны и неоднородны в пространстве и времени [причинное правило].
6. Все организмы смертны [причинное правило].
7. Экологические свойства видов – результат эволюции [причинное правило].

Первый фундаментальный принцип – неоднородное распределение организмов – это уточнение области. Он включает в себя основной объект интереса и его наиболее важное свойство. Неоднородность распространения – одна из са-

мых ярких черт природы: все виды имеют неоднородное распространение в некоторых, если не в большинстве, пространственных масштабах. Возможно, истоки экологии как дисциплины и первых экологических теорий можно проследить

до ее признания (Forster, 1778; von Humboldt, 1808). Это неоднородное распределение вызвано и является причиной других экологических процессов. Фундаментальные принципы не являются независимыми причинными механизмами; скорее, механизмы, которые они охватывают, взаимодействуют.

Второй фундаментальный принцип – взаимодействие организмов – включает в себя подавляющее большинство экологических процессов, ответственных за неоднородность во времени и пространстве. Многие определения экологии эквивалентны этому принципу (табл. 1). В рамках этого принципа отдельные взаимодействия, которые являются частью составляющих теорий, действуют, чтобы раскрыть общую теорию (см. раздел «Составляющие теории»).

Третий фундаментальный принцип – случайность – представляет собой либо правило включения, либо правило исключения, в зависимости от взглядов на историю теорий в экологии. Мы обсуждаем исключительную природу этого принципа во время его возникновения (см. раздел «Конкурирующие общие теории»). С тех пор признание важности непредвиденных обстоятельств во всех экологических процессах неуклонно росло и теперь проявляется в большом количестве составляющих теорий и моделей. Непредвиденные обстоятельства – важная причина неоднородного распределения организмов как в очень больших объемах времени и пространства (например, конкретный вид возник на определенном континенте), так и в очень малых масштабах (например, семя приземляется в данном месте, а не в другом).

Мы предполагаем, что общие теории всех областей включают некоторую версию этого принципа (например, генетический дрейф в эволюции; квантовая теория в физике). Таким образом, его можно считать основополагающим для всех научных теорий. Этот принцип демонстрирует, что решение о включении фундаментального принципа и типа правила, которое является основанием для включения, не всегда ясны и могут быть предметом обсуждения ученых, историков и философов.

Четвертый фундаментальный принцип – неоднородность окружающей среды – является следствием процессов, происходящих в области наук о Земле и космосе. Например, сезонные колебания температуры являются результатом орбитальных свойств Земли, в то время как различные геофизические процессы создают неоднородность факторов стресса окружающей среды, таких как засоление (например, воздействие волн у берегов) или тяжелые металлы (например, геологические процессы, которые создают различия в коренных по-

родах). Подробное описание всех этих процессов и их областей выходит за рамки данной статьи. В самом деле, этот принцип включает в себя множество составляющих теорий и широкий класс основных механизмов гетерогенного распределения организмов. Как и в случае со вторым принципом, конкретные механизмы относятся к определенным составляющим теориям. Опять же, фундаментальный принцип охватывает широкий спектр теорий и механизмов, чтобы обеспечить объединяющую основу.

Пятый принцип – конечные и неоднородные ресурсы – снова является следствием процессов из области наук о Земле и космосе. Хотя вариации в ресурсах аналогичны вариациям в условиях окружающей среды, фундаментальным отличием является ограниченность этих ресурсов. В отличие от условий окружающей среды ресурс подвержен воздействию конкуренции. Например, сезонные колебания света и температуры вызываются одними и теми же орбитальными механизмами, но свет подвержен конкуренции (например, одно растение затеняет другое), тогда как температура является условием и не подлжит конкуренции. Это различие в природе факторов окружающей среды в отношении конкурентных процессов может привести к очень разным экологическим результатам (например, модели  $\alpha$ -разнообразия в растительных сообществах, Scheiner, Rey-Benayas, 1994). Является ли конкретный фактор окружающей среды условием или ресурсом, может зависеть от контекста. Например, вода иногда является конкурентным ресурсом (например, растения в пустыне), а иногда – условием существования (например, для рыб в океане).

