



АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ ИМ. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА
Украинское териологическое общество

Препринт 92.6

И. Г. Емельянов

РОЛЬ РАЗНООБРАЗИЯ
В
ФУНКЦИОНИРОВАНИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

К И Е В
1992

The Role of Diversity in Biological Systems Function /
Emelyanov I.G. - Kiev, 1992. - 64 pp. (Preprint / Ukrainian
Academy of Sciences, Schmalhausen Institute of Zoology; 92.6).

Structural diversity of different integration degree biological systems is considered from the system analysis standpoint. The terms "minimal" and "critical" diversity level are introduced, the role of these levels in biological systems function and evolution is shown. Biological aspects of biosystems maximal diversity determination are discussed.

Biotic community and abiotic factors assemblage are designated as the most important subsystems of an ecosystem, whose integration into an unified system is proceeded by result interaction of different matter (living and non-living) properties.

The **alternate diversity principle (ADP)** is enunciated: functional stability of a system occurs through compensatory alternate diversity changes in interacting systems structure. This way, any diversity change in control subsystem structure will be resulted in causing oppositely flowing diversity changes in controlled subsystems. The regulatory mechanisms maintain compensatory diversity changes in controlled subsystems structure of different hierarchic levels and are sequentially included "upwards". It allows biosystems to sustain their stability not only in process of oscillating flow, but also in much more expanded time span.

The role of **ADP** in structure-functional ecosystem formation and evolution is shown. Some questions of ecosystem function under anthropogenic pressure are considered.

Рецензент докт. биол. наук М. А. Воинственский

Утверждено к печати ученым советом
Института зоологии АН Украины

В настоящее время, когда эволюционная адаптация различных видов живых организмов к антропогенным воздействиям приобретает все большие масштабы [157], важнейшей и неотложной задачей современной биологической науки является всестороннее изучение характера изменений в структуре природных экосистем и их важнейших биотических компонентов. Особую актуальность на ближайшую перспективу приобретает разработка теоретических принципов и механизмов поддержания устойчивости экосистем, а также научных основ сохранения разнообразия биоты в условиях антропогенного воздействия на природные комплексы.

В последнее десятилетие вопросам изучения биологического разнообразия уделяется большое внимание. Достаточно полно исследовано видовое разнообразие растительного и животного мира в отдельных регионах, в меньшей степени - генетическое разнообразие видовых популяций различных групп организмов. Однако несмотря на то, что разнообразие и продуктивность биосистем могут служить основными критериями при определении допустимой экологической нагрузки [74], вопросы устойчивости биотических сообществ в зависимости от их разнообразия разработаны в самых общих чертах.

Имеющиеся в литературе данные относительно связи разнообразия биотических сообществ с их стабильностью носят не всегда сходный, а порой противоречивый характер. Это свидетельствует об отсутствии единой методологической теории, связывающей разнообразие биологических систем с их устойчивостью. При этом, несмотря на обилие подходов и точек зрения, до сих пор не разработана общая теория устойчивости экологических систем [157]. Между тем, разработка теории функционирования экосистем крайне важна для научного прогнозирования их изменений, развития или эксплуатации [4].

Настоящая работа посвящена выяснению роли структурного разнообразия в поддержании стабильности биосистем разной степени интеграции, а также разработке теоретических принципов устойчивости экосистем, что, возможно, позволит выработать стратегию оптимальной эксплуатации биологических ресурсов в условиях антропогенного воздействия на природные комплексы.

Под понятием разнообразие обычно понимают видовое богатство живых организмов того или иного региона, природно-территориального комплекса, природной зоны, биома, биосферы и т.п. Кроме то-

го, разнообразие как явление при характеристике свойств биологических систем может включать в себя отличия между внутривидовыми группировками, популяциями, видами и т.п. по ряду морфофизиологических, меристических, генетических, фенотипических, и других признаков. Поэтому "понятие разнообразия увязывается с понятием неоднородности, качественного и количественного многообразия материи" [177, с. 48].

Благодаря работам создателей теории информации, и, в первую очередь К. Шеннона, функция энтропии, выведенная Л. Больцманом и используемая в физике при анализе состояния "закрытых" физических систем, начала применяться и для оценки количества информации, сохраняемой в структуре сложно организованных систем, которые не только не стремятся к термодинамическому равновесию, а, напротив, успешно пребывают в состоянии не с равными, а с дифференцированными значениями вероятностей (P_i) [35, 147, 158].

Основой для этого послужил сформулированный Э.С. Бауэром [13] основной закон биологии - "принцип устойчивой неравновесности", заключающийся в том, что "открытые" биологические системы поддерживают свою устойчивость в условиях, далеких от термодинамического равновесия. При изменении условий окружающей среды реакция биологических систем состоит в работе против ожидаемого в данной окружающей среде равновесия.

В настоящее время ни у кого не вызывает сомнения, что организм, популяция, биотическое сообщество, биосфера представляют собой диссипативные структуры - открытые, саморегулируемые и самовоспроизводящиеся системы, далекие от равновесия [14, 20, 26-28, 30, 35-37, 39, 41, 69, 72, 78, 84, 93, 95, 103, 104, 140, 144, 147, 162, 165, 166, 180, 183 и др.]. Поэтому вполне очевидна возможность применения функции энтропии для оценки количества информации, содержащейся в структуре биологических систем разной степени интеграции, тем более, что "это общий метод сравнительной оценки степени организованности, направленности, упорядоченности любых материальных систем" [158, с. 161]. В качестве статистической меры информации, используемой для этого, была предложена математическая формула энтропии:

$$\bar{H} = - \sum P_i \log_2 P_i \quad \text{или} \quad \bar{H} \approx - \sum (n_i/N) \log_2 (n_i/N).$$

Вследствие многочисленности возможных альтернативных путей для большинства биологических процессов, и их случайности, причинность в биосистемах позволяет делать предсказания лишь стати-

стического характера [109]. Поэтому, не обращая внимания на специфику вероятностного количества информации, предложенную формулу можно рассматривать и как функцию, учитывающую разнообразие системы. При этом разнообразие событий будет наибольшим, если вероятности их равны между собой. Количество информации также будет наибольшим [177, 178].

Системный подход, в последнее время широко применяемый при рассмотрении биологических систем, состоящих из множества подсистем (или элементов), позволяет использовать понятие "информационно-разнообразие" для изучения их свойств. При этом для биосистем характерна иерархичность организации элементов при интеграции их в единую функционирующую систему; структурная дискретность, без которой невозможно было бы различие биосистем; а также функциональная непрерывность, т.е. вариабельность количественных параметров в пределах одной и той же дискретности [3, 8].

В связи с тем, что структурно-функциональная организация является основополагающей характеристикой биологических систем организменного и надорганизменного уровня интеграции [60, 122, 149], целесообразно и правомочно при анализе этой важнейшей характеристики использовать функцию энтропии для оценки количества информации (разнообразия), содержащейся в структуре биосистем [29, 92, 176]. При этом, очевидно, следует учитывать, что предложенный показатель отражает степень функционального единства компонентов биосистем, обеспечивающего их нормальное существование в конкретных условиях среды. Здесь следует отметить, что разнообразие повышается по мере увеличения числа элементов и их выровненности и, наоборот - снижается при сокращении числа элементов и возрастании их невыровненности.

У.Р. Эшби [203] при построении своей теории биологического гомеостаза указывал, что организм для поддержания своей стабильности должен запасать информацию, поступающую из окружающей среды, в некоем "регуляторе" в количестве, по меньшей мере соответствующем числу "нарушений", стремящихся вывести его за те границы, в которых возможно выживание.

О накоплении информации в организме свидетельствует нарастание свободной энергии в процессе его развития, при этом концентрация информации осуществляется квантованием энергии, подводящейся к важнейшим органам и системам органов [53-55] путем сменяющих друг друга процессов роста и дифференцировки этих структур [198, 199]. В роли "регулятора" поступающей в организм

информации может выступать, вероятно, какая-то структура ЦНС, контролирующая систему коррелятивных связей, лабильность которой, в свою очередь, имеет определенные пределы, позволяющие организму осуществлять свою жизнедеятельность в конкретных условиях среды. Тем не менее нередко в ситуациях, когда поступление в организм энергетических ресурсов ограничено, нарушение даже минимально возможных коррелятивных связей между органами и системами органов может приводить к повышению элиминации среди животных [55, 56, 59, 61].

Понятно, что накопление информации характерно и для биосистем более высокого уровня интеграции - популяции, экологического (биотического) сообщества. И организм, и популяция, и сообщество осуществляют обмен энергией с окружающей средой. Все они подвержены "тепловой смерти" и, следовательно, для них, по выражению Б. Паттена [145], существуют сходные проблемы гомеостаза. При этом биосистемы за получаемую из окружающей среды отрицательную энтропию расплачиваются энергией [145, 166].

Если в организме в качестве хранителя информации выступает система коррелятивных связей между органами и системами органов, а в роли "регулятора" - определенная структура ЦНС, то у биологических систем надорганизменного уровня интеграции "носителями информации" могут быть их структурные характеристики (т.е. показатели качественно-количественных соотношений отдельных компонентов), а "регулятором" служит комплекс внутрибиосистемных механизмов регуляции, действие которых заключается в перераспределении потока энергии между отдельными компонентами.

В экосистемах живые организмы и среда их обитания образуют природные комплексы, связанные между собой обменом веществ и потоком энергии, причем вещественно-энергетические потоки регулируются при участии информационных взаимодействий, что позволяет говорить о трех типах связей (вещественных, энергетических и информационных) между компонентами любой экосистемы [29]. Вряд ли можно себе представить существование каких-либо структурных управляющих центров в экосистемах. Скорее всего поток информации от системы к ее компонентам, как отмечает А.Ф. Алимов [4], возникает за счет динамического взаимодействия последних, в связи с чем в экосистеме создается структура потоков информации, которые могут быть представлены разного типа сигналами в виде, например, метаболитов [180, 191, 192, 194], колинов [42-45, 134] и др.

