

ЭКОЛОГИЯ

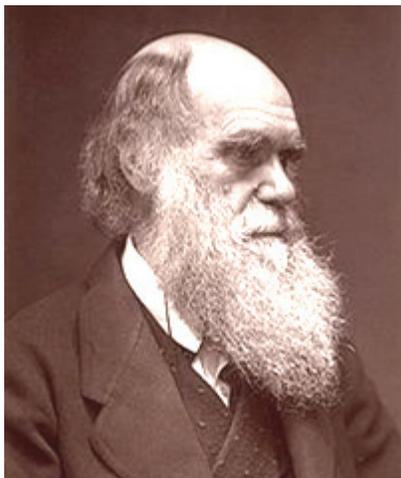
ЭКОЛОГ-ЭВОЛЮЦИОНИСТ ЧАРЛЬЗ ДАРВИН

А.А. Никольский

Экологический факультет
Российский университет дружбы народов
Подольское шоссе, 8/5, Москва, Россия, 113093

Чарльз Дарвин был не только автором теории эволюции, основу которой составляет концепция естественного отбора, но и выдающимся экологом-эволюционистом. Вклад Дарвина в экологию недооценен потому, что в его трудах отсутствует понятийный аппарат современной экологии. Естественный отбор и борьба за существование в «Происхождении видов» Ч. Дарвина соответствуют «Принципу конкурентного исключения Вольтерра — Гаузе». А Дарвиновское «место в природе» тождественно современному понятию «экологическая ниша».

Ключевые слова: Ч. Дарвин, эволюционная экология, коэволюция, конкурентное исключение, экологическая ниша.



В истории науки Чарльз Роберт Дарвин (Charles Robert Darwin; 12 февраля 1809 — 19 апреля 1882) был одним из наиболее последовательных экологов-эволюционистов. Вклад Дарвина в экологию недооценен лишь потому, что в его время понятийный аппарат современной экологии еще не был развит. В 1859 г. вышла в свет знаменитая книга Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» («On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life» [3]). По сути, это первое крупное монографическое исследование эволюционной экологии, в котором проведен детальный анализ развития адаптаций и коадаптаций (взаимных приспособлений) видов растений и животных, способствующих реализации ими экологической ниши. И только семь лет спустя Эрнст Геккель произнес слово «экология» [10; 6]. В литературу на английском языке слово «экология» вошло

в 1876 г. после перевода Ланкастером (Lankaster) книги Геккеля «Естественная история мироздания» (History of creation — Natürliche Schöpfungsgeschichte, 1868) [17]. В официальной науке термин «экология» закрепился с 1893 г., когда на Международном ботаническом конгрессе было решено вместо предложенного Геккелем написания «oecology», новое — «ecology» [16. С. 192]. Другой ключевой термин в экологии «экологическая ниша» вошел в литературу как специфическое понятие лишь в первой половине XX столетия [8; 15].

Дарвин никогда не использовал слово «экология» — ни в своих научных трудах, ни в переписке с коллегами [17]. Тем менее его выдающийся вклад в экологию был настолько очевиден, что Эрнст Геккель в 1869 г. в лекции по случаю присвоения профессорского звания сказал: «Экология является наукой о комплексных взаимодействиях, которые Дарвин относил к условиям борьбы за существование» [12. С. 141].

В 1881 г., за год до смерти Дарвина, вышла его работа «Образование почвенного слоя дождевыми червями и наблюдения над образом их жизни» («The formation of vegetable mould, through the action of worms» [2], далее — «Дождевые черви»). Эту работу, безусловно, можно отнести к классике экологических исследований, притом что понятийный аппарат экологии приобрел законченные очертания не ранее 30-х гг. XX столетия.

Отсутствие свойственной экологии лексики в трудах Дарвина мешало (и мешает) видеть в Дарвине выдающегося эколога-эволюциониста, а не только автора теории эволюции, в основе которой лежит предложенная им концепция естественного отбора.

