Из истории естествознания
From the History of Science

DOI: 10.31857/S020596060010868-6

**ШКОЛА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ
Н. К. КОЛЬЦОВА И СТАНОВЛЕНИЕ КОНЦЕПЦИИ
БИОТИЧЕСКОГО БАЛАНСА Г. Г. ВИНБЕРГА***

*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

Современная водная экология во многом опирается на так называемый «метаболический» подход к водным экосистемам. Истоки его следует искать в традициях физиологических экспериментов отечественной и мировой биологии первой четверти XX в. К середине XX в. в СССР были сформулированы основные представления продукционной гидробиологии, которые носили системный характер (водоем рассматривался как единое целое). В частности, Г. Г. Винбергом было введено понятие «биотический баланс водоема» (1948). Эти обобщения имели физиологическую основу, причем в качестве главных процессов рассматривались выделение и потребление кислорода водными организмами. Цель нашей работы – проанализировать возможное влияние идей экспериментальной биологии, разработавшихся школой Н. К. Кольцова, на формирование представлений о биотическом балансе Винберга. Здесь показано, что изучение кислородного баланса водоема с самого начала требовало изучения физиологии водных организмов. В дальнейшем эколого-физиологическими экспериментами занималась школа экспериментальной биологии, основанная Кольцовым. Именно в недрах этой школы под руководством С. Н. Скадовского зародилось так называемое гидрофизиологическое направление. Ученик Скадовского Винберг развил исследования первичной продукции и деструкции в водоеме, разработав соответствующий метод количественного учета скоростей этих процессов, и впоследствии создал представления о биотическом балансе водоема как едином целом. В этом он руководствовался также представлениями Л. Л. Россолимо об озере как накопителе веществ в ландшафте. Таким образом, можно говорить, что в основе балансового подхода

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 17-33-01046-ОГН.

в современной продукционной гидробиологии лежат представления о физико-химических процессах в водоемах. Вместе с тем идея биотического баланса Винберга стала возможной благодаря синтезу подходов и методов разных отраслей науки: физиологии, гидробиологии, гидрологии, физической химии.

Ключевые слова: история гидробиологии, экспериментальная биология, физико-химическая биология, гидрофизиология, Н. К. Кольцов, С. Н. Скадовский, Г. Г. Винберг, история экологии, продукционная гидробиология.

Статья поступила в редакцию 24 января 2020 г.

N. K. KOLTSOV'S SCHOOL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY AND THE EMERGENCE OF G. G. VINBERG'S CONCEPT OF THE BIOTIC BALANCE

*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: Modern aquatic ecology is largely based on the so-called metabolic approach to aquatic ecosystems. Its origins should be sought in the traditions of physiological experiments conducted by the Russian / Soviet and international biologists in the first quarter of the 20th century. By the mid-20th century, basic systemic concepts of production hydrobiology that regarded a water body as an integrated whole have been formulated in the USSR. In particular, the notion of the biotic balance of a water body was introduced by G. G. Vinberg in 1948. These concepts were physiologically rooted, with oxygen release and consumption by the aquatic organisms seen as the main processes. This paper aims to analyze the possible influence of the ideas of experimental biology, developed by the school of N. K. Koltsov, on the formation of Vinberg's concept of the biotic balance. It is shown that the studies of oxygen balance in water bodies demanded the studies on the physiology of aquatic organisms right from the start. The school of experimental biology founded by Koltsov conducted the ecophysiological experiments in the years to follow, and the so-called hydrophysiological line of research led by S. N. Skadovskii emerged within the framework of this school. A disciple of Skadovskii, Vinberg conducted the studies of primary production and destruction in a water body, having developed a relevant method for quantitative assessment of the speed of these processes, and subsequently developed the concept of the biotic balance in a water body as an integrated whole. In this work Vinberg was also governed by L. L. Rossolimo's idea of a lake as an accumulator of substances in a landscape. Therefore, it may be said that the balance approach in the modern production hydrobiology is based on the ideas of physicochemical processes in water bodies. At the same time, Vinberg's idea of the biotic balance

could only emerge due to the synthesis of approaches and methods from different disciplines: physiology, hydrobiology, hydrology, and physical chemistry.

Keywords: history of hydrobiology, experimental biology, physicochemical biology, hydrophysiology, N. K. Koltsov, S. N. Skadovskii, G. G. Vinberg, history of ecology, production hydrobiology.

For citation: 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, DOI: 10.31857/S020596060010868-6.

Современная гидробиология, как и экология в целом, во многом опирается на так называемый «метаболический», или функциональный, подход к водным экосистемам, сформировавшийся в мировой экологической науке к середине XX столетия ¹. Исследование метаболизма экосистемы предполагает изучение ее функционирования в рамках двух взаимно противоположных процессов – продукции (новообразования органических веществ в ходе фотосинтеза и роста организмов) и деструкции (разрушения органических веществ в результате дыхания всех организмов) ². Очевидно, что в такой системе взглядов на первый план выступает исследование физиологических функций организмов (питание, дыхание, экскреция), а не классические методы учета обилия организмов (численность, биомасса).

На рубеже XIX и XX вв. экспериментальная физиология (как животных, так и растений) занимала уже видное место в биологии наряду с морфологией и систематикой. Упомянем, например, работы П. И. Бахметьева ³, занимавшегося влиянием температуры на насекомых и, в частности, открывшего явление анабиоза. В гидробиологии можно отметить работы по физиологии водорослей ⁴.

Новый импульс физиологическим исследованиям был дан открытиями в области физической химии, особенно предложенным в 1909 г.

¹ Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука, 2013; *Schramski, J. R., Anthony, I. D., Grady, J. M., Sibly, R. M., Brown, J. H.* Metabolic Theory Predicts Whole-Ecosystem Properties // *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*. 2015. Vol. 112. No. 8. P. 2617–2622; *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.

² *Solomon, C. T., Bruesewitz, D. A., Richardson, D. C. et al.* Ecosystem Respiration: Drivers of Daily Variability and Background Respiration in Lakes around the Globe // *Limnology and Oceanography*. 2013. Vol. 58. No. 3. P. 849–866.

³ *Бахметьев П. И.* Выяснение температурного минимума животных с переменной температурой крови. СПб.: Академия наук, 1900.

⁴ *Артари А. П.* К физиологии и биологии хламидомонад. М.: Типография Русского товарищества, 1913.

водородным показателем pH ⁵. Все большее внимание стали привлекать коллоидные и осмотические свойства клетки, их изменчивость под влиянием внешних факторов. У биологов появилась надежда объяснить многое в поведении целого организма исходя из свойств протоплазмы клетки⁶.

Основателем и главой экспериментального направления биологии в нашей стране стал выдающийся биолог Николай Константинович Кольцов⁷. Школа Кольцова дала целую плеяду известных всему миру биологов. Большинство ее представителей известны своими работами в области генетики и биологии развития, однако в недрах школы зародилось и особое новое направление — так называемая гидрофизиология. Ее основателем и лидером стал представитель первого поколения учеников Кольцова Сергей Николаевич Скадовский. По мнению водных экологов,

эта ветвь экспериментальной биологии впоследствии слилась с гидробиологией и положила начало точному количественному исследованию многих физико-химических и биологических процессов в водоемах⁸.

Первоначально интересы Скадовского были сосредоточены, как считается, на чисто физиологическом аспекте влияния pH на водные организмы. Одним из ближайших учеников Скадовского был Георгий Георгиевич Винберг, заложивший в конце 1930-х гг. принципиально важное представление о биотическом балансе водоема, послужившее основой современных продукционных исследований. Винберг посвятил специальную работу анализу того, как на формирование его взглядов как исследователя повлиял подход Кольцова. Характерно название этой статьи — «Кольцовское начало». Винберг пишет:

...три года аспирантуры по этой же специальности (так называемая физико-химическая биология. — А. Р.) в Институте экспериментальной биологии, любимом создании Н. К. Кольцова, уже необратимо закрепили в мышлении кольцовское начало, столь знакомое его ученикам и сотрудникам и оказавшее огромное влияние на формирование сегодняшней отечественной биологии⁹.

Сущность же самого понятия биотического баланса состоит в том, что между сообществами организмов за счет приходящей солнечной энергии и жизнедеятельности особей происходит круговорот веществ

⁵ Винберг Г. Г. Кольцовское начало // *Кольцов Н. К. Избранные труды*. М.: Наука, 2006. С. 263–266.

⁶ Loeb, J. *The Organism as a Whole from a Physicochemical Viewpoint*. New York: Putnam's Sons, 1916.

⁷ *Озернюк Н. Д.* Научная школа Н. К. Кольцова. Ученики и соратники. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012; *Раменский Е. В.* Николай Кольцов: биолог, опередивший время. М.: Наука, 2012.

⁸ *Сушеня Л., Ляхнович В., Петрович П., Остапеня А., Ковалевская Р.* Георгий Георгиевич Винберг (к 70-летию со дня рождения) // *Гидробиологический журнал*. 1975. Т. 11. № 3. С. 112.