Шестой фундаментальный принцип – смертность организмов – является результатом процессов из области биологии, физиологии и развития организма. Под «смертностью» в этом случае мы подразумеваем тот факт, что ни один организм не является неуязвимым, то есть любой организм может умереть в результате хищничества, стресса или травмы. Под этим принципом мы не подразумеваем, что все организмы стареют. Старение организмов – это более узкая версия данного принципа, которая применима к определенным составляющим теориям. Хотя большинство многоклеточных видов явно стареют, для некоторых многоклеточных это не было продемонстрировано. Мы не знаем четко сформулированной теории развития или физиологии, которая предсказывала бы необходимость или условия старения, но подозреваем, что это могло бы быть выполнено, учитывая современные знания об организмах. Мы позволим философам спорить, представляет ли бактерия, которая распадается на две, единый

бессмертный организм или (наша позиция) конец одного организма и создание двух новых индивидуумов. Этот пятый принцип, либо в более общей версии уязвимости, либо в более узкой версии старения, формирует основу большого числа составляющих теорий, касающихся таких широких явлений, как история жизни, поведение, демография и преемственность.

Седьмой принцип – эволюционная причина экологических свойств – является результатом процессов, вытекающих из теории эволюции. Включение эволюции в экологическое мышление было важным результатом современного синтеза. Хотя эволюционное мышление об экологических процессах восходит, по крайней мере, к Дарвину (Darwin, 1859), эволюционное мышление стало более широко влиять на экологию, примерно, с 1920-х годов (Collins, 1986; Mitman, 1992), и его широкое распространение произошло в основном во второй половине XX века. Принятие этого принципа привело к появлению таких дисциплин, как поведенческая экология и популяционная биология, а также к упадку клементской теории суперорганизма (см. «Конкурирующие составляющие теории»). Именно в этом последнем качестве этот принцип может рассматриваться в рамках правила исключения и правила причинности.

## ОБЪЕМ ОСНОВНЫХ ПРИНЦИПОВ

Эти фундаментальные принципы необходимы и достаточны для поддержки общей теории экологии. Можно показать, что одно или несколько положений каждой составляющей теории экологии являются следствием либо фундаментальных принципов экологии, либо принципов из других областей. Утверждение составляющей теории может быть следствием фундаментального принципа тремя способами. Во-первых, предложение может быть членом класса, определенного фундаментальным принципом. Например, конкуренция, тип биотического взаимодействия (принцип 2), играет ключевую роль в сукцессии растений (Pickett et al., 1987). Во-вторых, составляющая теория может идентифицировать, определять или уточнять конкретные структуры или механизмы, идентифицированные в фундаментальном принципе. Например, изменение расстояния распространения, форма непредвиденного обстоятельства (принцип 3), является составной частью теории популяционной динамики (Turchin, 2001). В-третьих, положение составляющей теории может быть формально выведено из фундаментального принципа. Например, в теории пищевых сетей правила, регулирующие длину пищевой цепи, вытекают из аспектов второго закона термодинамики (принцип в области физики). В следующем

разделе мы более подробно исследуем взаимосвязь между фундаментальными принципами и положениями составляющих теорий.

В той степени, в которой области экологии можно охарактеризовать как совокупность связанных или пересекающихся составляющих теорий, эти принципы обеспечивают основу для зрелой и полностью разработанной теории, которая применима ко всем субдисциплинам экологии. Общая теория устанавливает отношения между составляющими теориями. Связи возникают, когда составляющие теории основаны на одном или нескольких фундаментальных принципах. Составляющие теории, разделяющие фундаментальные принципы, должны согласовываться друг с другом. Если это не так, одна или несколько теорий могут потребовать пересмотра. Некоторые предложения могут быть следствием теорий в других областях. Чтобы быть составной теорией в области экологии, по крайней мере одно из ее положений должно быть следствием фундаментальных принципов общей теории экологии.

Основные принципы не включают экологические объекты или системы, такие как популяции, сообщества или экосистемы. Скорее, эти сущности являются следствием механизмов, воплощенных в принципах. Например, популяция и ее свойства являются следствием того, что организмы одного вида населяют конкретное место (принцип 1) и взаимодействуют друг с другом (принцип 2). Философы называют вывод одного объекта из других принципов онтологической редукцией. Предпочтение отдается онтологической редукции, поскольку она приводит к упрощению теории и устраняет онтологические примитивы, требующие специального объяснения.