"Если в какой-то момент времени система обладает большей свободной энергией, чем в предшествовавший ему момент, мы говорим, что достигнут благоприятный баланс между поступлением энергии и ее затратами. При таком балансе система способна к сохранению или дальнейшему уменьшению своей энтропии. Если же по истечении некоторого промежутка времени система обладает меньшим количеством свободной энергии, мы говорим, что баланс неблагоприятен и что система менее способна предотвращать рост энтропии" [145, с. 144]. Это положение вытекает из сформулированного ранее Н.И. Калабуховым [77] "принципа энергетического баланса организма" и свойственно, очевидно, и биосистемам надорганизменного уровня.

В настоящее время считается общепризнанным, что функционирование биологических систем в переменной среде возможно лишь при условии нахождения их в колебательном режиме. При этом многими исследователями показано, что биосистемы разного уровня интеграции (от организма до биосферы) являются колебательными системами [5, 20, 22, 23, 80, 95, 110-113, 118, 122, 133, 161, 166, 173 и др.].

Выше уже отмечалось, что оценка информационно-энергетического состояния организмов (как целостных систем) обуславливает необходимость учета их структурно-функциональной организации и может проводиться по характеру скоррелированности многочисленных структур (отдельных компонентов) - органов и систем органов. Такой подход предполагает комплексную оценку организмов по многим признакам.

В разработанном методе интегральной оценки организмов [60, 122] для характеристики множественной скоррелированности признаков в отдельно взятом организме был предложен индивидуальный корреляционный показатель (**ICI**), по величине которого можно судить о степени связи комплекса признаков. Предложенный показатель учитывает также характер выровненности признаков (компонентов) и может быть использован, наряду с информационным показателем Шеннона-Уивера [142] для анализа информационно-энергетических состояний биосистем (по крайней мере, отдельных организмов). По величине **ICI**, кроме того, можно судить об энергетическом балансе организма и его способности к предотвращению роста энтропии.

Что же касается биосистем надорганизменного уровня (популяции, биоценоза и т.п.), то поддержание их энергетического баланса обеспечивается по-разному. К примеру, в популяциях путем диф-

ференцированного использования поступающей энергии (в виде ресурсов экосистемы) различными внутривидовыми группировками, в частности, возрастными, половыми и генетическими группами [119, 189], а в биоценозах - видовыми популяциями, которые в связи с этим подразделяются на доминантов, субдоминантов и сателлитов [119, 190]. Последнее позволяет производить оценку информационно-энергетических состояний надорганизменных систем по изменению их структурных характеристик (качественно-количественных соотношений компонентов): для популяций - внутривидовой структуры, для биоценозов - видового разнообразия сообществ.

Следовательно, для биосистем различного уровня интеграции при складывающемся положительном энергетическом балансе наряду с ростом свободной энергии, сопровождающемся возрастанием биомассы, характерно повышение структурного разнообразия, и, наоборот, при отрицательном энергетическом балансе и соответствующем снижении свободной энергии (биомассы) их структурное разнообразие уменьшается. Это хорошо прослеживается и на уровне организма, что проявляется в усилении или ослаблении коррелятивных связей у животных в ходе онтогенеза [55, 56, 122], и на популяционном уровне - в повышении или снижении возрастного и фенотипического разнообразия на разных фазах популяционного цикла [64, 70, 71, 130], а также в изменении величины показателя коррелятивной изменчивости (**ECV**) в зависимости от плотности населения [60, 122].

Эти данные свидетельствуют, что популяционный полиморфизм имеет приспособительное значение и направлен на более эффективное использование ресурсов среды, что неизбежно влечет за собой и повышение суммарной продуктивности популяции [83, 102, 106, 122, 123, 229]. Кроме того, как указывает Э. Пианка [148], способность разных фенотипов эксплуатировать разные ресурсы, вероятно, обуславливает высокую фенотипическую изменчивость в популяциях. Это позволяет расширить общий диапазон используемых популяцией ресурсов, а за счет уменьшения перекрытия ниш разных фенотипов - ослабить внутривидовую конкуренцию.

Для биоценотического уровня интеграции наиболее ярким примером является сукцессия экосистем, при которой, наряду с ростом биомассы и повышением продуктивности, возрастает и разнообразие биотических сообществ, что было показано в целом ряде экологических работ [15, 46, 136, 142, 143, 148, 153, 175, 208, 225 и др.]. При этом увеличение видового разнообразия в ходе сукцессии обуславливается снижением интенсивности межвидовой конкуренции и

воарастанием роли комплементации (или взаимодополнения), что ведет к более эффективному использованию ресурсов благодаря функциональной специализации элементов системы [101]. Снижение роли отрицательных взаимодействий наблюдается не только в пределах одного трофического уровня, но и затрагивает последовательные пищевые связи, т. е. цепи питания [142], что с энергетических позиций вполне оправдано, так как "означает не что иное, как увеличение потоков энергии, используемой системой в различных вариантах, совершенствование круговорота в системе, и т. д." [147, с. 92].

Следовательно, оценка информационно-энергетических состояний надорганизменных систем может проводиться на основании характера изменений суммарной продуктивности (биомассы) популяций, биотических сообществ и т. д., что значительно упрощает расчеты. Однако подобный анализ является достаточно грубым, дает лишь приближительную величину информационно-энергетических изменений, зависит от ряда допущений и не позволяет фиксировать проявление действия механизмов саморегуляции, лежащих в основе существования и функционирования биосистем. Для этих целей целесообразно проводить параллельный анализ изменений структурных характеристик, что может оказать существенную помощь в получении необходимой дополнительной информации.

Для иллюстрации рассмотренных положений воспользуемся данными по динамике плотности популяции общественной полевки в заповедной степи "Аскания-Нова" (рис. 1). При расчете возрастного разнообразия в популяции полевок было установлено, что наибольшее разнообразие, в общем, характерно для моментов пика численности, оно уменьшается и возрастает в соответствии с фазой популяционного цикла [130]. Однако на стадии депрессии численности популяции при минимальном возрастном разнообразии наблюдаются процессы, препятствующие его дальнейшему уменьшению - разнообразие несколько возрастает (рис. 2). Схематически это показано на рис. 3, где представлена сглаженная кривая одной из фаз колебательного режима биосистемы. Здесь можно выделить два уровня разнообразия - минимальный и критический, отличие между которыми состоит в том, что достижение минимального уровня не является причиной разрушения биосистемы и выхода ее из колебательного режима, тогда как достижение критического уровня может приводить к необратимым последствиям.

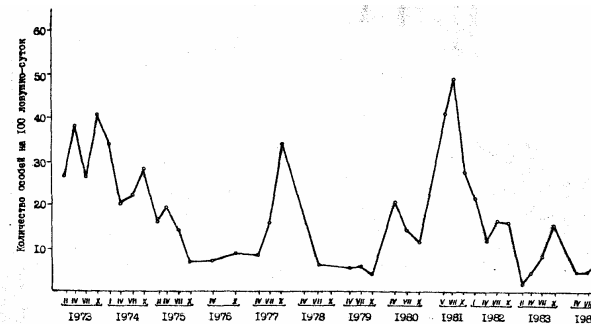


Рис. 1. Изменения плотности населения общественной полевки (*Microtus socialis*) в заповедной степи Аскания-Нова, 1973-1984 гг.

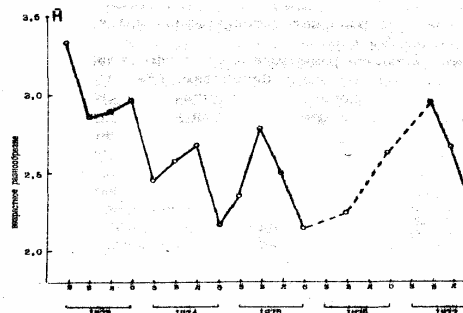


Рис. 2. Динамика возрастного разнообразия в популяции общественной полевки в заповедной степи Аскания-Нова в течение 4-летнего цикла численности, 1973-1977 гг.

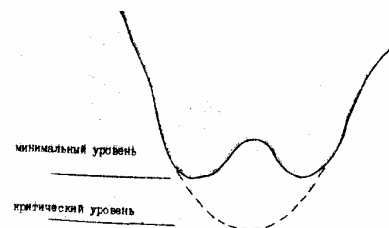


Рис. 3. Схема динамики разнообразия биосистем, находящихся в колебательном режиме.

Все вышесказанное позволяет говорить о минимальном уровне разнообразия, ниже которого находится критический уровень, ведущий к разрушению биосистемы.

Принцип минимального разнообразия был сформулирован нами на примере возрастного разнообразия биосистем [62] и заключается в том, что любая многокомпонентная биологическая система разного уровня интеграции может существовать при условии определенного (минимального) разнообразия своих компонент. Ниже минимального уровня находится **критический уровень**, достижение которого ведет к разрушению биосистемы.

Этот принцип вытекает из закона необходимого разнообразия У. Р. Эшби [203], согласно которому кибернетическая система обладает устойчивостью для блокирования внешних и внутренних воздействий при достаточном внутреннем разнообразии, и обусловлен взаимодействием открытых систем (к числу которых относятся и биосистемы) со своим окружением, что приводит к ограничению максимизации функции энтропии, являющейся характеристикой стационарного состояния сложных систем [105].

Естественно, что достижение критического уровня приводит к необратимым изменениям в биосистеме. Поэтому при внешних воздействиях, направленных на уменьшение разнообразия, вступает в действие защитные механизмы биосистемы, обычно называемые в литературе "саморегуляцией", "гомеостазом" или "гомеостатическими механизмами" и др., препятствующие достижению критического уровня. Очевидно, действие этого принципа проявляется и при рассмотрении других характеристик разнообразия биосистем, в частности, генетического и фенотипического разнообразия популяций, видового разнообразия биотических сообществ и т. п. *

Из литературы по генетической изменчивости животных известно, что гетерозиготы обладают более высокой адаптивной лабильностью по сравнению с гомозиготами [1, 87, 101, 182, 193, 223, 227 и др.], вследствие чего, по мнению Ю. П. Алтухова [6], генетическое разнообразие в популяциях оказывается максимальным для модальной группы по сравнению с организмами, отклоняющимися от модального класса. Исходя из этого, вполне логично предположить, что в фазе депрессии численности уровень гетерозиготности и разнообразие генотипов в популяциях будет несколько повышаться, что и имеет место в действительности [10]. На высокую гетерогенность по белковым локусам при низкой численности популяций животных указывал В. С. Кирпичников [83].