⁹ *Винберг.* Кольцовское начало... С. 263.

и энергии и имеются вполне конкретные количественные отношения. Эти соотношения и определяют совокупный итог биотического баланса экосистемы (положительный, когда продукция превалирует над деструкцией, и отрицательный в обратном случае). Представления о биотическом балансе, на мой взгляд, являются выражением синтетического подхода к изучению водоема как единого целого, все сообщество которого объединены потоком энергии.

Иная попытка обобщений в гидробиологии 1920–1930-х гг. была связана с работами Э. Наумана и А. Тинемана и ряда других исследователей, предложивших классификацию водоемов по уровню трофии и выделивших их основные типы¹⁰. Эта типология водоемов основывалась на постулировании неразрывной связи водоема и окружающего его ландшафта.

Несмотря на большую плодотворность такого регионального подхода, впоследствии именно идея биотического баланса стала доминирующей в экосистемных исследованиях, например в рамках Международной биологической программы¹¹. В немалой степени этому способствовало появление трофодинамической концепции экосистемы, сформулированной Р. Линдеманом в 1942 г.¹² и быстро завоевавшей прочную популярность, особенно в англо-американском научном сообществе. Трофодинамика Линдемана связана с учетом соотношения продукции и деструкции в экосистеме. Примечательно, что он ссылается и на работы советских авторов. Похожие представления разрабатывались примерно в то же самое время и другими исследователями¹³.

Представляет специальный интерес выяснение вопроса, как физиологический подход к исследованию жизнедеятельности конкретных организмов привел к обобщениям на уровне целого водоема? Иными словами, как от метаболизма организма осуществился переход к метаболизму водоема? Очевидно, что на пути такого перехода был необходим синтез различных дисциплин. Это определяется тем, что в водоеме одновременно присутствуют разнородные объекты – и живые организмы, и элементы неживой природы.

Нужно с сожалением отметить, что методологическим аспектам истории именно российской продукционной гидробиологии историками науки и самими гидробиологами, как отечественными, так и зарубежными, практически не уделяется внимание, и это довольно устойчивая тенденция (см., например, известные обзоры развития водной

¹⁰ *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.

¹¹ *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.

¹² *Lindeman, R.* The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology // Ecology. 1942. Vol. 23. No. 4. P. 399–418.

¹³ *Juday, C.* The Annual Energy Budget of an Inland Lake // Ecology. 1940. Vol. 21. No. 4. P. 438–450.

экологии¹⁴). Тем более никто не рассматривал историю отечественной водной экологии с позиции междисциплинарного синтеза, который был столь характерен для биологии середины XX в. в целом. На мой взгляд, это может негативно сказаться и на разработке теории функционирования экосистем в сегодняшней экологии, которая находится в поиске путей нового синтеза¹⁵.

Цель работы – проследить аспекты становления одного из важнейших продукционных представлений в отечественной гидробиологии второй четверти XX в., которое заложило основу понимания водоема как целого, а именно биотического баланса. При этом особое внимание будет обращено на проверку гипотезы о том, что продукционные идеи Винберга были в значительной степени обусловлены его первоначальной работой в рамках школы экспериментальной биологии Кольцова.

Происхождение продукционных представлений в биологии

Еще в середине и особенно в последней четверти XIX в. естествоиспытатели задавались вопросом о так называемой «производительности» (англ. *production*, нем. *Produktion*) моря и внутренних водоемов, поскольку для практических целей необходимо было прогнозировать уловы рыб. Речь идет о «производстве» живых организмов, служащих пищей рыбам, и самих рыб¹⁶. В известной пионерской работе немецкого физиолога Виктора Гензена впервые была осуществлена разработка метода количественного учета морского планктона. В дальнейшем количество работ по оценке производительности как отдельных участков моря, так и внутренних водоемов неуклонно возрастало. Сказанное означает, что с самого начала проблема продуктивности носила, скорее, хозяйственный, а не общебиологический характер¹⁷.

Важно отметить, что именно планктон в то время считался основным кормовым объектом рыб: «Богато ли или бедно планктоном озеро [...] вот первый вопрос, который должен быть поставлен прежде всего каждым исследующим продуктивность водоема»¹⁸. Например, считалось, что «планктон вод, то есть общее суммарное содержание

¹⁴ *Elster, H.-J.* History of Limnology // Mitteilungen – Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. 1974. Bd. 20. S. 7–30; *Talling, J. F.* The Developmental History of Inland-Water Science // Freshwater Reviews. 2008. Vol. 1. No. 2. P. 119–141.

¹⁵ *Carpenter, S. R., Armbrust, E. V., Arzberger, P. W. et al.* Accelerate Synthesis in Ecology and Environmental Sciences // BioScience. 2009. Vol. 59. No. 8. P. 699–701.

¹⁶ *Карзинкин Г. Г.* Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат, 1952.

¹⁷ *Elster.* History of Limnology...

¹⁸ *Скориков А. С.* К сведениям о планктоне озера Пестова // Из Никольского рыбобоводного завода. 1904. № 9. С. 47.

возможной рыбной пищи, дает возможность существовать некоторому определенному количеству рыбы»¹⁹.

Уже на этом начальном этапе изучения продуктивности ставился вполне закономерный вопрос о связи между запасами самой рыбы и количеством ее кормовых объектов (планктона). Точнее, важно было дать этой связи количественную оценку. Первая такая попытка была осуществлена в 1908 г. гидрохимиком Арсением Арсеньевичем Лебединцевым (1863–1920), работавшим в лаборатории Никольского рыбноводного завода. Исходя из практических запросов рыбного хозяйства, Лебединцев полагал необходимым изучать кислородный режим озера. Зная, сколько в озере кислорода, можно определить, сколько рыбы можно посадить в озеро и какое ее количество можно оставить там на зиму. При этом он рассматривал водоем как некий индивидуум, что давало возможность анализировать все процессы в нем с позиции целостности. Лебединцев писал: «...весь процесс газового обмена представляет собой как бы процесс дыхания водоема»²⁰. Он уподоблял поверхность водоема «легким», куда как бы притекает венозная кровь (вода, бедная кислородом), а оттекает артериальная (обогащенная кислородом вода). Нужно сказать, что организмоцентрический подход (взгляд на водоем или сообщество как на организм высшего порядка) был весьма популярен в биологии первой четверти XX в.²¹

Тот же автор говорил о необходимости изучения баланса кислорода в озере (важно, что он употребляет термин «баланс»), для чего нужно знать, какова скорость потребления кислорода рыбами²². С этой целью Лебединцев поставил опыты по дыханию рыб. Затем он рассчитал основные слагаемые потребления кислорода в озере, для чего были проведены также опыты по расходу кислорода планктоном и грунтом²³. На основе полученных данных Лебединцев провел оценку рыбных запасов в водоеме (в весовых единицах).

Новаторство Лебединцева состояло в том, что он не ограничивался количественным учетом планктона, как другие исследователи до него, а поставил вопрос о продуктивности водоема с точки зрения полного цикла «*круговорота органического вещества* в данном озере»²⁴ (курсив

¹⁹ Кевдин В. А. Современное рыболовство России. Народно-хозяйственный очерк. М.: Типография «Земля», 1915. С. 112.

²⁰ Лебединцев А. А. Газовый обмен в замкнутых водоемах и его значение для рыбоводства // Из Никольского рыбноводного завода. 1904. № 9. С. 113.

²¹ Гиляров А. М. Соотношение органицизма и редуционизма как основных методологических подходов в экологии // Журнал общей биологии. 1988. Т. 49. № 2. С. 202–217; Golley, F. B. The Ecosystem Concept: A Search for Order // Ecological Research. 1991. Vol. 6. No. 2. P. 129–138.

²² Лебединцев А. А. Предварительные исследования в 1905 году озер Валдайского и Демянского уездов в целях рыбоводства // Вестник рыбопромышленности. 1905. № 4. С. 227–237.

²³ Лебединцев А. А. Попытка определить запасы рыбы в озере по его кислородному балансу // Из Никольского рыбноводного завода. 1908. № 11. С. 81–111.

²⁴ Там же. С. 4.

мой. — А. Р.). Лебединцев был первым, кто сделал шаг от простого учета организмов к количественным оценкам, базирующимся на понимании баланса веществ в водоеме как едином целом. При этом поглощение кислорода он посчитал важнейшим элементом этого баланса, для изучения которого были необходимы данные по дыханию организмов, а значит, постановка физиологических экспериментов. К сожалению, подход Лебединцева не получил продолжения и водоемы в 1910–1920-е гг. анализировались почти исключительно с позиции наличия в них запасов кормовых организмов.

«Кольцовское начало»

Интерес Кольцова к физико-химическим и физиологическим аспектам биологии проявился еще в сравнительно молодом возрасте. Начав свою деятельность с классической для зоологии того времени сравнительной анатомии, Николай Константинович после окончания в 1894 г. Московского университета заинтересовывается цитологией²⁵. Практически сразу же он пришел к мысли о необходимости изучения процессов формообразования в живых организмах и деления клетки экспериментальным путем. В результате своих исследований он сделал вывод о наличии в клетке особых структур, поддерживающих ее форму, и программой работы Кольцова стало экспериментальное изучение формы клетки в зависимости от воздействий различных соединений. Кольцов много экспериментировал с одноклеточными организмами: в 1910 г. проводил опыты по влиянию на них осмотического давления и ионного состава раствора, в 1915 г. занимался изучением влияния pH на фагоцитоз у инфузорий²⁶.

