

Из истории естествознания
From the History of Science

DOI: 10.31857/S020596060015087-7

**ВОДОЕМ КАК «БИОЛОГИЧЕСКИ ЦЕЛОЕ»:
В. М. РЫЛОВ (1889–1942) И ЗАРОЖДЕНИЕ
ЭКОСИСТЕМНЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ В ВОДНОЙ ЭКОЛОГИИ**

РИЖИНАШВИЛИ Александра Львовна — Санкт-Петербургский филиал
Института истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН;
Россия, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 5;
E-mail: railway-ecology@yandex.ru

© А. Л. Рижинашвили

В статье рассмотрены некоторые почти забытые ныне работы известного отечественного гидробиолога — специалиста по пресноводному зоопланктону Вячеслава Михайловича Рылова (1889–1942), опубликованные в 1920-х гг.; в их основу легли, в частности, доклады ученого на крупных всесоюзных и мировых научных мероприятиях (Первый всероссийский съезд зоологов, анатомов и гистологов в Петрограде, конгрессы Международного общества теоретической и прикладной лимнологии). В своих статьях и докладах Рылов, опираясь на многочисленные наблюдения влияния планктонных организмов на водную среду, в частности, в ходе цветения воды из-за размножения фитопланктона, указывал на необходимость количественного измерения этого влияния. Для этого им были введены два новых показателя — биодинамический стандарт и биодинамический титр. Рылов рассматривал организмы как мощный фактор изменения водной среды, изучение активности которых должно способствовать формированию представления о водоеме как «биологически целом». Кроме того, Рылов разработал понятия о первичном и вторичном трофическом стандартах водоема. В формулировке этих понятий ученый попытался раскрыть связь биологических процессов в водоеме и геологических условий его водосбора. Таким образом, систему взглядов Рылова можно рассматривать как шаг от количественных планктонных исследований, широко проводившихся в первой четверти XX в., к разработке первых законченных экосистемных концепций. Анализ работ и взглядов Рылова относительно биологической и лимнологической целостности водоема позволяет ясно и четко увидеть, что его экосистемная концепция имеет физиологические основания. Признание целостности водоема непосредственно вытекало из многолетних исследований Рыловым планктона, в частности, из изучения влияния организмов на среду, обусловленного

в значительной мере высокой скоростью обмена у микроскопических гидробионтов.

Ключевые слова: В. М. Рылов, водоем, экосистема, водная экология, пресноводный планктон, холизм.

Статья поступила в редакцию 12 февраля 2021 г.

A BODY OF WATER AS A “BIOLOGICAL WHOLE”: V. M. RYLOV (1889–1942) AND THE ORIGIN OF ECOSYSTEM CONCEPTS IN AQUATIC ECOLOGY

*RIZHINASHVILI Alexandra Lvovna — St. Petersburg Branch of S. I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology, Russian Academy of Sciences; Universitetskaya nab., 5, St. Petersburg, 199034, Russia;
E-mail: railway-ecology@yandex.ru*

© A. L. Rizhinashvili

Abstract: This article reviews some almost forgotten works of Vyacheslav Mikhailovich Rylov (1889–1942), a well-known Russian hydrobiologist, who specialized in the freshwater zooplankton. These works, published in the 1920s, were partly based on his papers presented at major all-Union and international scientific events (the First All-Russian Congress of Zoologists, Anatomists, and Histologists in Petrograd and the congresses of the International Society of Theoretical and Applied Limnology). In his articles and presentations, Rylov emphasized the need for quantitative assessment of the impact of planktonic organisms on the aquatic environment, based on numerous observations of this impact, particularly during phytoplankton blooms, and of the physiological activity of zooplankton. To this end, he introduced two novel indicators, biodynamic standard and biodynamic titer. Rylov regarded aquatic organisms as a potent factor affecting aquatic environment and believed that their activity should be looked if a water body was to be studied as a “biological whole”. Rylov also developed the concepts of primary and secondary trophic standards of a water body and tried to establish a correlation between biological processes in a water body and geological conditions of its catchment area in the formulations of these concepts. Therefore, Rylov’s views may be regarded as a step from the quantitative plankton studies widely conducted in the first quarter of the 20th century to the development of the first rounded concepts of ecosystems. The analysis of Rylov’s works and views on the biological and limnological integrity of a water body reveals that his ecosystem concept is physiologically based. The recognition of water body integrity directly followed from his plankton research of many years, in particular, from his studies on the organisms’ impact on the environment, largely caused by the high metabolic rate of aquatic microorganisms.

Keywords: V. M. Rylov, water body, ecosystem, aquatic ecology, freshwater plankton, holism.

For citation: Rizhinashvili, A. L. (2021) Vodoem kak “biologicheskii tseloe”: V. M. Rylov (1889–1942) i zarozhdenie ekosistemnykh predstavlenii v vodnoi ekologii [A Body of Water as a “Biological Whole”: V. M. Rylov (1889–1942) and the Origin of Ecosystem Concepts in Aquatic Ecology], *Voprosy istorii estestvoznaniia i tekhniki*, vol. 42, no. 2, pp. 205–227, DOI: 10.31857/S020596060015087-7.

Концепция экосистемы — один из центральных элементов современной экологии. К началу 1950-х гг. она получила более или менее завершённый вид в трудах многих советских, европейских и американских биологов¹. Дальнейшее развитие экосистемных исследований приходится на 1960–1970-е гг. Однако на сегодня ученые испытывают определенные трудности с пониманием самого термина «экосистема». В большинстве своем предпочтительным для исследования оказывается популяционно-видовой уровень организации жизни². Такой популяционный консерватизм имеет следствием и определенную размытость границ самой экологии, которую все чаще рассматривают как своеобразную меганауку, призванную заниматься широким спектром вопросов взаимодействия организмов и среды и защиты последней. Специалисты обоснованно считают такую тенденцию крайне отрицательной как для самой науки экологии, так и для природоохранной практики³. Одним из путей преодоления данной негативной ситуации может стать историко-научный анализ истоков и генезиса экосистемных взглядов в экологии.