Основные принципы не определяют механизмы. Задача составляющих теорий – объяснять типы и уместность конкретных механизмов. Например, такие взаимодействия, как хищничество, травоядность, конкуренция, мутуализм или паразитизм, могут быть механизмами в рамках теорий структуры сообщества. Такое отсутствие специфичности имеет две причины. Первый связан с разнообразием экологических и исторических обстоятельств, которые определяют важность любого набора механизмов, влияющих на свойства экологических систем. Любая попытка перечислить обстоятельства, в которых доминируют конкретные биотические взаимодействия, создаст громоздкую теорию. Вторая причина связана с историей экологии, которую можно охарактеризовать как совокупность механизмов и понимание сложности экологических систем. Вместо дебатов о существовании механизмов, разногласия в основном касались их относитель-

ной важности, спор, который происходит на уровне составляющих теорий, а не на уровне общей теории.

Точный перечень основополагающих принципов экологии наверняка станет предметом споров. Недавно частичная форма нашей общей теории была выдвинута (Lawton, 1999) в виде списка «универсальных законов, лежащих в основе всех экологических систем», которые эквивалентны принципам 2 и 7. Лоутон включил другие принципы, такие как первый и второй законы термодинамика и сохранение массы. Мы не включили эти принципы, потому что они в неизменном виде взяты из области физики. Он также включил физические принципы, управляющие широким набором свойств, лежащих в основе физиологии организмов. Они не были включены, потому что мы считаем, что физиология организмов находится вне области экологии. Эффекты принципов в этой области проявляются в нашей теории под видом принципа 6. В противном случае эти принципы могли бы играть роль в более конкретных, составляющих теорий. Наши усилия также отличаются от усилий Лоутона (Lawton, 1999) тем, что они предоставляют набор правил, с помощью которых можно решить, следует ли включать принцип в общую теорию.

## СОСТАВЛЯЮЩИЕ ТЕОРИИ

Общая теория экологии должна быть способна построить и учесть все составляющие теории в области экологии. Мы демонстрируем это приспособление и то, как их предложения являются следствием фундаментальных принципов, исследуя две составляющие теории. Турчин (Turchin, 2001) представил теорию динамики популяций, состоящую из различных моделей роста популяций, которые он назвал законами, и сформулировал несколько положений, которые составляют основу этих законов. Утверждения, которые он назвал «основополагающими концепциями», таковы: экспоненциальный рост популяции, самоограничение и трофические колебания. Эти предложения являются следствием фундаментальных принципов 2–6. Модель экспоненциального роста населения является функцией рождения и смерти (принцип 6) особей, но также может зависеть от неоднородности окружающей среды (принцип 4) и различных типов непредвиденных обстоятельств (принцип 3). Самоограничение популяции происходит из-за ограниченности ресурсов (принцип 5). Трофические колебания возникают из-за взаимодействия между видами (принцип 2). Идеи Турчина, хотя и не выражены точно в пред-

ставленных здесь концептуальных рамках, представляют составляющую теорию, которая является достаточно зрелой.

Этот пример также демонстрирует, как фундаментальные принципы могут устанавливать границы в форме составляющих теорий и моделей. Турчин (Turchin, 2001) объясняет, как система, содержащая дополнительное предположение о спонтанном зарождении, может привести к различным моделям роста населения, линейным, а не экспоненциальным. Ясно, однако, что предположение о спонтанном зарождении не поддерживается ни одним фундаментальным принципом в какой-либо общей теории биологии.