Все это свидетельствует о том, что по достижении минимального уровня разнообразия в биосистемах вступают в действие механизмы гомеостаза, препятствующие выходу системы из колебательного режима. Такие механизмы поддерживают разнообразие за счет преимущественного выживания гетерозигот. Как считает Ф. Х. Айзла [1], превосходство гетерозигот - один из таких механизмов. Их направленность, как уже указывалось, связана с более эффективным использованием ресурсов среды и поддержанием в неблагоприятных условиях максимально возможной продуктивности популяций.

Что же касается биотических сообществ, то возрастное разнообразие входящих в их состав популяций организмов, к примеру, можно анализировать через видовое разнообразие, которое в значительной мере связано с успешней экосистем и характеризует "возраст ценоза", т. е. время, в течение которого осуществлялось вселение видов в сообщество.

Даже в климаксных биогеоценозах возникают условия, при которых появляется возможность как локальных, так и тотальных сукцессий. Так, например, заросли чапарраля в Калифорнии представляют собой кустарниковый климакс, который особенно подвержен естественным пожарам. После пожаров происходит быстрое развитие травянистой растительности, продолжающееся до тех пор, пока не восстановится доминирующий кустарник. Этот пример пирогенного климакса [142], так же как и другой пример - когда в вредном еловом лесу происходят периодические вспышки численности вредителей, повреждающих преимущественно крупные еловые деревья, - показывают, что существование даже климаксных биогеоценозов невозможно без периодической их дестабилизации и возврата к более ранним стадиям сукцессии под влиянием либо внешних, либо внутренних агентов.

Приведенные примеры "циклической сукцессии" [143], свидетельствуют о существовании механизмов регуляции на экосистемном уровне, действие которых препятствует достижению биотическими сообществами критического уровня разнообразия и направлено на повышение "сукцессионного разнообразия" экосистем. Кроме того, как указывает Ю. Одум [143, с. 174], "наличие разных стадий сукцессии создает множество пограничных зон, что способствует увеличению видового разнообразия диких животных". По-видимому, и растительные выделения (колины) являются веществами, составляющими химическую основу механизмов экосистемной регуляции [143, 153], обеспечивающими повышение видового разнообразия фитоценоза

(как в пространстве, так и во времени) и оказывающими значительное влияние на скорость сукцессионных процессов [134].

Подобные механизмы регуляции, несомненно, вырабатывались в процессе эволюции, а их действие обеспечивает функциональную устойчивость экосистем в пространстве и во времени. Свидетельством этому может служить структурно-функциональная организация биосферы, которая характеризуется разнообразием биогеоценозов, находящихся на равных стадиях развития (сукцессии) - от начальных сериальных стадий до климакса. Подобное разнообразие биогеоценозов обуславливает существование биосферы как целостной системы, поскольку достижение всеми компонентами биосферы - биогеоценозов - одновременно климаксного состояния привело бы к разрушению биосферы, т.е. к расчленению ее на отдельные замкнутые биогеоценозы ("веди в себе") и нарушению целостности.

Таким образом, вышесказанное свидетельствует о том, что чем выше разнообразие биологической системы, тем более она устойчива к внешним воздействиям и наоборот, чем ниже ее разнообразие, тем чувствительнее она к действующим факторам. Вполне понятно поэтому, что достижение биосистемой критического уровня зависит от дозы действующих факторов, времени воздействия и, наконец, сложности биосистемы. Очевидно значение принципа минимального разнообразия для поддержания устойчивости биологических систем и их эволюции. По-видимому, вымирание многих организмов в ходе эволюции связано с достижением видовыми популяциями в силу тех или иных причин критического уровня разнообразия.

Что же касается ограничения максимального разнообразия биосистем (или по терминологии У.Р. Эшби ограничения разнообразия), то оно заключается в том, что "в одном и том же множестве появляются одинаковые, или, как еще говорят, избыточные элементы" [177, с. 46]. С биологической точки зрения появление избыточных элементов детерминировано:

- пространством логических возможностей, в котором осуществляется реализация генотипов из всего множества возможных генных комбинаций [38, 68, 122], а в связи с этим - генетически определенным набором структур (органов и систем органов) и дефинитивными размерами того или иного вида, выработанными в процессе адаптации организмов для поддержания их энергетического баланса (в случае, если в качестве биосистемы выступает отдельный организм);

- совокупностью экологических ниш, или лицензиями [100],

предоставляемыми экосистемой видовым популяциям, освоение которых той или иной популяцией осуществляется в виде реализованной ниши в данной экосистеме. В результате, как уже указывалось, в пределах трофического уровня они могут классифицироваться на доминантов, субдоминантов и сателлитов;

- емкостью экосистемы для биотического сообщества [57, 121], которая, в свою очередь, определяется накоплением энергии в виде ресурсов экосистемы (биомассы живого вещества), и реализуется через совокупность лицензий или в форме "комбинативной системы экологических ниш" [187], предоставляемых экосистемой организмам разных трофических уровней.

Одной из мер, характеризующих степень заполнения сообществом физического пространства, может служить общее количество органического вещества, заключенного в этом пространстве. Эта величина является биомассой сообщества.

Ортогенез сообществ (экологическая сукцессия) происходит, как показал Г. Хатчинсон [212], посредством пролиферации ниш - увеличение числа видов создает возможность для дальнейшего увеличения числа видов. При этом в ходе сукцессии возрастает поток энергии, проходящий через сообщество [141], а вследствие этого и биомасса последнего. Вликие по содержанию идеи относительно увеличения биомассы биотических сообществ в ходе сукцессии высказывались рядом авторов [142, 143, 175, 211 и др.]. Подобная тенденция отмечена и при наблюдениях на искусственными экосистемами [101].

Общая тенденция увеличения разнообразия в ходе сукцессии экосистем характерна, очевидно, и для биосистем разного уровня интеграции, входящих в состав биотического сообщества. Об этом может свидетельствовать, например, повышение разнообразия состава жирных кислот планктона и бентоса по мере созревания и усложнения морского сообщества, что ведет в целом к увеличению биохимического разнообразия [143].

Таким образом, наряду с ростом свободной энергии и увеличением биомассы живого вещества наблюдается возрастание разнообразия биосистем. Однако увеличение разнообразия и, соответственно, биомассы живого вещества ограничено "емкостью экосистемы", под которой мы понимаем способность экосистемы аккумулировать необходимое для поддержания структурного разнообразия биотического сообщества количество преобразованной в ресурсы энергии [57, 121]. На зависимость числа видов в сообществе от количества и

разнообразия ресурсов в данном местообитании указывал Р. Хиллефе [153].

По-видимому, в ходе сукцессии сообщества вещественно-энергетические и информационные каналы связи биосистем со средой все более совпадают [151]. Последнее приводит к увеличению емкости экосистемы за счет увеличивающейся дифференциации экологических ниш, обуславливая возрастание проходящего через экосистему потока энергии, что, в свою очередь, повышает скорость круговорота веществ, тем самым стимулируя образование новых экологических ниш. Это вызывает усложнение структуры сообщества, что позволяет ему аккумулировать все большее количество поступающей извне информации. Соответственно повышается и разнообразие биосистем, что в дальнейшем снова приводит к возрастанию потока энергии через экосистему. Эти процессы наблюдаются вплоть до достижения экосистемой климаксного состояния, когда происходит полное совпадение вещественно-энергетических и информационных каналов связи между биотическим сообществом и средой, а также реализуется максимально возможная скорость преобразования энергии (круговорота веществ).

Теперь вернемся к вопросу о том, насколько устойчивость биологических систем связана с их разнообразием.

Из многочисленной литературы известно, что устойчивость биосистем повышается с увеличением их разнообразия [6, 39, 40, 67, 75, 86, 95, 98, 113, 135, 138, 146, 156, 174, 175, 226 и др.]. Об этом же свидетельствует и известная формула, предложенная для биотических сообществ Р. Макартуром [219]:

$$S = - \sum P(q_j) \log P(q_j),$$

где S - стабильность; $P(q_j)$ - вероятность переноса энергии по определенному пути.

Из приведенной формулы следует, что стабильность сообщества можно выразить через сложность пищевой цепи, а выпадение какого-либо вида оказывает менее деструктивное действие на более сложное сообщество.

Действительно, некоторые исследователи показывают на конкретных примерах, что для более равнообразных биосистем, будь то генетически полиморфные популяции колорадского жука [214], либо многовидовые фитоценозы [213, 220], характерна значительно большая адаптивная лабильность в постоянно меняющихся условиях среды, чем для биосистем, характеризующихся меньшим разнообразием. Это проявляется прежде всего в их повышенной способности к стабили-

зации проходящего энергетического потока даже в условиях экстремальных воздействий. Последнее свидетельствует о том, что устойчивость (стабильность) биологических систем возрастает с увеличением их разнообразия. Результаты экспериментальных работ подтверждают этот вывод. Так, например, искусственное повышение гетерогенности структуры синузий сеяных мезофитов агрофитоценозов путем введения различных экотипов и сортов в травосмеси (увеличивающее разнообразие фитоценозического сообщества) повышает их устойчивость и продуктивность [18].

Таким образом, стабильность зависит от сложности состава биотических сообществ, а, следовательно, им свойственно стремление к достижению максимальных размеров и, соответственно, к наибольшей сложности в пределах, допускаемых условиями среды [146]. Иными словами, разнообразие сообщества детерминировано наличием ресурсами внешней среды, или емкостью экосистемы, которая, в свою очередь, обуславливает ту или иную структуру сообщества.

Избыточная продукция, довольно часто возникающая в результате недоиспользования ресурсов экосистемы, может стимулировать процесс вселения видов из сопредельных экосистем, где совокупность экологических ниш живых организмов превышает емкость среды. Это определяет возможность энергетически-информационного обмена между различными экосистемами, что является, по-видимому, одним из механизмов поддержания устойчивости структурно-функциональной организации экосистем через перераспределение их структурного разнообразия.