Реконструкция исторического пути, который привел к формированию понятия «экосистема» в экологии, предполагает обращение к работам, касающимся осмысления природы и характера единства живых организмов и абиотических компонентов. Исторически более ранняя трактовка этого единства находилась в русле организмоцентризма, т. е. уподобления неживого объекта (леса, озера) живому организму. Так, Ф. Клементс проводил аналогию между развитием организма и сукцессией растительных сообществ⁴. Довольно ярко органицизм проявился в лимнологии. Например, в начале XX в. стало весьма общим местом говорить о дыхании озера (*lake respiration*) (см., например, работу Э. А. Бёрджа⁵). Позже, с появлением в 1935 г. благодаря

¹ Golley, F. B. A History of the Ecosystem Concept in Ecology (More than the Sum of the Parts). New Haven; London: Yale University Press, 1993.

² Carmel, Y., Kent, R., Bar-Massada, A., Blank, L., Liberson, J., Nezer, O., Sapir, G., Federman, R. Trends in Ecological Research during the Last Three Decades — a Systematic Review // PLOS One. 2013. Vol. 8. Iss. 4. e59813.

³ Алимов А. Ф. Об экологии всерьез // Вестник РАН. 2002. Т. 72. № 12. С. 1075–1080.

⁴ Valk, A. G., van der. From Formation to Ecosystem: Tansley's Response to Clements' Climax // Journal of the History of Biology. 2014. Vol. 47. No. 2. P. 293–321.

⁵ Birge, E. A. The Respiration of an Inland Lake // Transactions of the American Fisheries Society. 1907. Vol. 36. Iss. 1. P. 223–245.

А. Тэнсли, который был ярким противником органицизма, термина «экосистема»⁶, надорганизменные системы стали рассматриваться как своеобразные машины. В экосистемной теории началась эпоха так называемого «технократического оптимизма»⁷.

Примечательно, что самые значительные успехи на пути разработки холистических взглядов в биологии были достигнуты в ходе исследования озер, которые являются относительно замкнутыми природными объектами, хорошо обособленными от других. Очевидно, для гидробиологов и лимнологов рубежа XIX–XX вв. не представляло большой трудности осознание целостности водных объектов с замедленным водообменом. Неслучайно еще в 1887 г. появляется работа С. Форбса с характерным названием «Озеро как микрокосм»⁸.

Вместе с тем первые гидробиологические исследования были сосредоточены на планктонных организмах. В целом ряде случаев исследования планктона в начальный период становления гидробиологии мало отличались от традиционных зоологических и ботанических работ, посвященных систематике и фаунистике организмов. Однако уже в это время анализ вертикального и горизонтального распределения планктона приводил зоологов, альгологов и гидробиологов к пониманию взаимосвязи организмов и физико-химических условий в водоемах. Постепенно выкристаллизовывалось представление о водоеме как целом, совокупность особенностей которого (например глубина и прозрачность) определяет состав и уровень количественного развития планктона. Предпринимались первые попытки классификации водоемов. Появилось понимание того обстоятельства, что планктон представляет собой своеобразное «физиологическое единство», ибо эти мельчайшие взвешенные в воде организмы характеризуются весьма интенсивным обменом и непосредственным контактом с водной средой. Наиболее ярко мысль о целостности планктона проводил московский гидробиолог Н. В. Воронков⁹.

Представляется интересным проследить тот путь, который проделала мысль гидробиологов от описательных планктонных наблюдений и учетов до осознания биологической природы целостности водоема. В этом отношении научная биография Вячеслава Михайловича Рылова (1889–1942), его работы в области экологии пресноводного планктона, заслуживают особого внимания. Интерес этот обусловлен тем обстоятельством, что Рылов был одним из первых, кто предложил конкретное представление о водоеме как о целом с точки зрения взаимодействия

⁶ *Tansley, A. G. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms // Ecology. 1935. Vol. 16. No. 3. P. 284–307.*

⁷ *Taylor, P. J. Technocratic Optimism, H. T. Odum, and the Partial Transformation of Ecological Metaphor after World War II // Journal of the History of Biology. 1988. Vol. 21. No. 2. P. 213–244.*

⁸ См. переиздание: *Forbes, S. A. The Lake as a Microcosm // The Natural History Survey Division Bulletin. 1925. Vol. 15. Article 9. P. 537–550.*

⁹ *Воронков Н. В. Планктон пресных вод. М.: Тип. М. М. Рябушинского, 1913.*

организмов со средой. Более того, Вячеслав Михайлович, пожалуй, впервые в гидробиологии поставил вопрос о живом организме как факторе среды. Известно, что в начале XX в. господствовало представление об одностороннем влиянии среды на организм. О том, что организм сам оказывает влияние, например, на физико-химические свойства воды, ученые, естественно, знали, однако не предпринимали серьезных попыток это влияние оценивать.

В целом Рылов был одним из наиболее оригинальных исследователей планктона первой половины XX в., предложившим интересные теоретические концепции, имеющие прямое отношение к разработке понятия об экосистеме. Они не были в должной мере восприняты современниками¹⁰, а между тем их анализ позволяет вскрыть логику развития идей в этой области. К сожалению, взгляды Рылова, не будучи в полной мере разработанными им самим, остаются в забвении в современной гидробиологии, а обращение к его персоне носит эпизодический характер¹¹.



В. М. Рылов

Состояние планктонных исследований в первой четверти XX в.

Многочисленные исследования планктона начала XX в. (до 1920-х гг.) по своим задачам и методике могут быть разделены на три группы: систематические и фаунистические сводки, в которых приводятся списки основных таксонов, рассматриваются особенности изменчивости гидробионтов, реже — с указанием их обилия, а также сведений по экологии (например, относительно особенностей вертикального и горизонтального распределения организмов); материалы по количественному учету планктона с точки зрения оценки кормовых условий для рыб; результаты физиологических экспериментов с планктонными организмами.