В созданной им в 1913 г. биологической лаборатории Московского городского народного университета им. А. Л. Шанявского ученики Николая Константиновича усиленно занимались изучением физиологических реакций организмов на воздействия факторов неорганической природы²⁷. Программа исследований, предусмотренная Кольцовым, включала главным образом экспериментальное изучение влияния ионов на клетки и целые организмы, их движение и изменчивость. Рассматривался и широкий круг других факторов. В частности, А. С. Серебровский, впоследствии широко известный генетик, опубликовал работы о влиянии температуры на набухание семян растений и скорость размножения инфузорий. В результате проведенных исследований он сделал неординарный вывод о том, что температура

²⁵ Раменский. Николай Кольцов...; Юрченко Н. Н., Трапезов О. В., Захаров И. К. Николай Константинович Кольцов — автор идеи матричного синтеза и основатель экспериментальной биологии в России // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012. Т. 16. № 2. С. 310–320.

²⁶ См.: Озернюк. Научная школа Н. К. Кольцова...

²⁷ Фандо Р. А. Университет им. А. Л. Шанявского на фоне смены эпох. М.: Акварель, 2018.

влияет на скорость биологических процессов за счет изменения текучести цитоплазмы клетки²⁸.

По поручению Кольцова, которого в какой-то момент особенно увлекло влияние pH на жизнедеятельность одноклеточных, изучением этого фактора был занят Сергей Николаевич Скадовский. Сначала (в 1915 г.) Скадовский совместно с Кольцовым изучает влияние pH на образование пищеварительных вакуолей определенного вида инфузории. С 1917 г. он руководил отделом физико-химической биологии в Институте экспериментальной биологии, созданным и возглавлявшимся Кольцовым. В числе тем, разрабатывавшихся сотрудниками института под руководством Сергея Николаевича, были вопросы выживаемости гидробионтов в растворах различного ионного состава, влияния pH на соотношение полов в популяциях и т. д.²⁹

С начала 1920-х гг. Скадовский обратился к изучению взаимосвязи режима pH в водоеме и биологических процессов в нем. Исходя из популярной идеи о водоеме как сверхорганизме, в 1923 г. он наметил программу изучения «физиологии водоема как целого» и предложил новый термин «гидрофизиология» для обозначения этого направления. Переход Скадовского от экспериментов с организмами к изучению процессов в водоеме, как считается, был связан в какой-то мере с влиянием крупного гидробиолога С. А. Зернова, на кафедре которого в Московском сельскохозяйственном институте (Сельскохозяйственной академии имени К. А. Тимирязева) Сергей Николаевич работал с 1915 по 1924 г.³⁰ Однако сам Скадовский считал по-другому, отмечая что

нашему первому знакомству с этой наукой (гидробиологией. – А. Р.), с ее основными методами исследования, мы обязаны Николаю Васильевичу Воронкову³¹, заведующему станцией на Глубоком озере³².

Примечательно, что Скадовский занимался гидробиологическими исследованиями (вне связи с физиологией) с самого начала своей научной карьеры. Например, он изучал видовой состав планктона реки Москвы, сравнивая население прибрежья и открытой воды³³.

Скадовский так обосновывает выбор pH как основного фактора для изучения биологических процессов в водоеме:

²⁸ Там же.

²⁹ *Озернюк*. Научная школа Н. К. Кольцова...

³⁰ Там же.

³¹ Воронков Николай Васильевич (1880–1920) — планктонолог (специалист по коловраткам); в 1905–1913 гг. заведовал гидробиологической станцией на озере Глубоком под Москвой (о нем см. на сайте МГУ: <http://letopis.msu.ru/peoples/905>).

³² *Скадовский С. Н.* Москворецкая Звенигородская биологическая станция // Ученые записки Московского городского университета им. А. Л. Шанявского. 1915. Т. 1. Вып. 2. С. 240.

³³ *Фандо*. Университет им. А. Л. Шанявского...

Принимая во внимание, что по современным воззрениям постоянство активной реакции среды является одним из важнейших условий для нормального течения биохимических процессов, следует признать, что пресные воды с этой общей физико-химической точки зрения являются средой, неблагоприятной для осуществления жизненных процессов. Вместе с тем естественно было предположить у пресноводных организмов существование по отношению к изменению активной реакции известной резистентности, выраженной в большей или меньшей степени ³⁴.

Кроме того, было очевидно, что благодаря широкому разбросу значений водородного показателя, наблюдающихся в водоемах, открываются большие перспективы для изучения адаптаций и изменчивости организмов в зависимости от реакции среды.

Скадовский на основанной им еще в 1910 г. Звенигородской биостанции работал вместе с гидробиологами А. Л. Брюхатовой, В. Г. Савичем, В. И. Олифан, А. О. Таусон, а также Винбергом, одним из своих непосредственных учеников. Итогом их совместной работы по изучению влияния pH , ионного и газового состава воды водоемов разных типов (с широким диапазоном показателей химического состава) на видовой состав, пространственное распределение, временную динамику и миграции гидробионтов стал вышедший в 1928 г. сборник «Применение методов физической химии к изучению пресных вод», посвященный «глубокоуважаемому и дорогому учителю Николаю Константиновичу Кольцову». В этом сборнике была опубликована первая научная работа Винберга ³⁵, в которой автор анализировал зависимость качественного и количественного развития планктона от физико-химических особенностей воды.

Главным выводом работ гидрофизиологической школы Скадовского на конец 1920-х гг. стало представление о закономерной связи физико-химической характеристики водоема и состава в нем планктонных организмов. Скадовский писал:

Мы сознательно ограничили наши гидробиологические исследования главным образом изучением биологии планктонических организмов, организмов свободной воды, так как именно по отношению к этим организмам анализ внешних физико-химических факторов может быть проведен с достаточной полнотой ³⁶.

При этом pH , в начале исследований рассматривавшийся просто как фактор среды, оказался важным показателем соотношения интенсивности

³⁴ Скадовский С. Н. О влиянии внешних физико-химических факторов на обмен веществ у красных личинок хирономус // Бюллетень МОИП. Отдел экспериментальной биологии. 1924. Т. 32. С. 3–4.

³⁵ Винберг Г. Г. Планктонологические и физико-химические исследования Попова пруда // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод / Ред. С. Н. Скадовский. М.: Изд-во Государственного института народного здравоохранения, 1928. С. 352–365.

³⁶ Скадовский С. Н. Активная реакция среды в пресных водоемах и ее биологическое значение // Применение методов физической химии... С. 64.

ассимиляционных и диссимиляционных процессов в водоеме³⁷. Скадовский по результатам многочисленных работ его коллектива обратил внимание на случаи так называемого «подщелочения» воды в прудах и озерах под влиянием фотосинтетической активности фитопланктона и на то, что это подщелачивание связано с увеличением содержания кислорода в воде. Он писал: «В зависимости от интенсивности и соотношения между процессами ассимиляции и дыхания (в водоеме. – А. Р.) устанавливается то или иное распределение рН»³⁸. Отсюда: «... показатель рН в водоеме является важнейшим и характерным признаком для суждения о типе водоема, о его физиологическом типе в особенности»³⁹.

Прямой заслугой Скадовского, на мой взгляд, является то, что он обратил внимание на соотношение процессов усвоения («ассимиляции») и разрушения («дыхания») органических веществ. Это соотношение через фотосинтез фитопланктона влияет на режим рН и других химических показателей. В результате на основе динамики величин водородного показателя оказывается возможным судить о жизнедеятельности водоема в целом. Отметим, что при этом видовой состав организмов как бы отодвигается на задний план, а на переднем плане выступают общие физиологические процессы.

Видимо, эти выводы дали возможность Скадовскому в последующих работах перейти к использованию интенсивности обмена организмов в качестве критерия для сравнения озер, которые эти организмы населяют:

Чтобы получить общую единицу для сравнения (озер. – А. Р.), я сделал попытку выяснить для каждого озера количество кислорода, потребляемого всей совокупностью зоопланктона (коловратки и ракообразные) в 1 м³ в течение часа⁴⁰.

Скадовский обосновывает свой выбор показателя:

Установление количественных данных по планктону с указанием общего количества особей не дает ясного представления о ресурсах питательного материала, распределенного в толще воды, так как потребность в пище у различных зоопланктеров весьма различна [...] Универсальным общим показателем интенсивности обмена, а следовательно, и потребности в пище, служит потребление кислорода⁴¹.

Примечательно, что в этой же работе он выразил биомассу через скорость потребления кислорода, а не в форме общепринятых единиц

³⁷ Олифан В. И. Биология планктона и физико-химический режим Гигеревского пруда // Применение методов физической химии... С. 288–345.