Касаясь вопроса биологической эволюции, следует отметить, что в ходе филогенеза живые системы стремятся "к беспредельному накоплению своего информационного содержания или к максимальному уменьшению своей первоначальной (доэволюционной) термодинамической вероятности" [172, с. 89]. Об этом свидетельствует и история существования биосферы: в процессе эволюции живого на нашей планете происходило постоянное увеличение разнообразия. Последнее хорошо согласуется с основными термодинамическими принципами - накоплением информации в ходе развития системы. И хотя палеонтологическая летопись слишком фрагментарна и не дает представления о числе видов, существовавших в тот или иной период, тем не менее данные распределения ископаемых форм по высшим категориям системы (роды, семейства, отряды) дают некоторое представление о том, как возникало и изменялось разнообразие в природе. При этом

известно, что на протяжении биологической эволюции "появление новых форм всегда превосходило исчезновение старых и разнообразие органического мира неуклонно возрастало" [153, с. 316-317]. Мысли об увеличении числа видов живых организмов в ходе эволюции высказывал и Дж. Симпсон [228], а на общую эволюционную тенденцию - повышение видового разнообразия сообществ, видовое насыщение и усложнение структуры биоценозов - указывают и многие другие исследователи [41, 148, 175, 184].

В качестве примера увеличения разнообразия в ходе эволюции можно привести результаты проведенного нами анализа разнообразия родовых таксонов в 20-ти ассоциациях микротериокомплексов на основании данных, приведенных в монографии В. А. Топачевского с соавторами [171]. Полученные результаты (рис. 4) свидетельствуют о том, что на протяжении от 2,5 млн. лет до 0,4 млн. лет от настоящего времени таксономическое (по-видимому, и видовое) разнообразие грызунов на юге Восточной Европы увеличивалось.

При рассмотрении палеонтологически установленных филогенетических последовательностей, как отмечает В. В. Жерихин [66], обычно обнаруживается неравномерность эволюционных процессов. Длительные периоды, характеризующиеся относительной стабильностью, и получившие название "когерентного" - медленного, плавного и сильно канализированного филогенеза, чередуются с гораздо более кратковременными эпохами быстрых и радикальных преобразований - "некогерентной" эволюцией [65, 66]. Для такого характера эволюционного процесса был предложен термин "пунктуалистской эволюции" [209], а изменения живых организмов в периоды быстрых и радикальных преобразований еще ранее получили название "квантовой эволюции" [160]. На существование двухэтапности формирования в ходе эволюции указывает и В. А. Курдюм [91], отмечая "быстрое" создание, за которым следует длительное существование без заметных изменений, причем первый этап в сотни раз короче второго. Это не противоречит картине эволюции в рамках теории нейтральности [82], согласно которой длительные периоды действия стабилизирующего отбора сменяются периодами интенсивного направленного отбора, следующего за реакциями абиотическими возмущениями [18, 36, 49, 137, 200 и др.].

Высокая стабильность структуры биотического сообщества обуславливает ограничение эволюционных возможностей входящих в его состав видовых популяций, т. е. биоценоз способен выступать в роли весьма эффективного регулятора популяционных процессов [66,

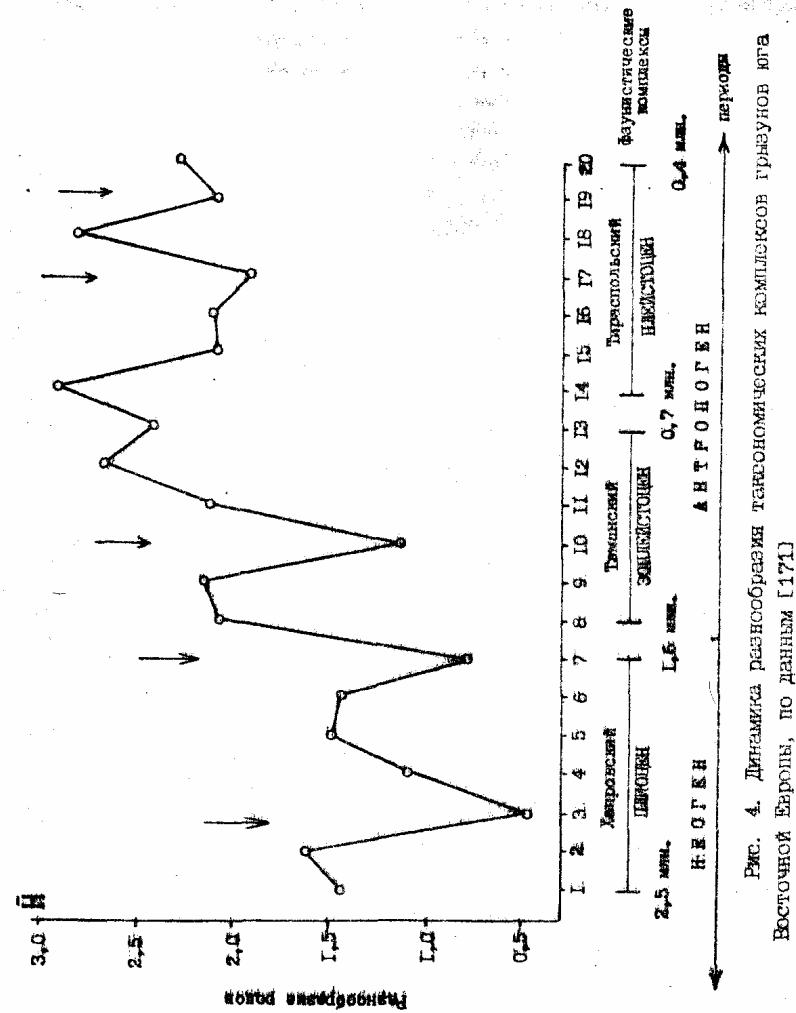


Рис. 4. Динамика разнообразия таксономических комплексов грызунов юга Восточной Европы, по данным [171]

216], который подхватывает и усиливает одни тенденции изменений и подавляет другие. "Утрата когерентности может быть вызвана изменениями климата и другими процессами, приводящими к деструктивным изменениям самого сообщества. В этих случаях биотическое сообщество уже не может оказывать существенного влияния в качестве "регулятора" на характер генетических процессов в популяциях, роль которых резко возрастает, поскольку усиливаются колебания численности живых организмов" [66, с. 9]. При этом значительно повышается уровень генетического полиморфизма в популяциях, возрастает гетерозиготность особей, увеличивается объем генетического груза и вид либо вымирает, либо трансформируется в новый вид [6].

Нарушения когерентности могут иметь больший или меньший масштаб. Наиболее сильные отклонения от когерентного филогенеза могут происходить тогда, когда вся основная структура сообщества охвачена процессами деструкции. И хотя, как показывает история, периоды когерентной эволюции сменялись некогерентным филогенезом, создававшаяся сейчас ситуация может иметь непредсказуемые последствия. Вольно или невольно, человек (его деятельность) оказывает серьезнейшее деструктивное воздействие на сложившиеся природные комплексы, в том числе и на биотические сообщества.

Каким же образом происходит воздействие человека на экосистемы и что можно ожидать в результате такого воздействия? Ответ на этот вопрос крайне важен, так как только при выяснении тенденции изменений в структуре экосистем можно выйти на уровень построения прогностических моделей их функционирования и сохранения устойчивости. Однако, по-видимому, выявление только одних тенденций изменений в структурно-функциональной организации экосистем будет явно недостаточным для последующего моделирования возможных процессов в экосистемах. Поэтому необходима разработка теоретических основ функционирования экосистем, так как "глобальный характер современных экологических трудностей требует некоего глобального системного подхода к их преодолению, когда комплекс частных решений основывается на едином принципе. Последний должен быть всеобщим философским принципом, а не частным положением, претендующим на глобальный статус" [39, с. 39].

Экосистемная теория основывается на том, что имеются некие "эмерджентные" признаки, присущие сообществу как целому и не свойственные отдельным видовым популяциям организмов. К таким

признакам обычно относят показатели потока энергии через сообщество, его структуру, видовое разнообразие и др. При этом для них характерна некоторая инвариантность, диктуемая термодинамическими принципами, т. е. взаимодействие видовых популяций в сообществе обусловлено специфическими ограничениями, накладываемыми на поведение каждой из взаимодействующих популяций [101].

Если подойти к рассмотрению структурной организации экосистем с позиций системного анализа, то в их составе можно выделить такие главные подсистемы: с одной стороны - это биотическое сообщество, а в качестве другой важнейшей подсистемы выступает комплекс абиотических факторов. Интеграция этих подсистем в единую систему осуществляется в результате взаимодействия различных качеств материи (живой и косной). При этом объединить в понятие экосистемы ее качественно различные (живые и неживые) компоненты можно только подчеркнув ту особую роль, которая принадлежит процессам их взаимодействия на основе принципа дополнительности Н. Бора [34, 47, 152].

Известно, что постоянные флуктуации среды вызывают адекватные перестройки в структуре видовых популяций, сообществ, биот [204], в связи с чем существование той или иной системы в конкретных условиях среды определяется адекватностью ее структуры данным условиям [131]. Таким образом, структурные характеристики биосистемы (или отдельных ее подсистем) могут выступать в качестве показателей характера действия комплекса факторов, интенсивности и периодичности их влияния на биосистему.

Выше уже отмечалось, что в качестве "хранителя информации" у биосистем надорганизменного уровня интеграции могут выступать структурные характеристики. Следовательно, по особенностям структурной организации биосистем и/или изменениям в структуре их подсистем, можно, по-видимому, судить и о направленности энтропийных процессов в экосистемах в целом. Из этого вытекает важный методологический вывод: характер взаимодействия важнейших подсистем в экосистеме проявляется в виде изменений структурных характеристик подсистем.

С позиций системного анализа функционирование экосистемы основано на взаимодействии (взаимном дополнении) главных подсистем в их единстве и противоположности и возможно лишь при условии различной направленности энтропийных процессов в этих подсистемах. Это обеспечивается существованием постоянных физических барьеров, препятствующих свободному обмену энергией и веще-

ством между биотическим и абиотическим компонентами [145]. Поэтому гетерогенность экосистемы должна поддерживаться за счет максимальных отличий в структурном разнообразии взаимодействующих подсистем [58].