Работы первой и второй групп были особенно многочисленны. Одним из основных результатов этих исследований было установление наличия в водоеме верхнего, так называемого питательного слоя,

¹⁰ Жадин В. И. Памяти выдающегося гидробиолога В. М. Рылова (1889–1942) // Природа. 1947. № 12. С. 76–77.

¹¹ См., например: Пржиборо А. А., Дунаева Ю. А. Неизвестный архив фотоматериалов В. М. Рылова // Историко-биологические исследования (Studies in the History of Biology). 2012. Т. 4. № 1. С. 96–108.

который образован за счет скопления планктонных организмов, преимущественно водорослей. В результате вода поверхностного слоя приобретает соответствующую окраску, например желтоватую, синеватую или зеленоватую, в зависимости от доминирования той или другой группы фитопланктона. Кроме того, неоднократно наблюдалось различие в таксономическом составе береговых (прибрежных) и пелагических скоплений планктона в одном и том же водоеме. Отсюда был сделан важный и в рыбохозяйственном отношении вывод: водоемы «с широкой береговой полосой обладают гораздо более высокой производительностью, чем те, у которых эта полоса узка»¹².

Постепенно стало вырисовываться особое отношение к температуре и освещенности воды как главнейшим факторам в распределении планктонных организмов. Повышенное внимание привлекало распространенное явление цветения воды. В результате исследований гидробиологи пришли к выводу о двух основополагающих для развития фитопланктона характеристиках водоемов — глубине и связанной с ней прозрачности. Величины этих параметров позволили сделать простое разделение водоемов на два типа — мелкие и глубокие¹³. Говоря упрощенно, в мелких водоемах за счет их лучшей прогреваемости и освещаемости количественное развитие планктона больше, нежели в глубоких. Явление же цветения было хорошо известно даже местным жителям — крестьянам и рыбакам. Так, в одной из научных работ того времени приводится следующее свидетельство: «В разговоре с одним из них (рыбаков. — А. Р.) на мой вопрос: “Почему нынешнее лето было мало рыбы?” — рыбак отвечал: “Вода цвела плохо”»¹⁴.

Несмотря на признанное гидробиологами единство физико-химических и биологических явлений в водоеме, к началу 1920-х гг. ими все еще не был разработан подход к решению этого вопроса. Признание средообразующей активности организмов и связанной с этим целостности водоема оставалось на уровне словесных деклараций:

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 условиях¹⁵.

¹² Воронков. Планктон пресных вод... С. 162.

¹³ Самсонов Н. А. К сведениям о планктоне озера Шпанкау Лифляндской губернии. Юрьев: Тип. К. Матиссена, 1908.

¹⁴ Самсонов Н. А. Планктон Псковского водоема. II. Весенний и летний планктон. Псков: Электрическая типо-литография Псковского губернского земства, 1913. С. 14.

¹⁵ Воронков Н. В. Значение гидробиологических исследований Ярославской губернии и Русского Севера вообще // Труды Ярославского естественно-исторического общества. 1921. Т. 3. Вып. 1. С. 5.

Впрочем, активность организмов в связи с изменениями ими свойств среды изучалась в физиологических экспериментах с отдельными группами гидробионтов. Однако целью таких работ в основном было установление физиологических закономерностей, например закономерностей питания. Так, А. П. Артари изучал возможности гетеротрофного питания у различных одноклеточных зеленых водорослей (хлорелла, хламидомонада) ¹⁶. Ученый наблюдал, что преимущественное потребление клетками водорослей конкретных ионов из питательных смесей приводит к изменению реакции среды, например с щелочной на кислую. Опытами С. Н. Скадовского было показано, что в культурах простейших по мере увеличения плотности популяции в связи с размножением организмов реакция среды меняется от слабощелочной до сильнощелочной ¹⁷. Однако, несмотря на многочисленные наблюдения средообразующей активности организмов, количественная оценка таких влияний дана не была.

С другой стороны, уже в 1919 г. шведский альголог и лимнолог Э. Науманн начал разработку количественного подхода к оценке влияния условий среды на организм, введя представление о спектрах среды и олиготрофном и эвтрофном типах водоемов ¹⁸. При этом основополагающим для определения типа водоема признавался уровень развития фитопланктона, который зависел от химического состава воды, а он, в свою очередь, находился под контролем геологических условий местности.

Совершенно очевидно, что в гидробиологии первой четверти XX в. преобладал стиль мышления в парадигме «среда — организм», но не «организм — среда».

Вячеслав Михайлович Рылов: краткая биография и начало научной карьеры

Вопреки опубликованной биографии Рылова ¹⁹, 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

¹⁶ Артари А. П. К физиологии и биологии хламидомонад. М.: Тип. Русского товарищества, 1913.

¹⁷ Скадовский С. Н. Изменение реакции среды в культурах простейших // Ученые записки Московского городского народного университета им. А. Л. Шанявского. 1915. Т. 1. Вып. 1. С. 157–188.

¹⁸ Naumann, E. The Scope and Chief Problems of Regional Limnology // Sonderdruck aus Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. 1929. Bd. 22. H. 5/6. S. 423–444.

¹⁹ Киселев И. А. Очерк жизни и деятельности гидробиолога В. М. Рылова // Деятели советской гидробиологии В. М. Рылов, Г. Ю. Верещагин, А. Л. Бенинг. Из истории гидробиологии в XX веке / Ред. И. А. Киселев, Б. Е. Райков. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5–27.

Санкт-Петербургской губернии Михаила Михайловича Рылова²⁰. Детские годы Вячеслава прошли в городе Кологриве Костромской губернии²¹. 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 АН СССР (ЗИН))²². 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 естественно-научного 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 заболел²³. 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, и 22 марта 1942 г., в день своего рождения (9 марта по старому стилю), Вячеслав Михайлович умер в эвакуационном госпитале на станции Мантурово Костромской области. Похоронен он был на местном кладбище.

Научные изыскания Рылова начались еще в студенческие годы, тогда он, в частности, занимался сбором зоопланктона различных водоемов Российской империи²⁴. 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. он работает на Мурманской морской биологической станции, в особенности на озере Могильное на острове Кильдин²⁵. В результате уже за период учебы в университете Вячеслав Михайлович накопил большой материал по систематике и фауне

²⁰ Санкт-Петербургский филиал Архива Российской академии наук (СПбФ АРАН). Ф. 55. Оп. 4. Д. 100. Л. 63.