³⁸ Скадовский. Активная реакция среды в пресных водоемах... С. 54.

³⁹ Там же. С. 55.

⁴⁰ Скадовский С. Н. Общее заключение (серия работ «Биология планктона и физико-химический режим Петровских озер Оршанского торфяника Московской области») // Зоологический журнал. 1933. Т. 12. Вып. 3. С. 96.

⁴¹ Там же. С. 106.

массы. Хотя Скадовский и не говорил это прямо, но из текста можно понять, что он считал именно биомассу зоопланктона показателем общей продуктивности водоема.

По мнению Скадовского, в проникновении методов физической химии в гидробиологические исследования заложена основа прочной связи между гидробиологией и общей физиологией⁴². Таким образом, он своей программой работ по изучению влияния активной реакции среды на организмы и режима pH в водоемах действительно наметил основы синтеза гидробиологии и физиологии. Он же пришел к выводу о необходимости учета обмена организмов для общей характеристики биологических процессов в водоеме. Такие выводы мог обеспечить только экспериментальный стиль мышления. Стоит вспомнить, что Лебединцев, пришедший за четверть века до Скадовского к сходным выводам о важности изучения кислородного режима, был гидрохимиком, т. е. также представителем экспериментального, лабораторного направления.

Направление Скадовского в гидробиологии зародилось и успешно развилось в рамках экспериментальной школы Кольцова. Но если самого Кольцова интересовали физиологические реакции организмов и биохимические процессы в клетках в зависимости от условий среды, то Скадовский, имевший опыт и сугубо гидробиологической работы, перенес акцент с отдельных организмов на водоемы в целом:

Поднятая им (Кольцовым. – А. Р.) проблема зависимости биологических процессов от реакции среды стала главной в исследованиях лаборатории физико-химической биологии Института экспериментальной биологии – ею заведовал С. Н. Скадовский. Итогом многолетней работы был том трудов под редакцией С. Н. Скадовского «Применение методов физической химии к изучению пресных вод» – важное подтверждение того, что физико-химическое направление Н. К. Кольцова получило продолжение в делах его учеников и сотрудников⁴³.

Опираясь на, казалось бы, частный физиологический вопрос зависимости жизнедеятельности организмов от pH , Сергей Николаевич сделал интенсивность обмена организмов мерой их участия в использовании пищевого материала в водоеме и одновременно обобщенным показателем для сравнения водоемов разных типов. По мнению Винберга, работы по типологии водоемов (в частности исследования коллектива Скадовского) «укрепили представление о водоеме как системе взаимозависимых явлений»⁴⁴.

Можно сказать, что работы Скадовского и его сотрудников положили начало планомерному применению экспериментальных физиологических методов для решения общих вопросов взаимоотношения

⁴² Скадовский. Активная реакция среды в пресных водоемах...

⁴³ Винберг. Кольцовское начало... С. 265.

⁴⁴ Винберг Г. Г. Гидробиология // История биологии с начала XX века до наших дней / Ред. Л. Я. Бляхер. М.: Наука, 1975. С. 241.

организмов и среды в водоеме. Это было бы невозможно без установок Кольцова на исследование коллоидных явлений и осмоса в клетке для объяснения общебиологических явлений (например фагоцитоза).

Г. Г. Винберг и идея Л. Л. Россолимо о балансовом подходе к изучению озер

На период наиболее активной работы гидрофизиологической школы Скадовского приходятся и первые исследования Винберга⁴⁵. Его ученики считали, что во время работы у Скадовского произошло «окончательное формирование научных интересов Георгия Георгиевича», так как «именно в этот период определилось основное научное направление его дальнейшей работы, соединившее в себе эколого-физиологические и гидробиологические исследования»⁴⁶.

Помимо уже упомянутого изучения пруда Винберг вместе со Скадовским и другим молодым гидробиологом А. П. Щербаковым принял участие в обследовании группы озер Тверской губернии⁴⁷. Это было частью программы Скадовского по разработке типологии водоемов на основе единства химического режима и биологических процессов. Винберг также обрабатывал данные по изменчивости двух видов планктонных ракообразных в связи с условиями среды. Занимался он и физиологическими экспериментами: в 1929 г. исследовал влияние комбинаций ионов на выживаемость некоторых одноклеточных. В 1930–1932 гг. Георгий Георгиевич участвует в экспедициях по обследованию водоемов-охладителей. Гидробиологический отряд этих экспедиций, нацеленных на выяснение условий размножения и развития малярийного комара, возглавляла ученица Скадовского Олифан. В частности, была поставлена отдельная задача изучения влияния температуры на состав и сезонную динамику планктона.

В начале 1930-х гг. Винберг был также близок к деятельности лимнологической станции в подмосковном Косине, которой руководил Россолимо. Тот рассматривал озеро как накопитель воды и органических веществ в ландшафтах⁴⁸. Все качества водоема, производные от замедленности стока, определяются характером его водного баланса. По Россолимо, процесс фотосинтеза достигает в озерах большой интенсивности и приводит к интенсивному накоплению в них органического вещества и энергии. Конечными продуктами такого накопления являются специфические озерные илы – сапропели, а промежуточными – хозяйственно ценное растительное и животное сырье. Поэтому в интересах решения прикладных задач исследование водоема

⁴⁵ *Озернюк*. Научная школа Н. К. Кольцова...

⁴⁶ *Сушеня, Ляхнович, Петрович, Остапеня, Ковалевская*. Георгий Георгиевич Винберг... С. 109–110.

⁴⁷ *Гиляров А. М.* Феномен Винберга // *Природа*. 2005. № 12. С. 47–60.

⁴⁸ *Россолимо Л. Л.* Задачи и установки лимнологии как науки // *Труды Лимнологической станции в Косине*. 1934. Вып. 17. С. 5–19.

должно идти по линии изучения баланса веществ и энергии в водоеме, который является производным от водного баланса. Россолимо указывал: «...каждая биологическая группировка должна рассматриваться в своем качественном и количественном участии в балансе органического вещества и связанной с ним энергии»⁴⁹. Проблема биологической продуктивности, по его мнению, должна решаться «в аспекте всей динамики органического вещества в водоеме»⁵⁰. Существенно, что Россолимо придал не только лимнологии, но и проблеме биологической продуктивности теоретическую основу: «...балансовый подход сообщил старой проблеме биологической продуктивности совершенно новое содержание»⁵¹. До работы Россолимо в этом вопросе в 1920-е гг. господствовали утилитарные взгляды: продуктивность водоема связывали в основном с продуктивностью бентоса, служащего кормом для рыб.

Все сотрудники Россолимо получили для разработки темы, связанные с различными аспектами изучения баланса органических веществ в водоеме. Я не буду на них останавливаться, а возвращусь к научной деятельности Винберга, содержание которой несколько изменилось под влиянием балансового подхода Россолимо. В 1932 г. в результате опытов на одном из озер близ Косина Георгий Георгиевич разработал широко известный метод «темных и светлых склянок» (или скляночный метод в кислородной модификации⁵²), сущность которого описана в соответствующих руководствах⁵³. Этот метод позволял определять интенсивность новообразования органических веществ в результате фотосинтеза фитопланктона по количеству кислорода, выделяющегося в воде озера, заключенной в склянки. Одновременно регистрируется и интенсивность дыхания планктона. Идея, связывающая кислород и продуктивность водоема, очевидна и иллюстрируется простыми стехиометрическими отношениями, существующими между кислородом и органическим веществом в уравнениях фотосинтеза и дыхания. А именно при потреблении / выделении определенного количества кислорода образуется / разрушается строго определенное количество органических соединений, чему соответствует эквивалентное количество энергии. В известной статье, посвященной описанию метода, Винберг подчеркивает, что в водоеме существуют только две группы процессов, связанные с превращениями органических веществ («органического баланса водоемов»): «...процессы,

⁴⁹ Там же. С. 14.

⁵⁰ Там же. С. 15. Нужно оговориться, что предлагаемый Россолимо подход по самой своей сущности применим только к озерам и другим водным объектам с замедленным водообменом (водохранилища, пруды), но не к рекам.

⁵¹ *Полищук Л. В.* Динамические характеристики популяций планктонных животных. М.: Наука, 1986. С. 13.

⁵² *Алимов, Богатов, Голубков.* Продукционная гидробиология...

⁵³ *Винберг Г. Г.* Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во Академии наук БССР, 1960.

приводящие к увеличению общего запаса органических соединений и [...] приводящие к уменьшению его»⁵⁴. По его мнению, фотосинтез в первом приближении является главным процессом, приводящим к накоплению органических веществ в водоеме. Поскольку это так, то для измерения интенсивности фотосинтеза можно воспользоваться известными методами физиологии растений, адаптировав их для работы на водоемах⁵⁵. Известно, что в 1910–1920-е гг. многими европейскими учеными (главным образом на морях) использовались сходные приемы. Более того, идея пересчета количества выделяющегося кислорода в массу продуцируемого органического вещества также была достаточно известной. Но Винберг на тот момент знал только о работе А. Пюттера⁵⁶. Поэтому впоследствии Георгий Георгиевич справедливо считал, что у этого метода нет авторов, а своим новаторством он полагал то, что впервые использовал данные по скорости фотосинтеза для расчета годовой продукции водоема. Кстати, Винберг высказывался против отдельных попыток называть скляночный метод «методом Винберга»⁵⁷.