Шайнер и Виллиг (Scheiner, Willig, 2005) представили теорию градиентов разнообразия, состоящую из четырех положений: ограничения ресурсов (следствие принципа 5), пулов видов (принцип 1), изменчивости окружающей среды (принцип 4) и компромиссов между популяциями или организмами (принципы 6 и 7). Эти предложения, в свою очередь, воплощают в себе большое разнообразие моделей. Хотя эти модели были представлены как противоречащие друг другу или противоположные, когда они представлены как часть структуры утверждений, их общность становится очевидной. Левинс (Levins, 1968) указал, что ни одна модель не может одновременно максимизировать общность, точность и реализм. В лучшем случае модель может стремиться к максимальному использованию двух из этих качеств, и большинство моделей представляют собой компромисс между всеми тремя. Поскольку не существует наилучшей универсальной модели, унификация теории позволяет выбрать, какая из множества моделей наиболее подходит для данной ситуации, в то же время позволяя связать результаты моделей с результатами других моделей. Аналогичным образом общая теория выявляет общие черты составляющих теорий.

Экология содержит множество составляющих теорий, различающихся по степени зрелости (табл. 3). Некоторые из них, например, теория равновесия островной биогеографии, являются зрелыми. Существенные усилия позволили усовершенствовать математические модели этой теории и продемонстрировать ее эмпирическую полезность. Другие составляющие теории многообещающие, но недостаточно развитые. Например, метаболическая теория экологии в настоящее время состоит из единственной модели и не имеет более широкого объединяющего набора положений, которые облегчили бы построение альтернативных моделей.

**Избранные составляющие теории экологии**  
**Selected constituent theories of ecology**

<b>Теория</b>	<b>Стадия зрелости</b>	<b>Источник</b>
Теория островной биогеографии	Наиболее полная	MacArthur and Wilson (1967)
Теория фуражирования (кормодобывания)	Наиболее полная	Stephens and Krebs (1986)
Сукцессионная теория	Наиболее полная	Pickett et al. (1987)
Теория метапопуляции	Наиболее полная	Hanski (1999)
Теория динамики популяций	Наиболее полная	Turchin (2001)
Теория [экологической] ниши	Наиболее полная	Chase and Leibold (2003)
Теория пищевой сети	Средняя	Pimm (1982)
Теория широтных градиентов разнообразия	Средняя	Willig et al. (2003)
Метаболическая теория	Средняя	Brown et al. (2004)
Единая теория градиентов разнообразия	Средняя	Scheiner and Willig (2005)
Теория метасообщества	Наименее полная	Leibold et al. (2004)

Ссылка на источник носит скорее иллюстративный, а не приоритетный характер.

Для любой из этих составляющих теорий мы могли бы проделать аналогичное упражнение, объясняя их положения и показывая, как эти положения являются следствием фундаментальных принципов экологии. Мы утверждаем, что один или несколько фундаментальных принципов необходимы для любой из составляющих теорий экологии, а фундаментальных принципов всего набора общих теорий в науке достаточно, чтобы вывести их положения. Исчерпывающая проверка этого утверждения выходит за рамки его статьи, хотя это первостепенная задача для дальнейшего развития общей теории экологии.

Теории различаются по степени общности. Мы классифицируем теорию как составляющую теорию, если она соответствует одному из двух критериев: теория служит для объединения множества моделей, которые пытаются объяснить единичное явление (например, теория градиентов разнообразия), или одна модель изображается как объясняющая широкий круг явлений (например, метаболическая теория экологии). В противном случае теория, вероятно, является моделью в рамках более общей составляющей теории или зарождающейся составляющей теории.

### **ПРИРОДА И ПРЕИМУЩЕСТВА ОБЩЕЙ ТЕОРИИ ЭКОЛОГИИ**

То, что мы называем «составляющей теорией», экологи часто называют «теорией» со всеми ее составляющими, включая факты, обобщения, законы, модели и гипотезы (Pickett et al., 1994). Об-

щая теория является более «разреженной» и состоит из предметной области и набора фундаментальных принципов, которые вместе определяют основу. Для общей теории другие компоненты заключены в составляющие ее теории. Общая теория созрела только в той степени, в которой составляющие ее теории созрели и их взаимосвязь ясна. В этом отношении общая теория экологии находится в подростковом возрасте, некоторые из составляющих ее теорий достаточно зрелы, в то время как другие еще не созрели, и взаимосвязи между ними не установлены.