²¹ Киселев. Очерк жизни и деятельности...

²² СПбФ АРАН. Ф. 55. Оп. 4. Д. 100. Л. 27–27 об.

²³ Киселев. Очерк жизни и деятельности...

²⁴ Там же.

²⁵ Там же.

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 характера²⁶. Так, он рассматривает проблему ледниковых реликтов, а также сами понятия «планктон» и «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 – водоем как «биологически целое»

В начале 1920-х гг. 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 – воздействию организма на среду, организму как фактору среды.

С начала 1920-х гг. и на протяжении почти десяти лет Вячеслав Михайлович исследует биологию планктона прудов Петергофского парка²⁷, но, конечно, посещает с целью сбора материала и другие водоемы²⁸. Как планктонолог он сочетает количественный учет организмов и установление их таксономического состава с определением гидрохимических показателей воды. Такой подход был достаточно традиционным для гидробиологов первой четверти XX в.²⁹

²⁶ Там же.

²⁷ Рылов В. М. Заметка о цветении *Anabaena scheremetievi* Elenk. и *Euglena sanguinea* Ehrbg. в прудах окрестностей Стар. Петергофа (Петербургской губ.) // Русский гидробиологический журнал. 1923. Т. 2. № 5–7. С. 107–111; Рылов В. М. Наблюдения над вертикальным распределением растворенного кислорода и сероводорода в Кристателлевом пруде (Петербургской губ.) и некоторые сведения о планктоне последнего // Русский гидробиологический журнал. 1923. Т. 2. № 1–2. С. 1–14; Рылов В. М. О биосестонных окрасках воды в водоемах окрестностей Старого Петергофа // Русский гидробиологический журнал. 1925. Т. 4. № 3–6. С. 84–95; Рылов В. М. Некоторые наблюдения над концентрацией водородных ионов в водоемах окрестностей Петергофского естественно-научного института // Русский гидробиологический журнал. 1929. Т. 8. № 4–5. С. 115–123.

²⁸ Рылов В. М. Некоторые данные по химизму и биологии вод силурийского плато Ленинградской губернии // Русский гидробиологический журнал. 1929. Т. 8. № 1–3. С. 1–12.

²⁹ Frey, D. G. Wisconsin: the Birge – Juday Era // Limnology in North America / D. G. Frey (ed.). Madison: The University of Wisconsin Press, 1963. P. 3–54.

Поначалу Рылова в большей мере привлекает явление цветения воды в водоеме. В статье, посвященной замору рыбы³⁰, 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 вследствие его отмирания. В мелких, хорошо прогреваемых стоячих или слабопроточных водоемах умеренных широт летом нередко происходит массовое развитие сине-зеленых планктонных водорослей...³¹

В этой работе отчетливо проявляется акцент на изменении химического состава воды в результате посмертного разложения планктона.

Однако Рылов 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 отмечалось³².

В другой работе он отмечает падение прозрачности воды во время цветения³³.

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 воды³⁴.

В то же время в придонных слоях изменение химизма происходит за счет энергичных процессов в иловых отложениях:

³⁰ Рылов В. М. О заморе рыбы в Велетьминском пруде Нижегородской губернии // Известия Российского гидрологического института. 1923. № 6. С. 41–47.

³¹ Рылов. О заморе рыбы... С. 42.

³² Рылов. Заметка о цветении... С. 108.

³³ Рылов. О биосестонных окрасках воды...

³⁴ Рылов. Наблюдения над вертикальным распределением... С. 9–10.

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 ³⁵.

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» ³⁶. В нем Вячеслав Михайлович, пожалуй, впервые среди гидробиологов четко сформулировал понимание «водоема как биологического целого». Водоем рассматривается Рыловым 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 деятельности микроорганизмов. По Рылову, в водной среде «подобные влияния необычайно значительны» ³⁷. 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 ³⁸.

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

³⁵ Там же. С. 13.

³⁶ Рылов В. М. Об одной из основных проблем гидробиологии и о некоторых ближайших задачах гидробиологических исследований // Труды Первого всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов. Пг.: Главнаука, 1923. С. 68–69.

³⁷ Рылов. Об одной из основных проблем гидробиологии... С. 68.

³⁸ Там же.

животных и растений с целью выяснения «пределов оптимальных условий относительно различных факторов водной среды»³⁹.

Дальнейшее изучение прудов подтверждало и углубляло прежние наблюдения Рылова:

За ночь, вследствие подавления ассимиляционной деятельности водорослей, энергичного разложения ила и, вероятно, дыхания животных организмов, в частности зоопланктона, своб. CO_2 накапливается в поверхностном слое, в котором констатируется от 3 до 9 mgr. своб. CO_2 ‰⁴⁰.

Вопрос взаимовлияния организма и среды Рылов обобщает в большой работе, опубликованной в международном издании на немецком языке⁴¹. 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 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,

определенная комбинация химических (и отчасти чисто физических) условий водного биотопа в очень высокой степени обусловлена непосредственным влиянием его населения⁴².

Он подчеркивает, что это влияние имеет физиологическую природу: «Очевидно, что активное воздействие на водную среду является результатом физиологической активности организмов...»⁴³ Он приводит хорошо известные примеры. Так,

даже при интенсивном, вызванном иловой ферментацией образовании углекислого газа высокое развитие фитопланктона приводит к полному исчезновению свободного углекислого газа⁴⁴.

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

³⁹ Там же.

⁴⁰ Рылов. О биосестонных окрасках воды... С. 86.

⁴¹ Rylov, W. M. Einige Gesichtspunkte zur Biodynamik des Limnoplanktons // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. 1927. Bd. 3. S. 405–423.

⁴² Rylov. Einige Gesichtspunkte... S. 406. Здесь и далее перевод работ В. М. Рылова с немецкого языка по моей просьбе любезно сделан доктором Катрин Шнибс (Katrin Schniebs) (Дрезденский музей естественной истории).