С. К. Осипов подмечает очень важный момент, полагая, что работы Винберга являются первой попыткой практически измерить динамику органического вещества⁵⁸. Винберг не просто разработал способ определения продукции (ведь это определяли и до него), а предложил определенные теоретические установки в контексте динамики органических веществ. Подход Винберга открывает перспективы изучения круговорота органического вещества, так как акцентирует внимание на источнике первичных пищевых органических веществ («первопищи») в водоеме — фотосинтезе⁵⁹. Кроме того, Винберг говорил о строго определенном количестве энергии, затрачиваемом в ходе процесса образования продуктов фотосинтеза и выделяемом при окислении их (3,3–3,5 калории в расчете на 1 мг выделенного O₂), что дает возможность проводить на основе измерений скоростей этих процессов энергетические расчеты.

В результате применения метода на водоемах разных типов Винберг пришел к фундаментальному выводу о том, что интенсивность фотосинтеза напрямую не связана с таксономическим составом фитопланктона,

⁵⁴ Винберг Г. Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение 1 // Труды Лимнологической станции в Косине. 1934. Т. 18. С. 5.

⁵⁵ Винберг. Первичная продукция водоемов...

⁵⁶ Pütter, A. Der Umfang der Kohlensäurereduktion durch die Planktonalgen // Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. 1924. Bd. 205. P. 293–312.

⁵⁷ Винберг. Первичная продукция водоемов...

⁵⁸ Осипов С. К. Наблюдения над интенсивностью фотосинтеза и дыхания в водной массе озера // Бюллетень МОИП. Отделение биологическое. 1939. Т. 48. Вып. 2–3. С. 115–123.

⁵⁹ Отмечу, что другой источник веществ, поступающих в водоемы (терригенный материал), не всегда содержит готовый пищевой материал для гидробионтов.

а зависит от физико-химических условий водоема и является наиболее важным показателем общей продукционной способности водоема⁶⁰. Не количество организмов, а именно интенсивность их жизнедеятельности, по Винбергу, служит мерой продуктивности. Причем на первом месте оказываются процессы, происходящие в толще воды в сообществах планктонных организмов.

Таким образом, Винберг конкретизировал положения Россолимо о балансе применительно к продуктивности, разработав основы программы ее изучения в озерах. Если Россолимо говорил только об общей динамике органических веществ, основанной на водном балансе, то Винберг рассматривал эту динамику как включающую два взаимно противоположных процесса — новообразования (продукции) и разрушения (деструкции) органических соединений. Он ввел термин «деструкция» для обозначения «суммарной величины потребления энергии населением водоема»⁶¹, причем считал ее «мерилом использования первичной продукции»⁶².

В этих умозаключениях Винберга, на мой взгляд, отчетливо проявляется основная идея исследовательской программы Скадовского. Как раз соотношение процессов продукции и деструкции в аспекте всего физико-химического режима водоема было в центре внимания Скадовского. Но у Скадовского универсальным параметром сравнения озер выступил суммарный уровень обмена зоопланктона, тогда как у Винберга — интенсивность фотосинтеза (впрочем, с учетом дыхания). Однако очевидно, что и у того, и у другого обобщенные показатели жизнедеятельности планктонного сообщества характеризуют продукционные ресурсы водоема («ресурсы питательного материала» по Скадовскому).

От продукции к деструкции

Гидробиологи увидели в количественном изучении обмена веществ возможности для понимания всей системы связей, существующей между организмами в водоеме. Как уже было сказано, к осознанию необходимости исследования обмена веществ гидробионтов еще в 1933 г. вплотную подошел Скадовский. По мнению А. П. Щербакова, изучение обмена организмов даст возможность «поставить более конкретно вопрос о взаимной зависимости между разными организмами — вопрос, который пока разрешается почти исключительно на основании соображений об их относительной численности»⁶³. Установка на изучение интенсивности обмена хорошо вписывалась и

⁶⁰ Винберг Г. Г. Некоторые общие вопросы продуктивности озер // Зоологический журнал. 1936. Т. 15. Вып. 4. С. 587–602.

⁶¹ Там же. С. 591.

⁶² Там же.

⁶³ Щербаков А. П. О поглощении кислорода некоторыми планктонными ракообразными // Труды Лимнологической станции в Косине. 1935. Т. 19. С. 68.

в популярную на рубеже 1920–1930-х гг. тему кислородного и шире газового режима водоемов⁶⁴.

Работы самого Винберга в отношении дыхания («деструкции») были весьма обширны и многочисленны. В статье, посвященной обмену донных организмов⁶⁵, Георгий Георгиевич проводит четкую мысль, что изучение дыхания необходимо для понимания баланса вещества и энергии в водоеме. Винберг не только рассматривает количественные закономерности скорости поглощения кислорода в зависимости от температуры и размеров, но и говорит о необходимости изучения тонких физиологических механизмов (например феномена экстрадыхания). Анализ упомянутых работ выходит за рамки настоящего исследования. Можно лишь сказать о важном выводе, который был сделан Винбергом в результате этих чисто физиологических экспериментов. Он указал на то, что необходимо суметь количественно выразить участие («функциональное значение») группы организмов в общем круговороте веществ в водоеме. Этот аспект важен, потому что

легко понять, что общие условия водоема, ограничивающие продукцию, действуют не на продукцию отдельных видов, а именно на такие функционально объединенные группы видов⁶⁶.

Не имея возможности проанализировать работы многих других гидробиологов, следует все же упомянуть исследования В. С. Ивлева и Г. С. Карзинкина⁶⁷. Ивлев рассматривал с энергетических позиций вопрос о степени использования потребленной пищи на рост и предложил ряд коэффициентов, связывающих ассимиляцию, дыхание и выделение организмов. Карзинкин (в том числе совместно с Ивлевым) установил некоторые общие зависимости между рыбной продуктивностью и продуктивностью фитопланктона. Микробиолог С. И. Кузнецов провел целую серию работ по выяснению роли потребления кислорода бактериями в газовом режиме водоема. Продолжались и эколого-физиологические исследования школы Скадовского.

В 1930-е гг. были также выполнены исследования по так называемой калорической оценке органического вещества, содержащегося в живых организмах и в растворенном состоянии в воде. В качестве единицы энергосодержания биомассы живых организмов была предложена калория⁶⁸. Авторы подчеркивали, что определение калорийности массы тела планктонных и бентосных организмов позволяет

⁶⁴ Винберг. Первичная продукция водоемов...

⁶⁵ Винберг Г. Г. Физиологические и экологические особенности представителей донной фауны. Сообщение 1 // Зоологический журнал. 1939. Т. 17. Вып. 5. С. 842–847.

⁶⁶ Винберг. Некоторые общие вопросы... С. 596.

⁶⁷ Карзинкин. Основы биологической продуктивности водоемов...; Винберг. Первичная продукция водоемов...

⁶⁸ Винберг Г., Ивлев В., Платова Т., Россолимо Л. Методика определения органического вещества и опыт калорической оценки кормовых запасов водоема // Труды Лимнологической станции в Косине. 1934. Т. 18. С. 25–39.

перейти к энергетическому балансу водоема и получить единообразные для сравнения величины биомассы в отношении разных объектов. Ранее для характеристики питательной ценности организмов гидробиологи использовали так называемые таблицы кормовых эквивалентов: питательность одной группы организмов для рыб оценивали по другим группам, исходя из химического состава тела⁶⁹. Излишне говорить, что эти эквиваленты имели лишь рыбохозяйственное значение.

Также была окончательно установлена величина оксикалорийного коэффициента, позволявшего переходить от потребления / выделения кислорода организмами к выделению / поглощению энергии в ходе их жизнедеятельности. Замечательно, что независимо от таксономической принадлежности организма величина оксикалорийного коэффициента составляет строго 3,3–3,4 калории на 1 мг поглощенного / выделенного кислорода, колеблясь во втором знаке⁷⁰.

В результате всех этих исследований к концу 1930-х гг. появились данные для вычисления элементов баланса вещества и энергии (продукции и деструкции в разных сообществах организмов) для конкретных водоемов, полученные на твердой физиологической основе.

Биотический баланс водоемов – синтез Г. Г. Винберга

К 1940 г. Винберг обобщает результаты исследований по количественным закономерностям обмена организмов и первичной продукции разных водоемов⁷¹. Он вводит термин «биотический баланс» и впервые составляет такой баланс для конкретного водоема⁷² – озера Черного в Косине⁷³. Впервые озеро можно рассматривать с позиции количественной оценки всей совокупности связей, которые существуют между сообществами организмов, играющих за счет

⁶⁹ Чугунов Н. Л. Опыт количественного исследования продуктивности фауны в Северном Каспии и типичных водоемах дельты реки Волги // Труды Астраханской ихтиологической лаборатории. 1923. Т. 5. Вып. 1. С. 107–192.