«Происхождение видов» без всяких оговорок является исследованием эволюционной экологии, точно так же, как и множество других трудов Дарвина, хотя слово «экология» в них отсутствует: «Опыление орхидей насекомыми» («On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects», 1862); «Движения и повадки лазящих растений» («On the movements and habits of climbing plants», 1865); «Насекомоядные растения» («Insectivorous plants», 1875); «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире» («The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom», 1876); «Различные формы цветов у растений одного и того же вида» («The different forms of flowers on plants of the same species», 1877); «Способность к движению у растений» («The power of movement in plants», 1880). Из-за ограниченного объема данной статьи экологическое содержание большинства из них мы не обсуждаем и по этой же причине не приводим их в списке литературы. Все они неоднократно издавались на русском языке и вполне доступны.

В большинстве трудов Дарвин анализирует адаптации и коадаптации организмов. Первые, как известно, способствуют реализации видами экологической ниши, вторые, кроме того, ответственны за организацию структуры и устойчивость экологических систем. В работах Дарвина мы не встретим таких терминов, как «экология», «экологическая система», «биоценоз», «экологическая ниша» и т.п., но понятия, обозначаемые этими терминами, присутствуют в каждой из его работ.

В «Происхождении видов» нашли отражение идеи, которые спустя десятилетия после Дарвина стали фундаментом современной экологии. Если бы Дарвин слово «борьба» (the struggle), вызывающее прямые ассоциации, не использовал так жестко и так эмоционально («борьба за жизнь наиболее упорна», «борьба неизменно будет наиболее ожесточенной») и назвал бы свой труд иначе, то эту глубочайшую по проницательности работу можно было бы признать введением в эволюционную экологию.

Но особенно смущал современных Дарвину критиков термин «естественный отбор». Отвечая им, Дарвин со свойственным ему остроумием заметил: «В буквальном смысле слова „естественный отбор“, без сомнения, неправильный термин; но кто же когда-нибудь возражал против употребления химиками выражения „избирательное сродство“ различных элементов? И, тем не менее, нельзя же, строго говоря, допустить, что кислота выбирает основание...» [3. С. 129].

Наиболее глубоко и детально аспекты эволюционной экологии Дарвин обсуждает в Главе 3 «Происхождения видов», где он неоднократно описывает цепи и сети питания — обязательный раздел во всех современных учебниках экологии. Вот один из примеров: «...птицы ... по большей части питаются насекомыми и семенами и таким образом постепенно истребляют жизнь: мы забываем, как эти певцы или их яйца и птенцы в свою очередь пожираются хищными птицами и зверями...» [3. С. 107].

Методология «Происхождения видов» совпадает с методологией принципа конкурентного исключения Гаузе, или Вольтерра-Гаузе, который формально вошел в науку в первой половине XX столетия благодаря трудам итальянского математика В. Вольтерра [13; 14] и нашего соотечественника микробиолога Г.Ф. Гаузе [9; 1]. Принцип конкурентного исключения состоит в том, что два вида с одинаковыми потребностями, занимая одно и то же пространство, не могут существовать неограниченно долго. Один вид будет вытеснен другим или два вида не могут неограниченно долго занимать одну экологическую нишу.

Георгий Францевич Гаузе [9] свою работу, посвященную принципу конкурентного исключения, опубликованную в США на английском языке, назвал просто: «The struggle for existence» («Борьба за существование») и прямо указал на связь принципа конкурентного исключения с концепцией Дарвина: «We must now analyze a very important principle which was clearly understood by Darwin, but which is still waiting for its rational quantitative expression. I mean the intensity of the struggle for existence between individuals of a given group» («Теперь мы должны проанализировать очень важный принцип, который ранее был понят Дарвиным, но который ожидает своего рационального количественного выражения. Я имею в виду интенсивность борьбы за существование между особями данной группы»).

Когда Дарвин говорит о борьбе за существование, он имеет в виду именно невозможность сосуществования двух видов (или иных форм) с *одинаковыми* потребностями. Дарвин многократно, практически во всех главах «Происхождения видов» подчеркивает, что наиболее жестко борются близкие формы, т.е. формы с близкими, или даже одними и теми же потребностями. Так, в резюме к Главе 3 он пишет: «Борьба за жизнь наиболее упорна между особями и разновидностями».

ми одного и того же вида, нередко — и между видами того же рода» [3. С. 104]. И дальше: «Но борьба почти неизменно будет наиболее ожесточенной между представителями одного и того же вида, так как они обитают в одной местности, нуждаются в одинаковой пище и подвергаются одинаковым опасностям» [3. С. 122].