⁴³ Ibid.

⁴⁴ Ibid. S. 407.

биотические и некротические, или абиотические. Среди биотических влияний он выделяет активные и неактивные влияния. 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»⁴⁵. Но это всегда только неактивные воздействия.

Планктон представляется Рылову 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 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 ассоциацию⁴⁶.

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 направление⁴⁷.

В то же время «только при определенных оптимальных внешних условиях организм может полностью продемонстрировать свою потенциальную физиологическую способность»⁴⁸.

В понимании Рылова проблема количественной оценки влияния планктона на водную среду в методологическом отношении распадается на две части: количественная оценка изменения среды и одновременная количественная оценка самой планктонной ассоциации,

⁴⁵ Ibid. S. 412.

⁴⁶ Ibid. S. 413.

⁴⁷ Ibid. S. 414.

⁴⁸ Ibid.

вызывающей эти изменения. Чтобы конкретизировать этот аспект, ученый вводит понятие биодинамического титра (ВР-титр ⁴⁹), 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 ВР-титра мы получаем приблизительную меру амплитуды изменения показателя среды в связи с определенной величиной продукции. В частности,

ВР-титры могут дать некоторые важные сопоставимые показания для количественной оценки кислородпродуцирующей активности различных ассоциаций фитопланктона ⁵⁰.

Автор конкретизирует, что количество планктона удобнее выражать не числом 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 ⁵¹.

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, *Sopropoda* 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* ⁵².

Рылов предлагает такой подход к измерению «физиологической способности организма»:

...понимать под индивидуальной физиологической способностью организма к данному фактору окружающей среды количественное изменение ($\pm$) последнего в час и в наиболее оптимальных для этого организма условиях ⁵³.

Сравнивая ВР-титры для разных организмов, можно говорить о биодинамическом стандарте (ВР-стандарте), с помощью которого

⁴⁹ Аббревиатура автором не разъяснена. Можно предположить, что это первые две буквы от слов «биологическая продукция», вероятно, на немецком языке.

⁵⁰ Rylov. Einige Gesichtspunkte... S. 418.

⁵¹ Ibid. S. 419.

⁵² Ibid.

⁵³ Ibid.

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 см³ на 1 мм² 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.

Впрочем, к концу 1920-х гг. в мировой гидробиологии все больше внимания стало уделяться изучению воздействия организма на среду. В частности, Скадовский к 1928 г. сформулировал представление о режиме рН как интегральном показателе «жизнедеятельности» водоема в целом, а именно соотношения в нем интенсивности процессов ассимиляции и диссимиляции гидробионтов⁵⁴. Венгерский гидрохимик Р. Мауха увидел в процессе фотосинтеза фитопланктона ключ к решению вопросов взаимодействия, как он сам говорил, «неорганической среды» и «гидробиоса»⁵⁵. Одним из интересных выводов, полученных Маухой, является представление об относительной независимости гидробионтов от атмосферы над водоемом. По Маухе, в силу физико-химических причин кислород более эффективно поступает в водоем через клетки водорослей, нежели посредством растворения этого газа в воде. А. Тинеманн обращал внимание на различия в характере кислородных кривых для олиготрофных и эвтрофных озер⁵⁶. В водоемах первого типа содержание кислорода подчиняется почти исключительно физико-химическим закономерностям, тогда как в озерах, богатых жизнью (эвтрофных), на эти закономерности накладывают отпечаток биохимические процессы.

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

Рылов, изучавший планктон множества разнотипных водоемов, прекрасно сознавал, что в водоеме действуют не только процессы, обусловленные «динамикой» (жизнедеятельностью) планктона, но и

⁵⁴ Скадовский С. Н. Активная реакция среды в пресных водоемах и ее биологическое значение // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод / Ред. С. Н. Скадовский. М.: Изд-во ГИНЗ, 1928. С. 11–74.

⁵⁵ Maucha, R. Upon the Influence of Temperature and Intensity of Light on the Photosynthetic Production of Nannoplankton // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. 1924. Bd. 2. S. 381–401.

⁵⁶ Кордэ Н. В. Газовый режим Валдайского озера и активная реакция его // Валдайское озеро. Очерк населения озера и его гидрологическая характеристика / Ред. Д. А. Ласточкин. Иваново-Вознесенск: Союз краеведных организаций Ивановской промышленной области, 1930. Ч. 2. С. 29–93.

процессы чисто геологические. Вячеслав Михайлович предложил логическую схему того, как соотносятся эти две группы процессов, введя представление о первичном и вторичном трофостандарте⁵⁷. Свои взгляды он во многом основывает на идеях региональной лимнологии Науманна.

Под первичным трофостандартом Рылов подразумевает свойства воды, приходящей в водоем, которые в значительной степени определяются геологическими особенностями местности. Поэтому продукционный тип водоема, т. е. 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»⁵⁸. 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 (курсив мой. – А. Р.), свойства воды, питающей водоем, аллохтонные по природе, претерпевают ряд изменений⁵⁹.

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 трофостандартов. Иными словами, речь идет об изучении связи высоты количественного развития фитопланктона и геологических условий бассейна водоема. Для того, чтобы эффективно проводить такие исследования, 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 его мнению,

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

⁵⁷ Rylov, W. Einige Bemerkungen betreffs des regionallimnologischen Studiums // Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. 1929. Bd. 4. S. 538–548. Статья написана по материалам доклада на очередном Международном лимнологическом конгрессе.

⁵⁸ Ibid. S. 541.

⁵⁹ Ibid. S. 542.

среды в соответствии с принципом трофических уровней (поли-, мезо- и олиготрофия)⁶⁰.