⁷⁰ Ивлев В. С. Метод определения калорийности гидробиологических проб // Научно-методические записки Главного управления по заповедникам. 1939. Вып. 5. С. 65–72.

⁷¹ Представления о биотическом балансе водоема составили основу докторской диссертации Винберга (*Винберг Г. Г. Биотический баланс вещества и энергии озер: дис. ... д-ра биол. наук. Борок, 1946*), датированной 1946 г., но подготовленной в конце 1930-х гг. (об этом см.: *Гиляров. Феномен Винберга...*). Она не была опубликована. В далее цитируемой статье 1948 г. приведен пример расчетов и рассуждений относительно баланса одного конкретного водоема.

⁷² Интересно отметить, что в отечественной продукционной литературе до сих пор часто ошибочно указывается, что впервые биотический баланс составлен Винбергом в 1970 г. для белорусского озера Дривяты в рамках Международной биологической программы (*Алимов, Богатов, Голубков. Продукционная гидробиология...*).

⁷³ *Винберг Г. Г. Биотический баланс Черного озера // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1948. Т. 53. Вып. 3. С. 11–19.*

физиологических функций особой определенную функциональную роль в потоках энергии. Под понятием «биотический баланс» Винберг подразумевал «количественное итоговое выражение совокупности процессов созидания и разрушения органических соединений»⁷⁴. То есть понятия «биотический баланс» (термин Винберга) и баланс органических веществ в целом (идея Россолимо) не равнозначны.

Он подчеркивал, что впервые составляет баланс не только для водной массы водоема, как в своих предыдущих работах, но и для озера в целом. По результатам наблюдений и расчетов Винбергом получены величины следующих элементов баланса: первичная продукция и деструкция планктона, на основе которых рассчитана чистая продукция планктона, продукция макрофитов, продукция донных водорослей, деструкция (суммарное потребление кислорода) донными животными и ее доля от чистой продукции планктона, объем зимнего потребления кислорода во время ледостава и его доля от чистой продукции планктона.

В выводах, которые сделал Винберг при сопоставлении значений этих элементов друг с другом, отмечается

исключительно интенсивный метаболизм водной массы, резкое преобладание продукции планктона над продукцией макрофитов и резко выраженный положительный биотический баланс озера в целом⁷⁵.

Как следует из анализа опубликованных работ Винберга, к идее биотического баланса он пришел не позже 1939 г.⁷⁶ (т. е. за несколько лет до трофодинамической идеи Линдемана). Еще в довоенное время вышел ряд работ, рассматривавших практически все элементы биотического баланса озер и содержащих выводы о соотношении продукции и деструкции и итоговом балансе водоема. Одна из них была выполнена под руководством Винберга студентом МГУ, впоследствии известным ихтиологом Э. А. Бервальдом⁷⁷. В работе Бервальда учтена не только продукция фитопланктона, но и макрофиты, а также различные пути поглощения кислорода донными отложениями (как химические, так и микробиологические). Им впервые рассчитана чистая (т. е. с учетом трат на дыхание) продукция водоема. В заключение Бервальд дает схему круговорота органических веществ в водоеме. Примерно в таком же стиле выполнена работа Осипова, находившегося под влиянием идей Винберга⁷⁸.

⁷⁴ Там же. С. 11.

⁷⁵ Там же. С. 9.

⁷⁶ В уже цитированной статье 1939 г. об обмене донных животных Винберг ссылается на работу «Баланс органических веществ в озерах», находящуюся в печати, без указания издания.

⁷⁷ *Бервальд Э. А.* Опыт изучения превращения органического вещества в пресноводных водоемах (озеро Пиявочное, Вышневолоцкого района) // Сборник научных студенческих работ. М.: МГУ, 1939. Вып. 6: Биология. С. 145–166.

⁷⁸ *Осипов.* Наблюдения над интенсивностью...

Именно примененная Винбергом схема вычисления биотического баланса водоема широко вошла в практику гидробиологических исследований и используется по сей день, и сегодня гидробиологи рассчитывают те же элементы энергетического баланса, которые предложил Винберг в работе 1948 г.

Вычисление разных элементов баланса позволило проводить их сопоставление друг с другом (особенно с первичной продукцией), что позволяет выразить количественно долю участия каждой группы организмов в потреблении первичной пищи, т. е. в общем круговороте веществ. Вывод об итоге баланса дает возможность характеризовать водоем либо как накопитель (положительный баланс), либо как деструктор (отрицательный баланс) поступивших в него извне веществ. Такая характеристика баланса водоема имеет принципиальное значение для разработки проблемы лимитирования экосистемы биогенными элементами и прогноза ее динамики (например с точки зрения накопления донных отложений).

Таким образом, объединив данные гидробиологии, экологии, физиологии растений и животных, гидрохимии, гидрологии и физической химии, Винберг представил водоем как единое целое, связанное общим потоком органических веществ и энергии, начинающимся с фотосинтеза.

Специфические черты балансовых представлений в гидробиологии как представлений экосистемных

Как я уже отмечала, биотический баланс рассматривается мной как одно из первых синтетических (системных) представлений о водоеме с продукционных позиций. Именно в идее биотического баланса оказался воплощен переход от физиологических функций организмов к функционированию экосистемы (впрочем, без упоминания этого термина в те годы). Я попытаюсь наметить существенные черты синтеза в гидробиологии, нашедшие отражение в идее биотического баланса.

Я хотела бы еще раз подчеркнуть, что речь не идет об истории всей продукционной гидробиологии, как не идет речь и о полной истории формирования понятия «биотический баланс». Я поставила своей задачей лишь рассмотрение идей Винберга о продуктивности водоемов с самого начала его научной деятельности и до публикации оформленных представлений о биотическом балансе водоема в 1948 г.

При избранном мной подходе «с позиции Винберга» неизбежно приходилось оставлять в стороне работы других исследователей того же периода, упоминая их лишь вкратце по мере необходимости. Однако, как мне кажется, это не является каким-либо упрощением действительности. Если просмотреть список литературы к работе Винберга по биотическому балансу 1948 г., то в нем можно увидеть ссылки в основном на его собственные работы (кроме двух статей других

авторов, не являющихся основополагающими для темы исследования). Это позволяет считать, что идеи и подходы к расчету элементов баланса формировались у Винберга действительно под влиянием в основном его собственных работ, которые не имели полных аналогов ни в стране, ни в мире, и были новаторскими ⁷⁹.

Первая и основная черта балансового синтеза — это таксономическое «обезличивание» водных организмов, которые с позиции продукционного гидробиолога рассматриваются не как представители определенных систематических групп, а как организмы, выполняющие ту или иную функциональную роль в общем круговороте веществ и энергии. Вторая, не менее важная черта, вытекающая из первой, — это количественный учет жизнедеятельности гидробионтов методами, позаимствованными из арсенала физиологии. Эти методы сводятся главным образом к изучению двух взаимно противоположных процессов — потребления и выделения кислорода и соответствующих энергетических потоков. Переход на позиции круговорота энергии ⁸⁰ практически автоматически означал примат солнечной энергии перед всеми другими источниками органических веществ в водоеме. Между прочим, понятие «баланс веществ», как его сформулировал Россолимо, в смысле общей динамики органических веществ, в таком случае теряло свое значение. Это привело в дальнейшем к пренебрежению вкладом аллохтонных органических веществ и, как следствие, недоучету роли бактерий, для которых первые часто служат субстратом. Поэтому в отечественной традиции в какой-то мере произошел отход от господствовавшей в 1920-е гг. традиции региональной лимнологии. Отход этот проявился в том, что озеро в гидробиологии неявно начало рассматриваться само по себе, вне связи с характером водосбора ⁸¹. Рассмотрение этого аспекта не входит в задачи настоящей работы.

Следует подчеркнуть, что за счет балансового синтеза в гидробиологии произошла смена парадигм — переход от биоценотического образа мышления к экосистемному: важны не сообщества организмов сами по себе, а такие группировки, которые одинаковым образом участвуют в круговороте веществ и энергии в водоеме. Более того, осуществился переход от системы взглядов «среда — организм» к системе «организм — среда» ⁸². С этой точки зрения организм больше не мо-

⁷⁹ Однако стоит заметить, что Винберг, конечно же, знал о работах по «бюджету» озер зарубежных авторов (например, опубликованные энергетические расчеты Ч. Джудея: *Juday. The Annual Energy Budget...*) и подробно анализирует их в докторской диссертации 1946 г. Бюджет этих авторов в какой-то мере аналогичен «нашему» балансу.

⁸⁰ *Talling. The Developmental History...*

⁸¹ Сказанное, конечно, не означает, что не проводились чисто лимнологические исследования, направленные на выяснение закономерностей эвтрофирования с позиции «водоем — водосбор». Речь идет о характере именно гидробиологических исследований.