Для многих эта точка зрения Дарвина выглядит парадоксальной, но нельзя не признать: чем ближе родство, тем более совпадают потребности, тем в большей степени перекрываются экологические ниши. Другое дело, что на внутривидовом уровне и на уровне сообществ существуют механизмы, помогающие избежать самоуничтожения видов. Дарвин интуитивно понимал это, но в его время недоставало фактов: «Битвы следуют за битвами с постоянно колеблющимся успехом, и, тем не менее, в длинном итоге силы так тонко уравновешены, что облик природы в течение долгих периодов остается неизменным...» [3. С. 119].

В контексте нашего обсуждения главное состоит в том, что одно из несомненных достижений современной экологии — принцип конкурентного исключения и борьба за существование, по Дарвину, имеют общую методологическую основу. Да и принцип конкурентного исключения — это скорее теоретическая модель, которую в чистом виде в естественных популяциях проверить практически невозможно.

Структура и устойчивость экологических систем основаны на взаимных приспособлениях — коадаптациях. В Главе 3 «Происхождения видов» Дарвин на примере растений и насекомых-опылителей с множеством деталей описывает структуру многовидового сообщества, которое сегодня мы бы назвали «экологической системой». Так, один из примеров он завершает выводом: «Отсюда мы вправе с большой вероятностью заключить, что, если бы здесь род шмелей вымер или стал бы очень редок в Англии, то и анютины глазки, и красный клевер стали бы также очень редки или совсем исчезли» [3. С. 120].

В Главе 4 «Происхождения видов» Дарвин приводит пространное описание наиболее вероятной эволюции устойчивого сообщества, образуемого разными видами клевера, имеющими различное строение цветка, и насекомыми опылителями — шмелями и пчелами, которые обладают морфологическими и поведенческими адаптациями, помогающими им, как сказали бы сегодня, реализовать экологическую нишу. Этот захватывающий очерк эволюционной экологии Дарвин завершает недвусмысленным заключением: «Таким образом, я могу понять, как цветок и пчелы будут одновременно или последовательно медленно изменяться и приспособляться друг к другу самым совершенным образом, путем непрерывного сохранения всех особей, представляющих в своем строении незначительные *взаимно* (выделено нами. — *А.Н.*) полезные отклонения» [3. С. 149].

Интересно отметить, что в самых современных исследованиях, посвященных проблемам коэволюции энтомофильных растений и насекомых-опылителей, подтверждается концепция дарвиновского естественного отбора [5. С. 447].

Как было сказано выше, главным содержанием дарвиновской борьбы за существование, как и принципа конкурентного исключения, является вывод о том, что два вида (две формы) с одинаковыми потребностями не могут неограниченно дол-

го занимать одну и ту же экологическую нишу. И лишь отсутствие понятийного аппарата помешало Дарвину высказаться более определенно: «Мы смутно понимаем, почему состязание должно быть наиболее жестоко между близкими формами, занимающими почти *то же место* (выделено нами. — А.Н.) в экономии природы» [3. С. 123—124]. Понятие «место в экономии природы» — синоним современного термина «экологическая ниша» — для Дарвина было ключевым. В 1875 г., спустя много лет после выхода в свет «Происхождения видов», Дарвин писал Эрнсту Геккелю: «...в течение нескольких лет я не мог понять, как каждая форма (среди близких форм, А.Н.) могла измениться настолько, что стала значительно адаптирована к *своему месту в природе* (to its place in nature; выделено нами. — А.Н.)» [11]. Конечно, «свое место в природе» не что иное, как экологическая ниша.

В большинстве глав «Происхождения видов» Дарвин вплотную подходил к понятию «экологическая ниша», например в Главе 4 [3. С. 156]: «...в пределах одного ареала две разновидности того же животного могут жить, не смешиваясь, потому ли, что они водятся в различных стациях, потому ли, что размножаются в несколько разное время года, или потому, что особи каждой разновидности предпочитают спариваться друг с другом». И там же на с. 170: «...размножение может осуществляться ... только в том случае, если сменившиеся потомки захватят места, занятые теперь другими животными: некоторые из них, начав питаться новым родом добычи, живой или мертвой, другие, заселяя новые станции, живя на деревьях, или в воде, или, наконец, становясь менее плотоядными», т.е. говоря языком современной экологии, если бы они заняли иную *экологическую нишу*.