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, т. е. аллохтонных и автохтонных процессов, Рылов обращает свое особое внимание на донные отложения водоемов. В 1927 г. вышла его работа по иловым отложениям озера Ильмень⁶¹, 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, как уже говорилось, характер хода кислородной кривой в водоеме для Тинеманна послужил в качестве одного из типологических показателей трофии водоема. При обследовании озера Кардывач в Закавказье Рылов обсуждает вопрос о возможности потребления кислорода донными отложениями олиготрофных озер⁶². Как полагает автор, озеро это, характеризующееся слабым развитием планктона, т. е. олиготрофное, тем не менее накапливает значительный запас органического ила, который при определенных условиях может поглощать кислород. Ил этого озера является аллохтонным по происхождению, т. е. 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 малом количестве отложений органического вещества, 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»⁶³.

В заключение анализа укажем, что в одной из своих работ 1920-х гг., выполненной на прудах Петергофского естественно-научного института, Рылов обращает внимание на средообразующее воздействие фитопланктона и макрофитов, проявляющееся в сдвиге рН воды⁶⁴. Здесь

⁶⁰ Ibid. S. 547.

⁶¹ Rylov, W. Über die Schlammablagerungen des Ilmen Sees // Archiv für Hydrobiologie. 1927. Bd. 18. H. 2. S. 207–223.

⁶² Рылов В. М. К лимнологии Кавказа. I. Некоторые данные по гидрологии и химизму озера Кардывач (Зап. Закавказье) // Известия Государственного гидрологического института. 1930. № 31. С. 91–115.

⁶³ Там же. С. 112.

⁶⁴ Рылов. Некоторые наблюдения...

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 каналы, несущие гуминовые воды в Кристател-левый пруд, вполне или в значительной 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, обуславливая 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 ⁶⁵.

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 ⁶⁶.

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*) (курсив мой, видимо, здесь опечатка, так как *Rotatoria* относятся к зоопланктону. – А. Р.), я нередко наблюдал (в отсутствие макрофитов) сдвиг pH в течение дня не свыше 7,4–7,5 ⁶⁷.

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 Рылова позволяет проследить эволюцию взглядов гидробиологов первой четверти XX в. Начав со 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, т. е. аллохтонных и автохтонных влияний, Рылов видел биологическую

⁶⁵ Там же. С. 117.

⁶⁶ Там же. С. 119.

⁶⁷ Там же. С. 122.

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 о целостности водоема подобным образом не ставил. Представления Рылова как бы придавали популярной схеме классификации водоемов Науманна материальную основу. Поразительно, что на тот момент никто не подхватил эти идеи.

Существенно также, что Рылов впервые предложил количественный показатель продукционной способности организмов, измеряемый через скорость изменения химического состава воды (биодинамический стандарт), например, по концентрации кислорода. В этом отношении работы Вячеслава Михайловича сближаются с исследованиями Маухи, которые также оказались практически забыты. Однако только в начале — середине 1930-х гг. исследователями из разных стран будут проведены эксперименты с образцами воды из водоемов, заключенными в склянки⁶⁸. В ходе этих работ измерялась скорость выделения и поглощения кислорода, что позволило перейти к энергетическому выражению процессов образования и разрушения органических соединений. В результате «скляночных» опытов Г. Г. Винбергом в СССР к концу 1930-х гг. были разработаны представления о биотическом балансе водоемов, заложившие основу современной теории функционирования водных экосистем⁶⁹. Если Винберг или другие исследователи и знали в принципе о введенных Рыловым понятиях («биодинамический стандарт», «первичный и вторичный трофостандарты»), то они ими совершенно не пользовались и не развивали их, что легко заметить по отсутствию соответствующих библиографических ссылок и просто упоминаний в тексте публикаций авторов.

Ситуация с забвением теоретических воззрений Рылова очень напоминает своеобразное отторжение теории биологической продуктивности

⁶⁸ Обзор некоторых работ (в том числе Р. Маухи) см. в: *Винберг Г. Г.* Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960.

⁶⁹ *Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М.* Продукционная гидробиология / Ред. В. В. Хлебович. СПб.: Наука, 2013.

водоемов, предложенной в 1940 г. В. И. Жадиным⁷⁰. Если в отношении теории Жадина можно говорить об идеологических аспектах, помешавших ее восприятию и развитию, то теоретическая система Рылова, возможно, казалась даже самому автору далекой от завершенности. Показательно, что оба автора сами практически не развивали предложенные ими представления. Оба этих ученых были прежде всего таксономистами и фаунистами, ставившими лишь отдельные эксперименты, которые, как правило, не носили систематического характера. Жадин и Рылов были также хорошими натуралистами, которые предпочитали наблюдения разработке глубоких теоретических концепций. Впрочем, не следует проводить дальнейшего, более глубокого сопоставления работ этих авторов. Теория Жадина приводится здесь лишь как пример забытой теоретической концепции.

Что касается взглядов Рылова, то их действительно глубокое значение для истории гидробиологии, на мой взгляд, состоит в наличии в них тех связующих звеньев, которые позволили ученым уже в 1930-е гг. перейти от физиологических процессов на уровне организма к пониманию процессов круговорота веществ в водоеме в целом. Поразительно, что 1920-е гг., когда высказал свои идеи Рылов, представляют собой период, в который собственно экологические исследования планктона отходят на задний план — внимание гидробиологов в наибольшей степени сосредотачивается на бентосных организмах. При этом планктонные организмы все чаще использовались как объекты в экспериментах, связанных с оценкой средообразующей активности организмов.

В этом отношении показательно, что в 1923 г., когда Рылов сформулировал представление о водоеме как биологически целом и организмах как факторе среды, появляется предложенный Скадовским для обозначения нового направления в гидробиологии термин «гидрофизиология»⁷¹. Под этим понятием подразумевалось изучение физиологических процессов на уровне всего водоема как производных от жизнедеятельности конкретных организмов, прежде всего планктона, в водной толще. Стоит подчеркнуть, что учеником Скадовского был Винберг. В конце 1920-х гг. преимущественно морскими биологами начинают проводиться эксперименты по изучению потребления кислорода культурами водорослей, погружавшихся в склянках с водой непосредственно в водную толщу⁷². В ходе таких экспериментов преследовалась цель не просто установить физиологические особенности организмов, как это имело место в самом начале века, но осуществить попытку оценки продукционных возможностей планктона. Несколько

⁷⁰ *Rizhinashvili, A. L.* 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*. 2020. Vol. 53. No. 1. P. 105–139.