⁸² *Винберг Г. Г. Первичная продукция планктона // Журнал общей биологии. 1956. Т. 17. № 5. С. 364–376.*

жет рассматриваться как пассивный элемент, находящийся под прямым влиянием факторов среды, он сам выступает активным агентом среды, меняющим ее. Это открывало пути для количественной оценки участия групп организмов в общем круговороте веществ и энергии в водоеме.

Важно и то, что состоявшийся в гидробиологии балансовый синтез — это не объединение представлений о различных сторонах связи водоема и организма, а применение метаболического подхода к водоему в целом. Водоем, действительно, уподобляется сверхорганизму, но не в том смысле, как это представляли себе биологи первой четверти XX в., которые лишь пользовались удобной аналогией. В физико-химическом режиме водоема, очевидно связанного с жизнедеятельностью гидробионтов, оказалась отражена общая динамика органического вещества. И заслуга первоначальной разработки этих представлений принадлежит, на мой взгляд, школе гидрофизиологии Скадовского.

Правомерно ли говорить о «кольцовском начале» в творчестве Георгия Георгиевича и отсюда считать серьезной роль исследовательских установок Кольцова в развитии продукционной ветви гидробиологии? Я полагаю, что да. Однако, разумеется, нельзя считать, что влияние Кольцова было прямым и непосредственным. Скорее всего, можно говорить о влиянии общебиологического стиля мышления Кольцова, его стремления исследовать разные явления (от изменчивости организмов до фагоцитоза) с помощью общего подхода — комбинации (синтеза) методов физиологии, цитологии, и физической химии. Сам Винберг отмечал, что подход Кольцова

предусматривал всестороннее изучение биологических явлений с применением всего арсенала экспериментальных методов [...] Стремление к синтезу знаний, накапливаемых разными биологическими дисциплинами, пронизывало всю деятельность Кольцова⁸³.

Если бы у Николая Константиновича не было интереса к функционированию клетки в зависимости от внешних условий, которое возможно исследовать только экспериментальным путем, то не было бы и школы Скадовского, выходцем из которой является Винберг. По мнению коллектива учеников Винберга, «в его деятельности отразились лучшие традиции советской экспериментальной биологии, зная которой было высоко поднято еще в начале 20-х годов»⁸⁴.

Скадовского иногда считают «вторичным» гидробиологом, выросшим из физиологии⁸⁵, однако, как я показала, это не так. Как выяснилось в ходе моей работы, неверно и утверждение о том, что Скадовского не интересовали такие вопросы, как скорость обмена организмов и их роль в общем круговороте веществ и энергии.

⁸³ Винберг. Кольцовское начало... С. 266.

⁸⁴ Суценья, Ляхнович, Петрович, Остапеня, Ковалевская. Георгий Георгиевич Винберг... С. 109.

⁸⁵ Гиляров. Феномен Винберга...

Показательно также, что прямой ученицей Кольцова была и Н. С. Гаевская, другой гидробиолог с экспериментальным уклоном работы. Она проводила опыты по питанию гидробионтов и основала новое направление, трофологию, выводы которого дополнили продукционные представления. Но Винберг, в отличие от Скадовского и Гаевской, сумел перейти от чисто физиологических экспериментов с отдельными организмами и регистрации их интенсивности обмена и питания к потокам энергии на уровне водоема. Как я считаю, это было бы невозможно без первоначального восприятия им установок Скадовского на взаимную связь организмов и физико-химического режима водоема. Все многообразие процессов влияния организма на водоемы оказалось сведено к двум — продукции и деструкции. Эти процессы в их соотношении, на мой взгляд, выявились именно под влиянием изучения режима pH , в которое был вовлечен Винберг в начале своей научной деятельности. Стоит подчеркнуть, что как бы ни была важна в последующем балансовая программа Россоломо, ее было бы невозможно воплотить в жизнь, не применяя физиологических методик. Подход Винберга среди прочих занимал особое место, так как связывал воедино процессы образования и разрушения органических веществ. Физиологические методики Винберга «организовали» балансовые исследования, придав им конкретность и направление. И не случайно именно Винберг, а не другие сотрудники Россоломо, пришел к идее энергетического баланса водоема в целом.

References

- Alimov, A. F., Bogatov, V. V., and Golubkov, S. M. (2013) *Produksionnaia gidrobiologiya [Production Hydrobiology]*. Sankt-Peterburg: Nauka.
- Artari, A. P. (1913) *K fizilogii i biologii khlamidomonad [On the Physiology and Biology of Chlamydomonas]*. Moskva: Tipografiia Russkogo tovarishchestva.
- Bakhtmetiev, P. I. (1900) *Vyiasnenie temperaturnogo minimuma zhivotnykh s peremennoi temperaturoy krovi [Elucidation of the Temperature Minimum of the Animals with Variable Blood Temperature]*. Sankt-Peterburg: Akademiia nauk.
- Berval'd, E. A. (1939) Opyt izucheniia prevrashcheniia organicheskogo veshchestva v presnovodnykh vodoemakh (ozero Piiavochnoe, Vyshnevolotskogo raiona) [An Attempt at Studying the Transformation of Organic Matter in Freshwater Bodies (Lake Piyavochnoe, Vyshnevolotsky Raion)], *Sbornik nauchnykh studencheskikh rabot*, vol. 6: Biologiya, pp. 145–166.
- Carpenter, S. R., Armbrust, E. V., Arzberger, P. W. et al. (2009) Accelerate Synthesis in Ecology and Environmental Sciences, *BioScience*, vol. 59, no. 8, pp. 699–701.
- Chugunov, N. L. (1923) Opyt kolichestvennogo issledovaniia produktivnosti fauny v Severnom Kaspii i tipichnykh vodoemakh del'ty reki Volgi [An Attempt at a Quantitative Study of Productivity of the Fauna in the Northern Caspian and Typical Water Bodies of the Volga River Delta], *Trudy Astrakhanskoi ikhtologicheskoi laboratorii*, vol. 5, no. 1, pp. 107–192.
- Elster, H.-J. (1974) History of Limnology, *Mitteilungen – Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, vol. 20, pp. 7–30.
- Fando, R. A. (2018) *Universitet im. A. L. Shaniavskogo na fone smeny epoch [A. L. Shaniavskii University against the Background of a Change of Eras]*. Moskva: Akvarel.
- Giliarov, A. M. (2005) Fenomen Vinberga [The Phenomenon of Vinberg], *Priroda*, vol. 12, pp. 47–60.

- Golley, F. B. (1991) The Ecosystem Concept: A Search for Order, *Ecological Research*, vol. 6, pp. 129–138.
- 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.
- Iurchenko, N. N., Trapezov, O. V., and Zakharov, I. K. (2012) Nikolai Konstantinovich Kol'tsov – avtor idei matrichnogo sinteza i osnovatel' eksperimental'noi biologii v Rossii [Nikolai Konstantinovich Koltsov, the Author of the Idea of Matrix Synthesis and the Founder of Experimental Biology in Russia], *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, vol. 16, no. 2, pp. 310–320.
- Ivlev, V. S. (1939). Metod opredeleniia kaloriinosti gidrobiologicheskikh prob [A Method for Determining the Caloric Content of Hydrobiological Samples], *Nauchno-metodicheskie zapiski glavnogo upravleniia po zapovednikam*, vol. 5, pp. 65–72.
- Juday, C. (1940) The Annual Energy Budget of an Inland Lake, *Ecology*, vol. 21, no. 4, pp. 438–450.
- Karzinkin, G. G. (1952) *Osnovy biologicheskoi produktivnosti vodoemov [Fundamentals of the Biological Productivity of Water Bodies]*. Moskva: Pishchepromizdat.
- Kevdin, V. A. (1915) *Sovremennoe rybolovstvo Rossii. Narodno-khozyaystvennyi ocherk [Modern Fishery in Russia. An Economic Essay]*. Moskva: Tipografiia “Zemlia”.
- Lebedintsev, A. A. (1904) Gazovyi obmen v zamknytykh vodoemakh i ego znachenie dlia rybovodstva [Gas Exchange in Closed Water Bodies and Its Importance for Fish Farming], *Iz Nikol'skogo rybovodnogo zavoda*, vol. 9, pp. 113–136.
- Lebedintsev, A. A. (1905) Predvaritel'nye issledovania v 1905 godu ozer Valdaiskogo i Demianskogo uezdov v tseliakh rybovodstva [Preliminary Studies of the Lakes of the Valday and Demyansk Uyezds in 1905 for the Purposes of Fish Farming], *Vestnik rybopromyshlennosti*, vol. 4, pp. 227–237.
- Lebedintsev, A. A. (1908) Popytka opredelit' zapasy ryby v ozere po ego kislorodnomu balansu [An Attempt to Assess Fish Stocks in a Lake by Its Oxygen Balance], *Iz Nikol'skogo rybovodnogo zavoda*, vol. 11, pp. 8–111.
- Lindeman, R. (1942) The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology, *Ecology*, vol. 23, no. 4, pp. 399–418.
- Loeb, J. (1916) *The Organism as a Whole from a Physicochemical Viewpoint*. New York: Putnam's Sons.
- 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.
- Olifan, V. I. (1928) Biologiia planktona i fiziko-khimicheskii rezhim Gigerevskogo pruda [Biology of Plankton and the Physicochemical Regime of the Gigerevo Pond], in: Skadovskii, S. N. (ed.) *Primenenie metodov fizicheskoi khimii k izucheniiu biologii presnykh vod [The Use of Physicochemical Methods in the Studies on Freshwater Biology]*. Moskva: Izdatel'stvo Gosudarstvennogo instituta narodnogo zdravookhraneniia, pp. 288–345.
- Osipov, S. K. (1939) Nabliudeniia nad intensivnost'iu fotosinteza i dykhaniiia v vodnoi masse ozera [Observations on the Intensity of Photosynthesis and Respiration in the Water Mass of the Lake], *Biulleten' MOIP, otdelenie biologicheskoe*, vol. 48, no. 2–3, pp. 115–123.
- Ozerniuk, N. D. (2012) *Nauchnaia shkola N. K. Kol'tsova. Ucheniki i soratniki [N. K. Koltsov's Scientific School. Disciples and Associates]*. Moskva: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK.
- Polishchuk, L. V. (1986) *Dinamicheskie kharakteristiki populiatsii planktonnykh zhivotnykh [Dynamic Characteristics of Planktonic Animal Populations]*. Moskva: Nauka.
- Pütter, A. (1924) Der Umfang der Kohlensäurereduktion durch die Planktonalgen, *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, vol. 205, pp. 293–312.
- Ramenskii, E. V. (2012) *Nikolai Kol'tsov: biolog, operedivshii vremia [Nikolai Koltsov: A Biologist Who Was Ahead of His Time]*. Moskva: Nauka.