Но во времена Дарвина термин «экологическая ниша» еще не вошел в науку. Для Дарвина экологическая ниша — это не только «место в природе», но, по сути, синоним понятия «вид», или иная категория, занимающая свое место в природе: «Чем разнообразнее будет строение потомков какого-нибудь вида, тем значительнее будет число мест в природе» [3. С. 176]. «Место в природе» Дарвина близко понятию «ниша» в представлениях Дж. Гринелла, Ч. Элтона, Дж. Вандермира [8; 15], много сделавших для того, чтобы это понятие вошло в науку. Замечание Элтона [8. С. 30] о том, «что идея ниши есть идея чисто экологическая, не таксономическая» вполне соответствует представлениям Дарвина о «месте в природе».

Дарвин многократно уделял внимание влиянию на живые организмы абиотических и биотических факторов. Называя их, как позднее их называл Геккель [10], «неорганическими и органическими условиями», он подчеркивал специфику влияния каждого из них [3. С. 192]: «Что касается одних только неорганических условий, то кажется вероятным, что достаточное количество видов оказалось бы скоро приспособленным ко всем значительно различающимся между собой условиям тепла, влажности и т.д., но я вполне допускаю, что взаимные отношения между организмами играют более важную роль; а так как число видов в любой стране со временем увеличивается, то и органические условия жизни становятся более и более сложными». Последнее замечание Дарвина созвучно современной концепции экологической сукцессии, согласно которой на заключительной стадии развития экологических систем, стадии климакса, продуктивность и видовое разнообразие

разие достигают своего максимально возможного значения, а связи между видами усложняются и становятся более разнообразными [7].

Процессам взаимного влияния Дарвин уделял особое внимание. Даже в тех его работах, которые по своему содержанию, казалось бы, не имеют прямого отношения к экологии, мы обнаруживаем глубокое проникновение дарвиновской мысли в эволюционную экологию. Например, книга Дарвина «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире» (1876) [4] представляет собой детальное исследование репродуктивных преимуществ, которые получают растения в результате перекрестного опыления. Однако многочисленные примеры участия насекомых в процессе опыления, которые приводит Дарвин, показывают, насколько глубоки коадаптации между растениями и насекомыми, убеждая нас в том, что для формирования этих изолированных механизмов потребовался длительный путь коэволюции и что явление перекрестного опыления с участием насекомых приводит к формированию устойчивых сообществ (= экологических систем) с относительно стабильной структурой и относительно устойчивым видовым разнообразием.

Не употребляя термина «коадаптации», Дарвин описывает их с полной определенностью: «Накопление запаса нектара в защищенном месте явно связано с посещением насекомыми. Так же обстоит дело и с положением, которое принимают тычинки и пестики постоянно или в соответствующее время благодаря своим собственным движениям, так как, когда они находятся в зрелом состоянии, они неизменно стоят на пути, ведущем к нектарнику. Форма нектарника и соседних частей так же находится в соответствии с особыми видами насекомых, обычно посещающих цветки. ... Цветы могут быть так же приспособлены к определенным родам насекомых путем выделения нектара, который является особенно привлекательным для них и непривлекательным для других родов...» [4. С. 261].

Две главы в книге «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире» [4] можно уверенно отнести к сравнительной экологии — Главу 10 «Способы опыления» и Главу 11 «Привычки насекомых в отношении опыления цветов». Каждая из этих глав могла бы стать предметом специального обсуждения с привлечением самой современной литературы по сравнительной и эволюционной экологии.

Выдающимся экологическим исследованием на биогеоценотическом уровне является книга Дарвина «Дождевые черви» [2], вышедшая в свет в 1881 г., за год до кончины Дарвина. Этот один из последних трудов великого естествоиспытателя не потерял своей актуальности и сегодня.

Уже полное название книги (см. выше) и перечень глав и разделов убеждают в том, что «Дождевые черви» — это вполне современное экологическое исследование: «Образ жизни червей. Пища и пищеварение. Способы, при помощи которых черви выкапывают свои норки. Глубина, на которую черви проникают в землю и устройство их норок. Географическое распространение червей. Общее количество выбрасываемой на поверхность мелкой земли. О числе червей, живущих на данном пространстве. Вес земли, выброшенной из одной норки и из всех норок на данном участке. Вес экскрементов, собранных у устья одной норки. Толщина растительного слоя, который мог образоваться из экскрементов, выброшенных

червями в течение года.... Сводка измерений толщины растительного слоя, собранного над предметами, оставленными на поверхности... Участие, принимаемое червями в зарывании старинных построек. Участие червей в разрушении поверхностных слоев земной коры. Стеkanie старых экскрементов и скатывание сухих развалившихся кучек экскрементов вниз по наклонным поверхностям. Образование и общее количество растительной земли на меловой формации».