⁷¹ *Озернюк Н. Д.* Научная школа Н. К. Кольцова. Ученики и соратники. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012.

⁷² *Винберг.* Первичная продукция водоемов...

позже применение физиологических методик на озерах и привело Винберга к разработке первой законченной системы взглядов на целостность водоема — концепции биотического баланса⁷³.

В свете сказанного работы Рылова нельзя считать просто «тупиковой» ветвью гидробиологии. По своему содержанию и основным идеям они являются иллюстрацией давно вынашивавшегося исследователями, постепенно созревавшего подхода к разработке представлений о целостности водоема. Эти идеи, носившиеся в воздухе, создавали интеллектуальный фон, который в конечном счете и обеспечил формирование холистических представлений в гидробиологии.

Таким образом, анализ работ и взглядов Рылова в области биологической и лимнологической целостности водоема позволяет ясно и четко увидеть, что экосистемная концепция имеет физиологические основания. Признание целостности водоема непосредственно вытекало из многолетней практики планктонных исследований, в частности из изучения значительной средообразующей активности организмов, обусловленной в значительной мере высокой скоростью обмена у микроскопических гидробионтов.

Все эти факты имеют значение и для современной теории экологии, и для популяризации экологических знаний, ибо они неизбежно заставляют смотреть на экосистему как на вполне объективную реальность и как на биологическое понятие. Это также позволяет лишний раз подчеркнуть, что экология является сугубо биологической дисциплиной.

References

- Alimov, A. F. (2002) Ob ekologii vs'er'ez [About Ecology Seriously], *Vestnik RAN*, vol. 72, no. 12, pp. 1075–1080.
- Alimov, A. F., Bogatov, V. V., and Golubkov, S. M. (2013) *Produksionnaia gidrobiologiya* [Production Hydrobiology]. Sankt-Peterburg: Nauka.
- Artari, A. P. (1913) *K fiziologii i biologii khlamidomonad* [Towards the Physiology and Biology of Chlamydomonas]. Moskva: Tipografiia Russkogo tovarishchestva.
- Birge, E. A. (1907) The Respiration of an Inland Lake, *Transactions of the American Fisheries Society*, vol. 36, no. 1, pp. 223–245.
- Carmel, Y., Kent, R., Bar-Massada, A., Blank, L., Liberzon, J., Nezer, O., Sapir, G., and Federman, R. (2013) Trends in Ecological Research during the Last Three Decades — a Systematic Review, *PLOS One*, vol. 8, no. 4, e59813.
- Forbes, S. A. (1925) The Lake as a Microcosm, *The Natural History Survey Division Bulletin*, vol. 15, article 9, pp. 537–550.
- Frey, D. G. (1963) Wisconsin: The Birge — Juday Era, in: Frey, D. G. (ed.) *Limnology in North America*. Madison: The University of Wisconsin Press, pp. 3–54.
- 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.
- Kiselev, I. A. (1963) Oчерк zhizni i deiatel'nosti gidrobiologa V. M. Rylova [A Sketch of Life and Works of an Aquatic Biologist V. M. Rylov], in: Kiselev, I. A., and

⁷³ Рижинашвили А. Л. Школа экспериментальной биологии Н. К. Кольцова и становление концепции биотического баланса Г. Г. Винберга // ВИЕТ. 2020. Т. 41. № 3. С. 458–483.

- Raikov, B. E. (eds.) *Deiateli sovetskoi gidrobiologii* [Prominent Figures in Soviet Hydrobiology]. Moskva and Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR, pp. 5–27.
- Korde, N. V. (1930) Gazovyi rezhim Valdaiskogo ozera i aktivnaia reaktsiia ego [Gas Regime of the Lake Valdaiskoye and Its Active Reaction], in: Lastochkin, D. A. (ed.) Valdaiskoe ozero. Ocherk naseleniia ozera i ego gidrologicheskaiia kharakteristika [Lake Valdaiskoye. A Sketch of the Lake's Population and Its Hydrological Characteristics]. Ivanovo-Voznesensk: Soiuz kraevednykh organizatsii Ivanovskoi promyshlennoi oblasti, part 2, pp. 29–93.
- 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, pp. 381–401.
- Naumann, E. (1929) The Scope and Chief Problems of Regional Limnology, *Sonderdruck aus Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, vol. 22, no. 5/6, pp. 423–444.
- Ozerniuk, N. D. (2012) *Nauchnaia shkola N. K. Kol'tsova. Ucheniki i soratniki* [Scientific School of N. K. Koltsov. Disciples and Colleagues]. Moskva: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK.
- Przhiboro, A. A., and Dunaeva, Iu. A. (2012) Neizvestnyi arkhiv fotomaterialov V. M. Rylova [An Unknown Archive of Photographic Materials of V. M. Rylov], *Istoriko-biologicheskie issledovaniia (Studies in the History of Biology)*, vol. 4, no. 1, pp. 96–108.
- 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, pp. 105–139.
- Rizhinashvili, A. L. (2020) Shkola eksperimental'noi biologii N. K. Kol'tsova i stanovlenie kontseptsii bioticheskogo balansa G. G. Vinberga [N. K. Koltsov's School of Experimental Biology and the Emergence of G. G. Vinberg's Concept of the Biotic Balance], *Voprosy istorii estestvoznaniia i tekhniki*, vol. 41, no. 3, pp. 458–483.
- Rylov, V. M. (1923) Nabludeniia nad vertikal'nym raspredeleniem rastvorennogo kisloroda i serovodoroda v Kristatellevom prude (Peterburgskoi gub.) i nekotorye svedeniia o planktone poslednego [Observations of Vertical Distribution of Dissolved Oxygen and Hydrogen Sulphide in the Kristatellev Pond (St. Petersburg Governorate) and Some Data on Its Plankton], *Russkii gidrobiologicheskii zhurnal*, vol. 2, no. 1–2, pp. 1–14.
- Rylov, V. M. (1923) O zamore ryby v Velet'minskom prude Nizhegorodskoi gubernii [On Fish Kill in the Pond Velet'minskii in the Nizhny Novgorod Governorate], *Izvestiia Rossiiskogo gidrologicheskogo instituta*, no. 6, pp. 41–47.
- Rylov, V. M. (1923) Ob odnoi iz osnovnykh problem gidrobiologii i o nekotorykh blizhaishikh zadachakh gidrobiologicheskikh issledovaniy [On One of the Main Problems in Hydrobiology and on Some Nearest Tasks of Hydrobiological Investigations], in: *Trudy Pervogo vserossiyskogo s'ezda zoologov, anatomov i gistologov* [Proceedings of the First All-Russian Congress of Zoologists, Anatomists, and Hystologists]. Petrograd: Glavnauka, pp. 68–69.
- Rylov, V. M. (1923) Zametka o tsvetenii *Anabaena scheremetievi* Elenk. i *Euglena sanguinea* Ehrbg. v prudakh okrestnostei Star. Petergofa (Peterburgskoi gub.) [A Note on the Bloom of *Anabaena scheremetievi* Elenk. and *Euglena sanguinea* Ehrbg. in the Ponds of the Vicinity of Old Petergof (St. Petersburg Governorate)], *Russkii gidrobiologicheskii zhurnal*, vol. 2, no. 5–7, pp. 107–111.
- Rylov, V. M. (1925) O biosestonnykh okraskakh vody v vodoemakh okrestnostei Starogo Petergofa [On Biosestonic Water Coloration in Water Bodies in the Vicinity of Old Petergof], *Russkii gidrobiologicheskii zhurnal*, vol. 4, no. 3–6, pp. 84–95.
- Rylov, V. M. (1929) Nekotorye dannye po khimizmu i biologii vod siluriiskogo plato Leningradskoi gubernii [Some Data on the Chemism and Biology of the Waters of the Silurian Plateau in the Leningrad Governorate], *Russkii gidrobiologicheskii zhurnal*, vol. 8, no. 1–3, pp. 1–12.