### **КОНКУРИРУЮЩИЕ СОСТАВЛЯЮЩИЕ ТЕОРИИ**

Общая теория дает несколько преимуществ. Это помогает ученым выбирать между конкурирующими конституентными теориями. Например, в экологии растений в первой половине двадцатого века две конкурирующие теории рассматривали природу сообществ. Эти две крайние точки зрения различались по важности, которую они приписывали биотическим и абиотическим факторам, а также предсказуемым и случайным процессам в формировании структуры сообщества.

Первая теория, предложенная Клементсом (Clements, 1916), рассматривала растительные сообщества как высокоорганизованные образования, состоящие из взаимозависимых видов. Сообщества были суперорганизмами, – аналогами отдельных организмов – которые рождаются, развиваются, растут и в конечном итоге умирают. Двумя отличительными чертами концепции суперорганизма были наличие очень тесных свя-

зей между видами внутри сообществ и сотрудничество между видами в сообществе на благо всего сообщества.

Альтернативная теория, выдвинутая Глисоном (Gleason, 1917, 1926), утверждала, что сообщества являются результатом взаимодействия каждого вида и окружающей среды (биотических и абиотических факторов) в сочетании со случайными историческими событиями. Каждый вид имеет свою собственную устойчивость к окружающей среде и, таким образом, по-своему реагирует на условия окружающей среды. Понималось, что в зависимости от градиента окружающей среды разные виды будут иметь свои границы в разных местах. Сообщества не только не были тесно связанными суперорганизмами, но определение совокупности видов, живущих вместе в определенном месте как сообщества, было произвольной человеческой конструкцией.

Эти две теории расходятся по ряду причин, которые можно увидеть в рамках общей теории. Например, они придерживались разных представлений о том, как эволюция формирует экологические черты (принцип 7). Они различались по характеру неоднородности среды (принцип 4), и они различались по характеру взаимодействий между организмами (принцип 2). Если бы общая теория экологии была формализована во время обсуждения этих теорий, это могло бы прояснить природу разногласий, сфокусировать разногласия на продуктивных направлениях исследования и указать на доказательства, необходимые для выбора между ними.

### **КОНКУРИРУЮЩИЕ ОБЩИЕ ТЕОРИИ**

Формализация общей теории облегчает оценку достоинств конкурирующих общих теорий. Конкурирующие общие теории различаются тем, что требуют, отвергают или изменяют форму фундаментальных принципов. Сдвиг в экологии от равновесной парадигмы к неравновесной парадигме иллюстрирует этот процесс. С точки зрения нашей общей теории, одним из аспектов этого сдвига было признание важности случайности путем добавления третьего принципа. Общая теория экологии, которая утверждает, что мир находится в равновесии, потенциально при-

знавая роль случайности, не рассматривает случайность как главный механизм. Скорее, парадигма равновесия включала строго детерминированную точку зрения, а принцип 3 был просто частью конкретных моделей, а не фундаментальным принципом. Мы понимаем, что этот пример слишком упрощен и не отражает сложности дискуссии. Макинтош (McIntosh, 1985) подробно обсуждает историю этого концептуального сдвига.

Общая теория также подчеркивает природу разногласий по поводу механизмов. В общей теории экологии ни один биотический механизм не «отдает» первенства. В течение 1970-х и 1980-х годов среди экологов бушевали споры о примате конкуренции в структурировании сообществ (McIntosh, 1985). Результатом этих дебатов стало согласие с тем, что конкуренция – важный процесс, но другие процессы могут иметь такое же или большее значение во многих обстоятельствах. В контексте общей теории экологии дискуссия заключалась в том, был ли набор фундаментальных принципов недостаточным и требовал ли дополнительного утверждения о примате конкуренции, с выводом о том, что таких принципов не существует. принцип был оправдан.