Инвариантность структурно-функциональной организации экосистемы во времени проявляется в том, что, находясь в колебательном режиме и испытывая кратковременные изменения структурного разнообразия в одной из главнейших подсистем, система для сохранения своей целостности с помощью управляющих сигналов регулирует структурное разнообразие другой главнейшей подсистемы (или других ее подсистем более низкого уровня иерархии), причем эти изменения в структуре важнейших подсистем должны происходить альтернативно. Так, флуктуации абиотических факторов, ведущие к изменению разнообразия в подсистеме абиотических компонентов, вызывают альтернативные изменения в разнообразии биотического сообщества или в разнообразии других его компонентов более низкого уровня иерархии (функциональных группировок, или гильдий; отдельных видовых популяций, субпопуляций; различных внутрипопуляционных группировок и т. п.).

Уменьшение или увеличение разнообразия абиотических компонентов должно сопровождаться соответствующими альтернативными изменениями в разнообразии подсистемы биотического блока (рис. 5). При этом механизмы управления разных структурных уровней, очевидно, будут выключаться последовательно "снизу вверх" в зависимости от интенсивности и времени действия внешних агентов. Такой характер включения механизмов управления связан с кумулятивным эффектом, т. е. способностью подсистем высших уровней интеграции реагировать не мгновенно, а по мере накопления дозовых воздействий [131], а также со свойственным биосистемам управлением "сверху вниз" и равным порогом чувствительности механизмов координации иерархии контуров управления [88, 101, 155].

Следовательно, изменения в разнообразии биосистем будут проявляться начиная с нижних уровней иерархии: на организменном уровне - в форме изменений биохимических, физиологических и поведенческих реакций (что, несомненно, скажется на интенсивности обменных процессов и уровне энергетического баланса организма), в повышении частоты рекомбинаций и/или мутаций и т. п.; на субпопуляционном уровне - в различном характере формирования колониальных, семейных, генетических и других группировок, их специфическом освоении пространства (распределение по территории и сте-

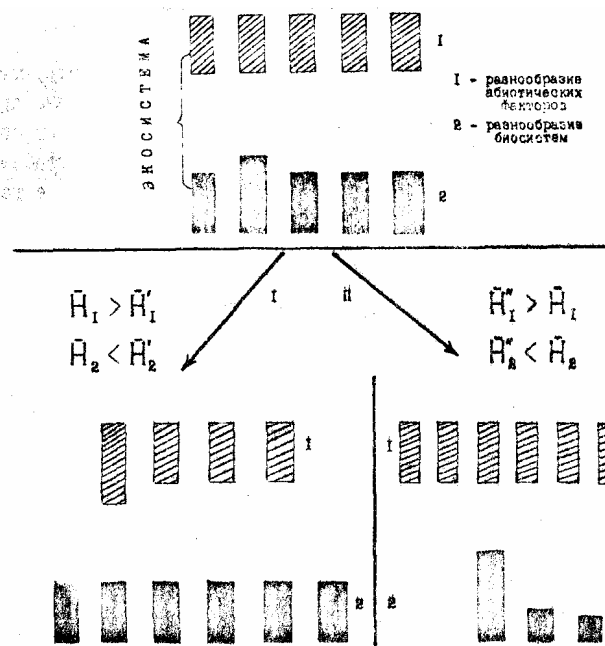


Рис. 5. Схема взаимодействия подсистем в экосистеме

пень агрегированности) и т. п.; на популяционном уровне - в неодинаковой интенсивности процесса рекомбинации и/или мутационного процесса, а также стабилизирующейся в результате этого разной генетической и фенотипической структуры популяции, что влечет за собой и специфический характер экологической структуры; на уровне биотического сообщества - в изменении состава функциональных группировок, смене доминантов, усложнении или упрощении цепей питания путем выпадения из состава сообщества тех или иных видовых популяций или вселения новых, ранее не встречавшихся видов.

Возможны и изменения разнообразия, охватывающие несколько иерархических уровней подсистем биотического блока. Это должно происходить в тех случаях, когда изменения разнообразия подсистемы низшего уровня иерархии не компенсируют в полной мере флуктуации разнообразия в подсистеме абиотических компонентов. Последнее вынуждает биотическое сообщество для адекватного ответа подключать управляющие механизмы подсистем ряда иерархических

уровней одновременно.

В качестве примеров альтернативного взаимодействия структурных характеристик важнейших подсистем в экосистемах можно привести теоретическое обоснование характера популяционных приспособлений грызунов к обитанию в условиях стабильного и нестабильного климата по данным наших исследований [63, 122, 129], а также результаты других авторов по полиморфизму популяций различных видов животных, обитающих в неодинаковых условиях [70, 114, 186, 205]. Эти данные свидетельствуют об увеличении внутривидового разнообразия и фенотипической изменчивости в нестабильных условиях, в том числе и на периферии ареала. Последнее связано с тем, что в центре ареала абиотические условия более стабильны, а значит и разнообразие абиотической компоненты выше, чем на периферии ареала, где резкие колебания величины одного или нескольких факторов приводят к постоянному снижению разнообразия абиотического блока. В соответствии с этим разнообразие биосистем, если не на всех, то на каком-то одном из иерархических уровней подсистем будет изменяться альтернативно.

Как пример альтернативного характера взаимодействия абиотического и биотического блоков экосистем можно привести данные А. Мэйна [218], показавшего на примере австралийских бесхвостых амфибий (*Leptodactylidae*), что в зонах с постоянным климатом обитают виды, для которых полиморфизм не характерен, тогда как в зонах с меняющимся климатом полиморфные виды обычны. Это может свидетельствовать, по мнению В. Г. Ищенко [76], о разной экологической ценности отдельных морф и мономорфность видов в зонах с постоянным климатом является следствием отбора в пользу наиболее приспособленных морф. Соглашаясь с выводом В. Г. Ищенко, следует, однако, подчеркнуть, что полиморфизм (повышение разнообразия) можно рассматривать как альтернативную реакцию биосистем популяционного уровня интеграции в ответ на уменьшение разнообразия абиотического блока. С подобной реакцией биотического сообщества на снижение разнообразия абиотических факторов можно, очевидно, связать и отмеченное Р. Уиттекером [175] увеличение видового разнообразия растений в условиях нестабильного климата, в то время как в стабильной физической среде даже в старых сообществах видовое разнообразие снижается, причем уменьшение разнообразия, как отмечает Ю. Одум [143], происходит за счет повышения межвидовой конкуренции.

Особую роль "экологических колебаний" (колебаний абиотиче-

ских факторов) в поддержании фенотипического разнообразия популяций организмов отмечает А. Н. Горбань и Р. Г. Хлебоспис [38]. На наличие положительной корреляции между полиморфизмом в популяциях живых организмов и вариабельностью среды указывают и другие авторы [1, 38, 101, 158, 208, 221, 222, 224 и др.]. Если крайние значения какого-либо из параметров среды, как отмечает Э. Лемжвикус [101], наблюдаются длительное время, это может закончиться превращением мономорфной популяции в полиморфную. Такой же эффект будет наблюдаться при перманентных колебаниях нескольких факторов, что уменьшает разнообразие абиотического блока, при этом постоянные изменения направления отбора и его интенсивности препятствуют закреплению преимуществ при репродукции за одной из морф. Это приводит в конечном счете к неизбежной элиминации и выполнению равновесия Харди-Вайнберга [38, 101, 116, 122, 129, 178], что, в свою очередь, обеспечивает поддержание высокого уровня внутривидового полиморфизма и фенотипического разнообразия.

Сохранение множественных аллелей в популяции, по мнению Ф. Х. Айала [1], может обуславливаться прямым действием отбора. В частности, это наблюдается в условиях неоднородности (вариабельности) среды, когда естественный отбор благоприятствует разнообразию генофонда, для того чтобы в нем имелось несколько аллелей, адаптированных к тем или иным конкретным условиям. Так, проведенные исследования [1] показали, что различные варианты ферментов (кодируемые разными аллелями) могут отличаться по своей каталитической активности, по чувствительности к температуре и pH среды, по своим реакциям на другие факторы, вследствие чего они подвергаются действию отбора. Действительно, оказалось, что в популяциях плодовой мушки (*Drosophila melanogaster*) некоторые варианты фермента алкогольдегидрогеназы более теплоустойчивы по сравнению с другими вариантами, они чаще встречаются в популяциях, обитающих в более теплых районах. Это позволило сделать вывод, что "сохранение множественных аллелей в некоторых локусах, возможно, обеспечивается "диверсифицирующим" (увеличивающим разнообразие) отбором, происходящим в популяциях, обитающих в неоднородных средах" [1, с. 53].

Альтернативный характер взаимодействия абиотического и биотического блоков наблюдается и в экотонах - пограничных зонах крупных ландшафтно-экосистемных подразделений, обычно возникающих при контакте двух или нескольких экосистем и представляющих

собой переходное между другими четко различающимися сообществами пространственно ограниченное сообщество живых организмов [142, 143, 148, 181]. Здесь на фоне постоянно меняющихся условий среды (уменьшающих разнообразие абиотических факторов) наблюдается peculiarное название "краевого эффекта" [142, 143] повышение видового разнообразия сообществ по сравнению с таковым контактирующей экосистем, а также более высокое внутривидовое разнообразие различных видов организмов.

Более детально хотелось бы остановиться на результатах, полученных нами на основании материалов В.В. Полищука [150], где приведены данные по структуре зоопланктона озера Нобель (Припятское Полесье). Проведенный расчет индекса Шеннона-Уивера для зоопланктона в разных участках озера (табл. 1, 2) показал, что видовое разнообразие зоопланктона пелагиали было и по численности, и по биомассе значительно ниже, чем в литорали (соответственно 3,306; 2,386 и 4,323; 2,963). И это несмотря на большее количество видов-зоопланктонов (57 против 41), а также более высокую суммарную плотность по численности и биомассе приведенных в таблицах видов: для пелагиали - соответственно 16418 экз./м³ и 555,13 мг/м³, для литорали - 6388 экз./м³ и 385,10 мг/м³. По мнению В.В. Полищука, в воронке озера Нобель разгружаются напорные подземные воды, что создает в нем определенное постоянство абиотических условий. Последнее, по-видимому, обуславливает не только большую экологическую емкость пелагиали, с чем свидетельствуют и высокие величины плотности всего зоопланктона (см. табл. 1, 2), но и значительное разнообразие компонентов абиотического блока в этой части водоема. Напротив, в прибрежных частях (литорали) колебания тех или иных абиотических факторов более значительны, что ведет к уменьшению разнообразия в подсистеме абиотических компонентов. В этих условиях следует ожидать альтернативной реакции биотического сообщества на изменение разнообразия абиотических факторов. В связи с тем, что при переходе от пелагиали к литорали разнообразие в подсистеме абиотического блока экосистемы уменьшается, сообщества организмов в литорали должны увеличивать свое структурное разнообразие по сравнению с таковым пелагиали, что и подтверждается результатами нашего анализа.