Основная задача, которую ставил перед собой Дарвин, как сказали бы современные экологи, — оценить роль дождевых червей в биогеоценозе и показать, какими средствами, морфологическими и поведенческими, владеют черви, чтобы успешно справляться с этой ролью. Дарвин приводит, например, такие цифры, говорящие о масштабах биогеоценологической деятельности дождевых червей: «Во многих частях Англии через их (червей) тело проходит и выбрасывается на поверхность в 1 акр около 10 тонн сухой земли ежегодно» [2. С. 412]. В заключение Дарвин пишет: «Плуг — один из самых древних и самых ценных изобретений человека; но задолго до его появления земля подвергалась правильной обработке червями, и обработка эта продолжается и поныне» [2. С. 415].

В этой книге, кстати, приводится множество наблюдений над поведенческой экологией дождевых червей в разделе экологии, который в последние годы как в нашей стране, так и за рубежом приобрел исключительную популярность. В России, например, регулярно проводятся конференции по поведенческой экологии, в которых принимают участие сотни специалистов. Многочисленные полевые наблюдения Дарвина и специально поставленные им эксперименты над тем, как дождевые черви роют и закрывают свои норки, являются классическим примером исследований поведенческой экологии. Вот лишь одна из множества задач, решенных Дарвиным в этом исследовании: «Если черви не могут найти листьев, черешков, веточек и т.д., которыми они могли бы заткнуть выходные отверстия своих норок, то они часто защищают их при помощи небольших кучек камней...» [2. С. 302].

Вклад Дарвина в сравнительную и эволюционную экологию трудно переоценить. Можно детально обсуждать практически каждую из его книг и с легкостью обнаруживать, что все они являются глубокими экологическими исследованиями, не потерявшими актуальности и сегодня.

На сайте Университета Кембриджа «Darwin correspondence project» (директор проекта профессор Jim Secord) недавно появился блог «Was Darwin an ecologist?» — «Был ли Дарвин экологом?» [17]. Авторы сайта справедливо замечают, что «Происхождение видов» Дарвина прежде всего вдохновило Геккеля на создание области знаний, которую он назвал «Экология».

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Гаузе Г.Ф. Борьба за существование. — Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2002.
- [2] Дарвин Ч. Образование почвенного слоя дождевыми червями и наблюдения над образом их жизни: Собрание сочинений. — 1912. — Т. 5. — Ч. 2. — С.-П.: Вестник Знания. — С. 276—444.

- [3] *Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь. — М.-Л.: Изд-во биол. и мед. л-ры, 1937.
- [4] *Дарвин Ч.* Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире. — М.-Л.: Сельхозгиз, 1939.
- [5] *Длусский Г.М.* Значение конкуренции за опыление в формировании структуры комплекса энтомофильных растений // Журн. общ. биол. — 2013. — Т. 74. — № 6. — С. 434—449.
- [6] *Никольский А.А., Степанов Д.А.* Эрнст Геккель — основоположник науки экологии // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». — 2011. — № 1. — С. 5—11.
- [7] *Одум Ю.* Основы экологии. — М.: Мир, 1975.
- [8] *Элтон Ч.* Экология животных. — М.-Л.: Изд-во биол. и мед. л-ры, 1934.
- [9] *Gause G.F.* The Struggle for Existence. Baltimore: The Williams and Wilkins Company, 1934.
- [10] *Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Berlin: Verlag von Georg Reimer, 1866.
- [11] *Schmidt O.* The doctrine of descent and Darwinism. London: Henry S. King and Co. 2nd edition, 1916.
- [12] *Stauffer R.C.* Haeckel, Darwin and Ecology // Quarterly Review of Biology. — 1957. — Vol. 32. — № 2. — P. 138—144.
- [13] *Volterra V.* Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi // Mem. R. Accad. Naz. Dei Lincei. Ser. VI. — 1926. Vol. 2. — P. 3—113.
- [14] *Volterra V.* Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species living together // J. Cons. int. Explor. Mer. — 1928. — Vol. 3. — № 1. — P. 3—51.
- [15] *Vandermeer J.H.* Niche Theory // Annual Review of Ecology and Systematics. — 1972. — Vol. 3. — № 1. — P. 107—132.
- [16] *Worster D.* Nature's Economy: A History of Ecological Ideas. Cambridge University Press, 1994.
- [17] URL: <http://www.darwinproject.ac.uk/was-darwin-an-ecologist>