- Rylov, V. M. (1929) *Nekotorye nabludeniiia nad kontsentratsiei vodorodnykh ionov v vodoemakh okrestnostei Petergofskogo estestvenno-nauchnogo instituta* [Some Observations on the Concentration of Hydrogen Ions in the Water Bodies of the Vicinity of the Petergof Institute of Natural Science], *Russkii gidrobiologicheskii zhurnal*, vol. 8, no. 4–5, pp. 115–123.
- Rylov, V. M. (1930) *K limnologii Kavkaza. I. Nekotorye dannye po gidrologii i khimizmu ozera Kardyvach (Zap. Zakavkaz'e)* [Towards the Limnology of the Caucasus. Some Data on the Hydrology and Chemism of the Lake Kardyvach (Western Transcaucasia)], *Izvestiia Gosudarstvennogo gidrologicheskogo instituta*, no. 31, pp. 91–115.
- Rylov, W. (1927) Über die Schlammablagerungen des Ilmen Sees, *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 18, no. 2, pp. 207–223.
- Rylov, W. (1929) Einige Bemerkungen betreffs des regionallimnologischen Studiums, *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, vol. 4, pp. 538–548.
- Rylov, W. M. (1927) Einige Gesichtspunkte zur Biodynamik des Limnoplanktons, *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, vol. 3, pp. 405–423.
- Samsonov, N. A. (1908) *K svedeniiam o planktone ozera Shpantau Lifliandskoi gubernii* [The Information on the Plankton of the Lake Spankau of the Governorate of Livonia]. Iur'ev: Tipografiia K. Matissena.
- Samsonov, N. A. (1913) *Plankton Pskovskogo vodoema. II. Vesennii i letnii plankton* [The Plankton of the Pskov Lake. II. The Spring and Summer Plankton]. Pskov: Elektricheskaiia tipografiia Pskovskogo gubernskogo zemstva.
- Skadovskii, S. N. (1915) *Izmenenie reaktsii sredy v kul'turakh prosteishikh* [Change in Medium Reaction in Protozoan Cultures], *Uchenye zapiski Moskovskogo gorodskogo narodnogo universiteta imeni A. L. Shaniavskogo*, vol. 1, no. 1, pp. 157–188.
- Skadovskii, S. N. (1928) *Aktivnaia reaktsiia sredy v presnykh vodoemakh i ee biologicheskoe znachenie* [Active Reaction of the eEnvironment in Freshwater Bodies and Its Biological Significance], in: Skadovskii, S. N. (ed.) *Primenenie metodov fizicheskoi khimii k izucheniiu biologii presnykh vod* [Application of the Methods of Physical Chemistry to the Study of Freshwater Biology]. Moskva: Izdatel'stvo GINZ, pp. 11–74.
- Tansley, A. G. (1935) The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms, *Ecology*, vol. 16, no. 3, pp. 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, pp. 213–244.
- Valk, A. G., van der (2014) From Formation to Ecosystem: Tansley's Response to Clements' Climax, *Journal of the History of Biology*, vol. 47, no.2, pp. 293–321.
- Vinberg, G. G. (1960) *Pervichnaia produktsiia vodoemov* [Primary Production of Water Bodies]. Minsk: Izdatel'stvo AN BSSR.
- Voronkov, N. V. (1913) *Plankton presnykh vod* [Freshwater Plankton]. Moskva: Tipografiia M. M. Riabushinskogo.
- Voronkov, N. V. (1921) *Znachenie gidrobiologicheskikh issledovaniy Iaroslavskoi gubernii i Russkogo Severa voobshche* [Significance of Hydrobiological Studies of the Yaroslavl Governorate and the Entire Russian North], *Trudy Iaroslavskogo estestvenno-istoricheskogo obshchestva*, vol. 3, no. 1, pp. 3–7.
- Zhadin, V. I. (1947) *Pamiati vydaushchegosia gidrobiologa V. M. Rylova (1889–1942)* [In Memoriam of an Outstanding Aquatic Biologist V. M. Rylov (1889–1942)], *Priroda*, no. 12, pp. 76–77.

Received: February 12, 2021.