### **ГДЕ ЭКОЛОГИЯ?**

Мы понимаем, что экология создает проблемы для унификации - огромное количество объектов (например, таксонов), которые необходимо учитывать, приводит к огромному разнообразию разрозненных моделей. Это еще одна причина повторить наш предыдущий призыв к экологам разработать и интегрировать единые, составляющие теории (Scheiner, Willig 2005). Представленная здесь общая теория должна помочь в этом процессе. Нам, экологам, больше не нужно спорить между собой о силе теоретических основ нашей дисциплины. Компоненты общей теории существуют много лет. Следующая задача – установить взаимосвязь между теориями, составляющими экологию. Действительно, крики о том, что императрица голая, были близорукими. Теперь ясно, что экология – это хорошо одетая женщина, такая же элегантная, как и любая из ее сестринских дисциплин в науке.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Begon M, Townsend CR, Harper JL** (2006) *Ecology*, 4<sup>th</sup> ed. Blackwell, Oxford
- Brown JH, Gillooly JE, Allen AP, Savage VM, West GB** (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789
- Chase JM, Leibold MA** (2003) *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. Univ. of Chicago Press, Chicago
- Clements FE** (1916) *Plant Succession*. Carnegie Institute of Washington, Washington, DC
- Colinvaux P** (1986) *Ecology*. Wiley, New York
- Collins JP** (1986) Evolutionary ecology and the use of natural selection in ecological theory. *J Hist Biol* 19:257–288
- Darwin CR** (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London
- Dodson SI et al.** (1998) *Ecology*. Oxford Univ. Press, Oxford, UK
- Ehrlich PR, Roughgarden J** (1987) *The Science of Ecology*. Macmillan, New York
- Forster JR** (1778) Observations made during a voyage round the world, on physical geography, natural history, and ethnic philosophy. G. Robinson, London
- Giere RN** (1988) *Explaining Science: A Cognitive Approach*. University of Chicago Press, Chicago
- Gleason HA** (1917) The structure and development of the plant association. *Bull Torrey Bot Club* 43:463–481
- Gleason HA** (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bull Torrey Bot Club* 53:7–26
- Gurevitch J, Scheiner SM, Fox GA** (2006) *The Ecology of Plants*, 2<sup>nd</sup> ed. Sinauer, Sunderland, MA
- Hanski I** (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, New York
- Hempel CG** (1965) *Aspects of Scientific Explanation*. The Free, New York
- Ives AR, Agrawal AA** (2005) Empirically motivated ecological theory. *Ecology* 86:3137–3138
- Krebs CJ** (2001) *Ecology*. Benjamin Cummings, New York
- Kutschera U, Niklas KJ** (2004) The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis. *Naturwissenschaften* 91: 255–276
- Lawton JH** (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177–192
- Leibold MA et al.** (2004) The metacommunity concept: a framework for multiscale community ecology. *Ecol Lett* 7:601–613
- Levins R** (1968) *Evolution in Changing Environments*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- MacArthur RH, Wilson EO** (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ
- Mayr E** (1982) *The Growth of Biological Thought*. Belknap, Cambridge, MA
- McIntosh RP** (1985) *The Background of Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge
- McNaughton SJ, Wolf LL** (1973) *General Ecology*. Holt, Rinehart and Wilson, New York
- Miller RW** (1987) *Fact and Method*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Mitman G** (1992) *The State of Nature*. University of Chicago Press, Chicago
- Odum EP** (1971) *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia
- Pickett STA, Collins SL, Armesto JJ** (1987) Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot Rev* 53:335–371
- Pickett STA, Kolasa J, Jones CG** (1994) *Ecological Understanding*. Academic, San Diego
- Pimm SL** (1982) *Food Webs*. Chapman and Hall, New York
- Ricklefs RE** (1979) *Ecology*. Chiron, New York
- Scheiner SM, Rey-Benayas JM** (1994) Global patterns of plant diversity. *Evol Ecol* 8:331–347
- Scheiner SM, Willig MR** (2005) Developing unified theories in ecology as exemplified with diversity gradients. *Am Nat* 166:458–469
- Simberloff D** (2004) Community ecology: is it time to move on? *Am Nat* 163:787–799
- Stephens DW, Krebs JR** (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Stiling P** (1992) *Ecology*. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ
- Suppe F** (1977) *The Structure of Scientific Theories*. University of Illinois Press, Urbana, IL
- Turchin P** (2001) Does population ecology have general laws? *Oikos* 94:17–26
- von Humboldt A (1808) *Ansichten der Natur mit wissenschaftlichen Erläuterungen*. J. G. Cotta, Tübingen, Germany
- Whewell W** (1858) *Novum Organon Renovatum*, London
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD** (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annu Rev Ecol, Evol, and Syst* 34:273–309