Это же касается и характера антропогенного воздействия на популяции различных видов живых организмов и биотические сообщ-

Таблица 1. Структура зоопланктона пелагиали озера Нобель (по данным [150])

Организмы	Средняя численность экз./м ³	Биомасса мг/м ³
1	2	3
<i>Diaptomus coeruleus</i> (Fischer)	5061	329,970
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)	1658	45,450
<i>Sida crystallina</i> (Muller)	91	54,420
<i>Daphnia cucullata</i> Sars	715	29,230
<i>Bosmina longirostris</i> (Muller)	2719	27,190
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	868	14,620
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievins)	243	8,500
<i>Chydorus sphaericus</i> (Muller)	878	8,780
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	100	5,000
<i>Bosmina coregoni</i> Baird.	190	1,900
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	34	3,840
<i>Ceriodaphnia affinis</i> Lillj.	270	2,700
<i>Monospilus dispar</i> Sars	243	3,150
<i>Cricotopus silvestris</i> Fabr.	67	1,670
<i>Synchaeta oblonga</i> Ehr.	1864	1,492
<i>Microcyclops varicans</i> Sars	86	3,000
<i>Acroperus harpae</i> (Baird.)	30	1,200
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	71	1,480
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	17	1,710
<i>Limnocythere inopinata</i> (Baird.)	5	2,500
<i>Attheyella crassa</i> (Sars)	22	0,520
<i>Rhynchotalona rostrata</i> (Koch.)	57	1,140
<i>Rh. falcata</i> (Sars)	33	0,660
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (Muller)	15	1,140
<i>Dolerocypris fasciata</i> (Muller)	3	1,500
<i>Alona quadrangularis</i> (Muller)	47	0,540
<i>Pleuroxus striatus</i> (Schoedler)	35	1,029
<i>Habrotrocha bidens</i> (Gosse)	21	0,253

Продолжение табл. 1

1	2	3
<i>Alona rectangula</i> Sars	10	0,360
<i>Alonella nana</i> Brehm	49	0,200
<i>Chydorus gibbus</i> Sars	27	0,290
<i>Tobrilus stefanski</i> (Micol.)	9	0,190
<i>Alona affinis</i> (Leidy)	5	0,260
<i>Chydorus globosus</i> (Baird.)	28	0,360
<i>Polyarthra major</i> Burokhardt	143	0,053
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	214	0,086
<i>Euchlanis dilatata lucksiana</i> Hauer	20	0,067
<i>Ascomorpha agilis</i> Zacharias	210	0,053
<i>Alona costata</i> Sars	7	0,041
<i>Centropyxis aculeata</i> Stein	194	0,009
<i>Habrothrocha lata</i> (Bryce)	5	0,020
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	7	0,014
<i>Diffugia oblonga longicollis</i> Gassevskij	143	0,010
<i>Keratella quadrata</i> (Muller)	14	0,008
<i>Rotaria socialis</i> Kellicott	14	0,013
<i>Arcella discoides scutelliformis</i> Playfair	35	0,003
<i>Adineta barbata</i> Janson	14	0,006
<i>Lecane luna</i> (Muller)	12	0,004
<i>Arcella discoides pseudovulgaris</i> Deflandre	34	0,007
<i>Lecane rhenana</i> Hauer	29	0,009
<i>Tobrilus longus</i> (Leidy)	4	0,009
<i>Habrothrocha rosa</i> Donner	7	0,007
<i>Alona protzi</i> Hartwig	3	0,010
<i>Cephalodella eva</i> (Gosse)	14	0,004
<i>Trichocerca bidens</i> (Luoks)	5	0,001
<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse)	3	0,001
<i>Centropyxis platystoma</i> Penard	15	0,001
Плотность	80176	998,520
Суммарная плотность населения приведенных компонентов зоопланктона	16418	556,180
Индекс Шеннона-Уивера (H)	3,505	2,396

Таблица 2. Структура зоопланктона диториды оз. Нюбелль (по данным [150])

Организмы	Средняя численность	Биомасса мг/м ³
	шт./м ³	
1	2	3
<i>Sida crystallina</i> (Muller)	250	150,00
<i>Eudiaptomus coeruleus</i> (Fischer)	378	117,70
<i>Bosmina longirostris</i> (Muller)	1560	15,80
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)	810	7,75
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievih)	206	8,21
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Olaus)	200	8,00
<i>Daphnia cucullata</i> Sars	172	4,98
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	100	8,00
<i>Chaetogaster diastrophus</i> (Gruith.)	180	8,00
<i>Cryptochironomus defectus</i> (Kieff.)	8	7,50
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	100	8,00
<i>Acropertus harpae</i> (Baird.)	100	4,00
<i>Monospilus dispar</i> Sars	222	8,22
<i>Eucyclops macrurus</i> (Lillj.)	80	8,80
<i>Cricotopus silvestris</i> Fabr.	70	8,00
<i>Nitochia hibernica</i> (Brady)	85	1,88
<i>Alona intermedia</i> Sars	140	1,94
<i>Diacyclops bicuspidatus odessana</i> (Schmank.)	120	4,20
<i>Euchlanis dilatata lucksiana</i> Hauer	802	1,50
<i>Cypridopsis vidua</i> (Muller)	5	2,50
<i>Metacyclops planus</i> (Gurney)	108	2,10
<i>Tobrilus longus</i> (Leidy)	74	0,70
<i>Chydorus sphaericus</i> (Muller)	110	1,10
<i>Cricotopus algarum</i> Kieff.	5	2,50
<i>Pleurokus trigonellus</i> (Muller)	30	0,90
<i>Rhynchotalona rostrata</i> (Koch.)	100	1,00
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	48	1,20

Продолжение табл. 2

1	2	3
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	61	1,09
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller)	4	2,60
<i>Centropyxis discoides</i> Penard	420	0,20
<i>Nais barbata</i> Müller	46	0,80
<i>Euchlanis lyna</i> Hudson	300	0,75
<i>Dorylaimus helveticus</i> Stei.	20	1,00
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine)	20	0,60
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	20	0,60
<i>Rhynchotalona faicata</i> (Sars)	20	0,20
<i>Ceriodaphnia affinis</i> Lillj.	28	0,30
<i>Chydorus gibbus</i> Sars	24	0,28
<i>Bosmina coregoni</i> Baird.	20	0,20
<i>Attheyella crassa</i> (Sars)	12	0,24
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehr.	166	0,21
Плотность	34198	868,90
Суммарная плотность населения приведенных компонентов зоопланктона	8338	385,10
Индекс Шеннона-Уивера (H')	4,323	2,963

щества.

Антропоические факторы (факторы, обусловленные хозяйственной деятельностью человека), входя в подсистему абиотических компонентов, в целом увеличивают ее разнообразие, причем, чем большее количество факторов включается в этот блок одной из важнейших подсистем экосистемы, тем выше его разнообразие (так как с ростом числа элементов, что уже отмечалось выше, разнообразие возрастает). Следовательно, чем большее число антропоических факторов оказывает воздействие на биотическое сообщество и чем более они выровнены (т.е. амплитуда их колебаний относительно невелика), тем меньшее разнообразие должно наблюдаться в подсистеме биотических компонентов (на всех, на нескольких или на каком-то одном из иерархических уровней).

В качестве примера приведем обобщающую работу А.Ф. Алимова [4], где обсуждаются результаты многих гидробиологических исследова-

ований, согласно которым при антропогенном евтрофировании и загрязнении водоемов деструктивные процессы в биотических сообществах резко возрастают: сокращается число видов, становится более выраженным доминирование отдельных видов. В олиготрофных условиях в незагрязненных водоемах, как отмечает А.Ф. Алимов, напротив, разнообразие сообществ высокое, доминирование отдельных видов менее выражено. Это и понятно, так как в первом случае число факторов абиотического блока резко возрастает, что приводит к увеличению разнообразия абиотических компонентов и, соответственно, к альтернативному уменьшению разнообразия биотических сообществ; а во втором, - наоборот, разнообразие сообществ увеличивается вследствие снижения разнообразия в подсистеме абиотического блока.

Действительно, данные по структуре фитопланктона в отдельных водоемах (в частности, в Валорожском водохранилище) свидетельствуют, что в условно чистых водах наблюдаются высокие и стабильные значения индекса Шеннона, тогда как в районах поступления сточных вод металлургической промышленности (где разнообразие абиотического блока не счет загрязняющих веществ повышается) сообщество фитопланктона деградировано, отмечено значительное уменьшение его разнообразия [126].