LITERATURA

- [1] *Gauze G.F.* Бор'ба за сущестvование. — Izhevsk: In-t komp'juternyh issledovanij, 2002.
- [2] *Darvin Ch.* Obrazovanie pochvennogo sloja dozhdevymi chervjami i nabljudenija nad obrazom ih zhizni: Sbranie sochinenij. — 1912. T. 5. — Ch. 2. — S.-P.: Vestnik Znaniya. — S. 276—444.
- [3] *Darvin Ch.* Proishozhdenie vidov putjom estestvennogo otbora ili sohranenie blagoprijatstvuyemyh porod v bor'be za zhizn'. — M.-L.: Izd-vo biol. i med. l-ry, 1937.
- [4] *Darvin Ch.* Dejstvie perekrystnogo opyleniya i samoopyleniya v rastitel'nom mire. M.-L.: Sel'hozgiz, 1939.
- [5] *Dlusskij G.M.* Znachenie konkurencii za opylenie v formirovanii struktury kompleksa jentomofil'nyh rastenij // Zhurn. obshh. biol. — 2013. — Т. 74. — № 6. — С. 434—449.
- [6] *Nikol'skij A.A., Stepanov D.A.* Jernst Gekkel' — osnovopolozhnik nauki jekologii // Vestnik Rossijskogo universiteta druzhby narodov. Seriya «Jekologija i bezopasnost' zhiznedejatel'nosti». — 2011. — № 1. — S. 5—11.
- [7] *Odum Ju.* Osnovy jekologii. M.: Mir, 1975.
- [8] *Jelton Ch.* Jekologija zhivotnyh. M.-L.: Izd-vo Biol. i med. l-ry, 1934.
- [9] *Gause G.F.* The Struggle for Existence. Baltimore: The Williams and Wilkins Company, 1934.
- [10] *Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Berlin: Verlag von Georg Reimer, 1866.
- [11] *Schmidt O.* The doctrine of descent and Darwinism. London: Henry S. King and Co. 2nd edition, 1916.
- [12] *Stauffer R.C.* Haeckel, Darwin and Ecology // Quarterly Review of Biology. — 1957. — Vol. 32. — № 2. — P. 138—144.

- [13] *Volterra V.* Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi // Mem. R. Accad. Naz. Dei Lincei. Ser. VI. — 1926. — Vol. 2. — P. 3—113.
- [14] *Volterra V.* Variations and Fluctuations of the Number of Individuals in Animal Species living together // J. Cons. int. Explor. Mer. — 1928. — Vol 3. — № 1. — P. 3—51.
- [15] *Vandermeer J.H.* Niche Theory // Annual Review of Ecology and Systematics. — 1972. — Vol 3. — № 1. — P. 107—132.
- [16] *Worster D.* Nature's Economy: A History of Ecological Ideas. Cambridge University Press, 1994.
- [17] URL: <http://www.darwinproject.ac.uk/was-darwin-an-ecologist>

EVOLUTIONARY ECOLOGIST CHARLES DARWIN

A.A. Nikol'skii

Ecological Faculty

People's Friendship University of Russia

Podolskoye shosse, 8/5, Moscow, Russia, 113093

Charles Darwin was not only the author of the theory of the evolution which basis is made by the concept of natural selection, but also the outstanding evolutionary ecologist. The contribution of Darwin to ecology is underestimated because in its works there is no conceptual framework of modern ecology. Natural selection and struggle for life in «Origin of species» of Ch. Darwin correspond the Volterra-Gause competitive exclusion principle. Darwinian «a place in the nature» to identically modern concept «ecological niche».

Key words: Ch. Darwin, evolutionary ecology, koevolyution, competitive exclusion, ecological niche.