- Rossolimo, L. L. (1934) Zadachi i ustanovki limnologii kak nauki [The Objectives and Principles of Limnology as a Science], *Trudy Limnologicheskoi stantsii v Kosine*, vol. 17, pp. 5–19.
- Schramski, J. R., Anthony, I. D., Grady, J. M., Sibly, R. M., and Brown, J. H. (2015) Metabolic Theory Predicts Whole-Ecosystem Properties, *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, vol. 112, no. 8, pp. 2617–2622.
- Shcherbakov, A. P. (1935) O pogloshchenii kisloroda nekotorymi planktonnymi rakooobraznymi [On the Oxygen Consumption by Some Planktonic Crustaceans], *Trudy Limnologicheskoi stantsii v Kosine*, vol. 19, pp. 67–89.
- Skadovskii, S. N. (1915) Moskvoretskaia Zvenigorodskaia biologicheskaiia stantsiia [The Moskva River Biological Station in Zvenigorod], *Uchenye Zapiski Moskovskogo gorodskogo universiteta im. A. L. Shaniavskogo*, vol. 1, no. 2, pp. 235–241.
- Skadovskii, S. N. (1924) O vliianii vneshnikh fiziko-khimicheskikh faktorov na obmen veshchestv u krasnykh lichinok khironomus [On the Influence of External Physicochemical Factors on the Metabolism of Red *Chironomus* Larvae], *Biulleten' MOIP, otdel eksperimental'noi biologii*, vol. 32, pp. 3–22.
- Skadovskii, S. N. (1928) Aktivnaia reaktsiia srede v presnykh vodoemakh i ee biologicheskoe znachenie [The Active Response of the Environment in Freshwater Bodies and Its Biological Significance], in: Skadovskii, S. N. (ed.) *Primenenie metodov fizicheskoi khimii k izucheniiu biologii presnykh vod [The Use of Physicochemical Methods in the Studies on Freshwater Biology]*. Moskva: Izdatel'stvo Gosudarstvennogo instituta narodnogo zdravookhraneniia, pp. 11–74.
- Skadovskii, S. N. (1933) Obshchee zakliuchenie (seriia rabot “Biologiia planktona i fiziko-khimicheskii rezhim Petrovskikh ozer Orshanskogo torfianika Moskovskoi oblasti”) [General Conclusion (Series of Works on “Plankton Biology and Physicochemical Regime of the Petrovsky Lakes of the Orsha Peat Bog in the Moscow Oblast”)], *Zoologicheskii zhurnal*, vol. 12, no. 3, pp. 3–107.
- Skorikov, A. S. (1904) K svedeniiam o planktone ozera Pestova [On the Data about Lake Pestovo's Plankton], *Iz Nikol'skogo rybovodnogo zavoda*, vol. 9, pp. 41–112.
- Solomon, C. T., Bruesewitz, D. A., Richardson, D. C., Rose, K. C., Van de Bogert, M. C., Hanson, P. C., Kratz, T. K., Larget, B., Adrian, R., Babin, B. L., Chiu, C.-Y., Hamilton, D. P., Gaiser, E. E., Hendricks, S., Istvánovics, V., Laas, A., O'Donnell, D. M., Pace, M. L., Ryder, E., Staehr, P. A., Torgersen, T., Vanni, M. J., Weathers, L. C., and Zhu, G. (2013) Ecosystem Respiration: Drivers of Daily Variability and Background Respiration in Lakes around the Globe, *Limnology and Oceanography*, vol. 58, no. 3, pp. 849–866.
- Sushchenia, L., Liakhnovich, V., Petrovich, P., Ostapenia, A., and Kovalevskaia, R. (1975) Georgii Georgievich Vinberg (k 70-letiiu so dnia rozhdeniia) [Georgy G. Vinberg (In Commemoration of the 70th Anniversary of Birth)], *Gidrobiologicheskii zhurnal*, vol. 11, no. 3, pp. 109–112.
- Talling, J. F. (2008) The Developmental History of Inland-Water Science, *Freshwater Reviews*, vol. 1, pp. 119–141.
- 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.
- Vinberg, G. G. (1928) Planktonologicheskie i fiziko-khimicheskie issledovaniia Popova pruda [Plankton and Physicochemical Studies of the Popov Pond], in: Skadovskii, S. N. (ed.) *Primenenie metodov fizicheskoi khimii k izucheniiu biologii presnykh vod [The Use of Physicochemical Methods in the Studies on Freshwater Biology]*. Moskva: Izdatel'stvo Gosudarstvennogo instituta narodnogo zdravookhraneniia, pp. 352–365.
- Vinberg, G. G. (1934) Opyt izucheniia fotosinteza i dykhaniiia v vodnoi masse ozera. K voprosu o balanse organicheskogo veshchestva. Soobshchenie 1 [An Attempt at Studying Photosynthesis and Respiration in the Water Mass of the Lake. Towards the Issue of the Balance of Organic Matter. Report 1], *Trudy Limnologicheskoi stantsii v Kosine*, vol. 18, pp. 5–21.

- Vinberg, G. G. (1936) Nekotorye obshchie voprosy produktivnosti ozer [Some General Issues of Lake Productivity], *Zoologicheskii zhurnal*, vol. 15, no. 4, pp. 587–602.
- Vinberg, G. G. (1939) Fiziologicheskie i ekologicheskie osobennosti predstavitelei donnoi fauny. Soobshchenie 1 [Physiological and Ecological Features of the Representatives of Benthic Fauna. Report 1], *Zoologicheskii zhurnal*, vol. 17, no. 5, pp. 842–847.
- Vinberg, G. G. (1946) *Bioticheskii balans veshchestva i energii ozer: dis. ... d-ra biol. nauk [The Biotic Balance of Matter and Energy in the Lakes. Thesis for the Doctor of Biological Sciences Degree]*. Borok.
- Vinberg, G. G. (1948) Bioticheskii balans Chernogo ozera [The Biotic Balance of Lake Chernoe], *Biulleten' MOIP, otdel biologii*, vol. 53, no. 3, pp. 11–19.
- Vinberg, G. G. (1956) Pervichnaia produktsiia planktona [Plankton Primary Production], *Zhurnal obshchei biologii*, vol. 17, no. 5, pp. 364–376.
- Vinberg, G. G. (1960) *Pervichnaia produktsiia vodoemov [Primary Production of Water Bodies]*. Minsk: Izdatel'stvo Akademii nauk BSSR.
- Vinberg, G. G. (1975) *Gidrobiologiya [Hydrobiology]*, in: Bliakher, L. Ia. (ed.) *Istoriia biologii s nachala XX veka do nashikh dnei [The History of Biology from the Early 20th Century to This Day]*. Moskva: Nauka, pp. 231–248.
- Vinberg, G. G. (2006) Kol'tsovskoe nachalo [Koltsov's Principle], in: Koltsov, N. K. *Izbrannye trudy [Selected Works]*. Moskva: Nauka, pp. 263–266.
- Vinberg, G. G., Ivlev, V., Platova, T., and Rossolimo, L. (1934) Metodika opredeleniia organicheskogo veshchestva i opyt kaloricheskoi otsenki kormovykh zasposov vodoema [A Method for Organic Matter Determination and an Attempt at Caloric Assessment of Forage Reserves in a Water Body], *Trudy Limnologicheskoy stantsii v Kosine*, vol. 18, pp. 25–39.

Received: January 24, 2020.