Аналогичные результаты были получены при учете птиц водноболотного комплекса в русловой части Нижнего и Среднего Дуная [2]. Известно, что птицы могут служить индикатором экологического состояния окружающей среды. Поэтому ухудшение качества воды в водоеме, приводящее к изменению качественных и количественных характеристик продуцентов (водорослей, высшей водной растительности), в свою очередь, обуславливает и иной характер структурной стабилизации живых организмов последующих звеньев трофической цепи (зоопланктона, моллюсков, рыб, земноводных, птиц). Действительно, данные учета (табл. 3) свидетельствуют о том, что, несмотря на большее количество видов птиц и значительно более высокую их суммарную численность на нижнем участке реки по сравнению со средним участком водотока, видовое разнообразие орнитоконплексов, однако, оказывается значительно выше в среднем течении Дуная. Последнее может свидетельствовать о повышении разнообразия в блоке абиотических компонентов в нижнем течении реки, где антропогенная нагрузка на этот водоток резко возрастает (увеличивается количество ингредиентов в результате сброса отходов промышленных предприятий и сельскохозяйственного произ-

Таблица 8. Распределение птиц водно-болотного комплекса в русловой части Нижнего и Среднего Дуная (по данным [2])

Виды	Количество учтенных птиц		
	Нижний Дунай	Средний Дунай	Всего
1	2	3	4
Чомга - <i>Podiceps cristatus</i> (L.)	-	13	13
Серошея поганка - <i>Podiceps griseigena</i> (Bodd)	-	30	30
Черношея поганка - <i>Podiceps nigricollis</i> (Brehm)	-	2	2
Большой баклан - <i>Phalacrocorax carbo</i> (L.)	27936	4240	32176
Малый баклан - <i>Phalacrocorax pygmaeus</i> (Pall.)	124	15	139
Серая цапля - <i>Ardea cinerea</i> (L.)	374	385	759
Большая белая цапля - <i>Egretta alba</i> (L.)	42	122	164
Малая белая цапля - <i>Egretta garzetta</i> (L.)	10	-	10
Кваква - <i>Nycticorax nycticorax</i> (L.)	140	-	140
Рововый пеликан - <i>Pelecanus onocrotalus</i> (L.)	4	-	4
Лебедь-шипун - <i>Cygnus olor</i> (Gm.)	-	15	15
Серый гусь - <i>Anser anser</i> (L.)	500	-	500
Кряква - <i>Anas platyrhynchos</i> (L.) + (дельта Дуная)	31020 16500	8295	39315 16500
Чирок-трескунок - <i>Anas querquedula</i> (L.)	210	215	425
Свиязь - <i>Anas penelope</i> (L.)	-	2	2
Серая утка - <i>Anas strepera</i> (L.)	-	3	3
Красноголовый нырок - <i>Aythya ferina</i> (L.)	405	40	445
Скопа - <i>Pandion haliaetus</i> (L.)	1	1	2
Лысуха - <i>Fulica atra</i> (L.)	1000	3400	4400
Чибис - <i>Vanellus vanellus</i> (L.)	120	-	120
Большой крохаль - <i>Numenius arquata</i> (L.)	35	-	35

Продолжение табл. 3

	1	2	3	4
Тулес - <i>Squatarola squatarola</i> (L.)		1	-	1
Чернозобик - <i>Calidris alpina</i> (L.)		-	20	20
Озерная чайка - <i>Larus ridibundus</i> (L.)		21970	5265	27235
Серебристая чайка - <i>Larus argentatus</i> (Pontopp.)		1365	3390	4755
Сизая чайка - <i>Larus canus</i> (L.)		830	145	975
Речная крачка - <i>Sterna hirundo</i> (L.)		30	-	30
Всего: количество видов		20	19	27
число учтенных птиц		102617	25598	128215
Индекс Шеннона-Уивера (H')		1,87	2,48	2,08

водства), что подтверждается и данными анализа качества воды исследуемых участков реки [127].

На снижение таксономического разнообразия гидробионтов в результате загрязнения Хаджибейского лимана указывает С.В. Волонник с соавторами [25]. Другими исследователями, к примеру, установлено, что возрастающая антропогенная трансформация экосистем Иссик-Кульской котловины ведет к значительному обеднению видового и типового разнообразия биоценозов [90].

Что же касается наземных экосистем, то известно, что биотические сообщества, локализованные в наиболее нарушенных деятельностью человека биотопах, характеризуются пространственно-временной гомогенизацией основных компонентов биоты, значительным убожеством видов, реаким снижением индекса разнообразия отдельных групп живых организмов [11, 19, 75, 115, 207 и др.]. Так, например, установлено, что при внесении комплексных минеральных удобрений в пойменных биоценозах уже в первые десять лет происходит полная их трансформация: флористический состав сокращается почти вдвое, существенно упрощается флористическая структура; полидоминантные флористически богатые фитоценозы сменяются моно-

и дидоминантными, флористически бедными; почти вдвое сокращается число семейства и спектр жизненных форм; биомасса видов-доминантов достигает 80-85 % (90 %) общей биомассы всех растений на единицу площади. Упрощение структуры фитоценозов обуславливает изменение видового состава и численности антомофауны, при этом снижается разнообразие генотипов в популяциях насекомых [61]. Аналогичные изменения наблюдаются в структуре орнитокомплексов - резкое снижение видового разнообразия (при уменьшении количества видов и ярко выраженном доминировании нескольких видов) - отмечены при сплошном сельскохозяйственном освоении или урбанизации территорий [88].

Уменьшение внутривидового разнообразия организмов в результате антропогенного воздействия отмечено и нами. Так, для животных, обитающих в условиях нестабильного климата, как уже отмечалось, в целом свойствен значительный фенотипический полиморфизм. Однако в этих же условиях население грызунов из агроценозов, где разнообразие в абиотическом блоке повышается за счет добавления ряда антропогенных факторов, связанных с хозяйственной деятельностью, более монотипно по сравнению с популяцией из естественной экосистемы [86, 88].

На уменьшение видового разнообразия сообществ и генетического разнообразия видовых популяций организмов, происходящее вследствие интенсивной хозяйственной деятельности человека, указывает Ю. Одум [148], а на упрощение структуры экосистем и ослабление способности их к регуляции в результате суммарного эффекта естественных и антропогенных факторов - Дж. Вудвелл [30].

Р. Уиттенер [175], отмечая, что загрязнение среды обычно сокращает видовое разнообразие, тем не менее связывает этот феномен с элиминацией наиболее чувствительных к стрессам видов, а не реакцией сообщества как целого на изменение условий среды. Нам представляется такая точка зрения односторонней. За исключением тех случаев, когда действительно один или несколько из многих абиотических факторов (в том числе и антропогенных) достигают экстремальных значений, являющихся летальными для того или иного вида или сообщества в целом (пожары, ураганы, наводнения, извержения вулканов, высокие дозы радиации и т.п.), в пределах толерантности живых организмов реакция их на изменения величины тех или иных абиотических факторов, а также комплекса факторов будет различной. Это касается не только видовых популяций, входящих в биотическое сообщество, но и сообщества в целом как

одного из высших уровней интеграции живой материи.

Таким образом, приведенные примеры свидетельствуют о том, что повышение разнообразия в подсистеме абиотических компонентов вызывает альтернативную реакцию в структуре биотического сообщества - разнообразие на тех или иных иерархических уровнях подсистемы биотического блока уменьшается.

Некоторые исследователи делают попытки определить критический уровень видового разнообразия биотических сообществ для отдельных регионов (См., например, работу Р.И. Бурды [19], указавшей в качестве критического уровня флористического разнообразия для флор-изолятов юга-востока Украины наличие 350-400 видов. Обеднение видового состава ниже этой цифры, по мнению автора, связано с нарушением в таксономической, экологической, фитоценотической структуре флоры-изолята).

Отдельно целесообразно проанализировать характер антропогенного воздействия, когда значения одного или нескольких антропогенных факторов достигают значительных величин. В этих условиях, как уже отмечалось, разнообразие абиотического блока заметно снижается, что должно вызывать альтернативную реакцию в разнообразии подсистемы биотических компонентов. Как свидетельствуют данные некоторых исследователей, такая картина имеет место в действительности. Так, например, в популяциях животных, обитающих в биотопах, где концентрация промышленных выбросов очень велика (что уменьшает разнообразие абиотического блока), наблюдается более высокий уровень фенотипической вариабельности по сравнению с популяциями из менее загрязненных биотопов [12].

Анализ результатов, полученных многими исследователями при изучении влияния аварии на Чернобыльской АЭС на живые организмы, позволил проверить справедливость развиваемых нами положений. Так, было установлено, что в зоне ЧАЭС наблюдается увеличение частоты мутаций и хромосомных aberrаций у различных видов растений и животных [48, 50, 96, 139, 154, 195, 197], а также у людей, подвергшихся облучению [52, 107, 196]. Кроме того, отмечено повышение частоты редких фенотипов и в целом увеличение фенотипической изменчивости и внутривидового разнообразия у насекомых [168-170] и грызунов [94]. Особо следует обратить внимание на то обстоятельство, что повышение частоты мутаций и хромосомных aberrаций наблюдалось по мере возрастания мощности дозы облучения.

Такая же картина характерна и для внутривидового раз-

нообразия фенетической структуры популяций насекомых - число фенотипов и их выровненность увеличивается по градиенту возрастания мощности дозы. И это вполне понятно, так как в центральной части зоны, благодаря высокому значению одного фактора (радиация), разнообразие абиотического блока минимально, что влечет за собой альтернативное изменение (увеличение) разнообразия в подсистеме биотического блока. По мере удаления от центра к периферии зоны величина радиации уменьшается, что ведет к возрастанию разнообразия комплекса абиотических факторов и к соответствующему снижению разнообразия в иерархической структуре подсистемы биотического блока.

Аналогичная картина характерна и для биотических сообществ, разнообразие которых в зоне выше, чем за ее пределами. По мнению многих исследователей, это связано не столько с радиоактивным загрязнением местности, сколько со вторичными радиэкологическими факторами: сокращением хозяйственной деятельности человека, отсутствием фактора беспокойства и т.п. Действительно, "вторичные радиэкологические факторы", а вернее - уменьшение числа антропогенных факторов, входящих в подсистему абиотического блока, наряду со значительной величиной радиационного фактора, обуславливают реакцию снижения разнообразия абиотической компоненты экосистемы. Последнее должно приводить к увеличению разнообразия подсистемы биотического блока. А так как, по-видимому, изменение разнообразия в подсистеме абиотических факторов довольно значительное, то и соответствующая реакция биотического сообщества с неизбежностью должна затрагивать высший уровень иерархии этой подсистемы (видовое разнообразие биотического сообщества). Очевидно, это и имеет место в действительности. Несмотря на отсутствие расчетов индекса Шеннона-Уивера в самих работах и невозможностью произвести расчет по материалам публикаций, можно, тем не менее, говорить о повышении видового разнообразия биотических сообществ в целом, основываясь на полученных авторами результатах в отношении увеличения количества видов и выровненности их численности для видокомплексов, орнитокомплексов и териокомплексов [31, 32, 163, 164], а также фаунистических комплексов паразитических организмов [97].

Рассмотренные выше теоретические положения, подтвержденные многочисленными экспериментальными данными, позволяют заключить, что в основе структурно-функциональной организации экосистем

лежит принцип [закон] альтернативного разнообразия: функциональная устойчивость системы обусловлена компенсаторным альтернативным изменением разнообразия в структуре взаимодействующих подсистем. Таким образом, любое изменение разнообразия в структуре управляющей подсистемы будет вызывать противоположно направленное изменение разнообразия в управляемых подсистемах.

Механизмы, с помощью которых осуществляется регуляция, обеспечивают компенсаторное изменение разнообразия в структуре управляемых подсистем разных иерархических уровней и включаются последовательно "снизу вверх" в зависимости от амплитуды колебаний разнообразия в управляющей подсистеме. Это позволяет биосистемам сохранять устойчивость во времени не только в процессе колебательного режима, но и в гораздо более значительных временных интервалах (в ходе успешной экосистем и их эволюции).

Еще У.Р. Эшби [203, с. 294] указывал, что "только разнообразие может уничтожить разнообразие". Из сформулированного выше закона альтернативного разнообразия становится понятной мысль одного из основателей применения теории информации для характеристики биологических систем - увеличение разнообразия факторов внешней среды уменьшает (уничтожает по У.Р. Эшби) разнообразие биосистем.

Было уже отмечалось, что успешная биотических сообществ и эволюция экосистем направлены на достижение максимальной сложности своей структуры в пределах, допускаемых условиями среды. При этом процесс усложнения заключается не только в увеличении числа компонентов и их выровненности (т.е. в повышении видового разнообразия), но и в возрастании разнообразия структуры сообщества благодаря усложнению пищевой цепи (трофической сети), т.е. в увеличении разнообразия путем усложнения горизонтальной и вертикальной структурированности ("многомерная структурированность"). Примерами такой многомерной структурированности в сообществах может служить ярусно-биооптический и пространственно-временная дифференциация отдельных видовых популяций животных, гильдийная структурированность по Р. Уиттекеру [175], а также альфа-разнообразие (разнообразие внутри местообитаний или внутри сообщества) [143, 175] и др. Для более крупных ландшафтно-экосистемных подразделений обычно выделяют бета-разнообразие (разнообразие местообитаний), а также гамма-разнообразие (общее разнообразие) - для оценки разнообразия в обширных регионах биома, континента,

острова и т. д. [143, 175].

Ранее были рассмотрены некоторые механизмы, изменяющие разнообразие в подсистемах тех или иных уровней иерархии биосистем, способные компенсировать изменения в разнообразии компонентов абиотического блока. Естественно, что перечень таких механизмов гораздо шире, при этом их действие может быть достаточно специфичным в зависимости от характера изменений абиотических факторов и особенностей биологических систем. Однако даже проведенный краткий анализ, по-видимому, достаточен для разработки некоторых аспектов стратегии хозяйственной деятельности человека в современных условиях, на что хотелось бы обратить особое внимание.

Как известно, для достижения высокой продуктивности экосистем проводятся различные мероприятия, направленные в конечном счете на упрощение сообщества животных или растений (популяция одного вида, монокультура, чистая линия и т. п.). При этом сокращаются трофические цепи, снижается разнообразие сообществ и, тем самым, уменьшается рассеивание энергии, расходуемой на обменные процессы. Поддержание биосистем в таком состоянии требует вмешательства человека и искусственного повышения разнообразия в блоке абиотических компонентов. Это достигается, например, при культивировании сельскохозяйственных растений путем проведения различных агротехнических мероприятий (внесение удобрений, внедрение определенных приемов обработки почвы и посевов, борьба с вредителями и болезнями, орошение и т. д.), т. е. совокупностью мер, направленных на увеличение разнообразия комплекса абиотических факторов с целью сохранения динамического равновесия биотического блока экосистем с условиями среды. При этом, как правило, возрастают энергетические и, соответственно, материальные затраты на поддержание функционирования эксплуатируемых биосистем.

Однако с позиций сформулированного принципа (закона) альтернативного разнообразия, по-видимому, гораздо проще и энергетически выгоднее для поддержания динамического равновесия с внешней средой добиваться повышения разнообразия культивируемых или эксплуатируемых биотических сообществ (будь-то посевы сельскохозяйственных растений или популяции охотничье-промысловых видов животных). И хотя это положение уже получило теоретическое обоснование [123] и экспериментальное подтверждение [16, 124], тем не менее считаем целесообразным еще раз остановиться на нем.

Каким же может быть выход в практической деятельности человека при эксплуатации биотических сообществ?

Он видится, прежде всего, в кардинальном изменении методологии хозяйствования, заключающемся в том, чтобы при эксплуатации экосистем учитывался альтернативный характер взаимодействия структурного разнообразия абиотического и биотического блоков. Так, например, необходим переход от монодоминантных к полидоминантным сообществам, в которых за счет более четкой дифференциации экологических ниш, занимаемых отдельными видовыми популяциями, удастся резко повысить эффективность использования ресурсов [125]. Если же это невозможно, то при упрощении эксплуатируемых сообществ растений или животных важно обеспечивать разнообразие хотя бы на низших уровнях иерархии подсистем биотического блока, т. е. должны быть комбинации, в той или иной мере обеспечивающие разнообразие на одном или нескольких уровнях интеграции биосистем. Комбинации типа "монокультура - чистая линия" должны быть, по крайней мере, заменены на комбинации "монокультура - фенотипическое (генетическое) разнообразие" или "поликультура - чистые линии". Реализация таких комбинаций (в зависимости от преследуемых целей) позволит значительно снизить энергетические, а, следовательно, и материальные траты.

Таким образом, современное природопользование должно руководствоваться фундаментальными законами природы, одним из которых является основной кибернетический принцип взаимодействия подсистем в рамках единой системы. Этому принципу соответствует сформулированный нами закон альтернативного разнообразия, согласно которому функциональная устойчивость экосистем возможна при условии компенсаторного альтернативного изменения разнообразия в структуре их важнейших подсистем (т. е. при равнонаправленности изменений структурного разнообразия в управляющей и управляемой подсистемах). Указанные кибернетические и биологические закономерности должны играть, несомненно, первостепенную роль при решении современных экологических проблем, а поэтому они имеют огромное значение для выработки стратегии природопользования. Игнорирование этих фундаментальных принципов функционирования экосистем может подорвать естественные основы существования живого и поставить человечество на грань самоуничтожения.

Теперь хотелось бы кратко остановиться на эволюционных механизмах, обеспечивающих существование и развитие биосистем, а также показать роль закона альтернативного разнообразия в эволюции органического мира.

В этой связи не будем ставить своей целью рассмотрение вопроса возникновения жизни на Земле, а, исходя из законов развития материального мира, примем, что жизнь представляет собой закономерное явление, обязательный результат развития материи, одну из ее высших форм движения, и, следовательно, органическая эволюция выступает как логическое продолжение эволюции неорганической [24]. При этом прежде всего интересно выяснить в каком направлении развивался и продолжает развиваться этот процесс, каковы его движущие силы и возможные механизмы?

Крупнейшим достижением современной науки является установление факта, что основной эволюционной тенденцией является не только ускорение биотического круговорота веществ в биосфере [18, 21, 78, 79, 117, 120, 167], но и увеличение разнообразия биоты путем усложнения ее структурированности. Последнее обуславливается перманентным возрастанием способности биоты к аккумуляции проходящего потока свободной энергии, что ведет в целом к постепенному увеличению продуктивности и информационной "емкости" биосферы, а в результате этого - к росту негэнтропии и соответствующему накоплению информации [7, 9, 24, 37, 73, 78, 85, 86, 99, 101, 122, 128, 132, 135, 142, 143, 147, 158, 202, 230].

Рассмотренные выше особенности структурно-функциональной организации экосистем не только не противоречат этим фундаментальным принципам органической эволюции, а скорее подтверждают ее магистральное направление, заключающееся в совершенствовании кинетики обменных процессов, в усложнении структуры биологических систем, во все большем удалении их от состояния термодинамического равновесия [147, 201]. Более того, с развитием и совершенствованием жизни все возрастающую роль начинают играть информационные характеристики, отличающиеся "огромной энергетической выгодой, точнее экономией использования энергии на развитие самой структуры" [147, с. 102].

Анализ направленности эволюционных процессов в биосфере, в том числе и эволюции систем информации, был сделан М. А. Воинственным [24], что избавляет нас от необходимости подробно останавливаться на этом вопросе. Следует, однако, особо подчеркнуть важнейший тезис, выдвинутый автором, что движущими силами эволюции материи, обеспечивающими ее непрерывность, является диалектическая "пара" противоположных, взаимопротиворечивых сил: "сохранения определенной структурной упорядоченности (негэнтропия) и отдачи этой упорядоченности (энтропия)" [24, с. 7].

Впоследствии М. А. Голубец [36, 37] показал, что движущей силой органической эволюции является противоречие между непрерывно изменяющимися условиями среды и наследственностью живых организмов, которое обусловлено противодействием двух противоположных процессов - абиотического энтропийного и биотического негэнтропийного.

На важнейшую роль информационной составляющей в эволюции биосистем указывал В. А. Кордюк [91], отмечая при этом, что эволюция - это информационный процесс, а "информационная составляющая является фактором, компенсирующим изменения окружающей среды, выходящие за рамки нормального физиологического ответа" [91, с. 196]. Таким образом, В. А. Кордюк подошел к решению вопроса о том, что в основе функционирования и эволюции биологических систем лежат компенсаторные изменения разнообразия (информационной составляющей) в их структуре в ответ на изменения условий среды.

В последние годы в связи с широким применением системного подхода в биологических исследованиях характер эволюционного процесса трактуется более широко, чем это было до недавнего времени, хотя мнения исследователей расходятся в отношении того, являются ли микро- и макроэволюция двумя сторонами единого процесса эволюции или представляют принципиально различные явления в развитии органического мира. Не вдаваясь в анализ соотношения микро- и макроэволюции, отметим только, что эволюцию следует, очевидно, рассматривать как сложный исторический процесс, охватывающий живые системы всех уровней организации - от отдельного организма до биосферы включительно [18, 24, 36, 37, 66, 91, 143, 147, 184 и др.].

Идея связывать процесс эволюции живых организмов через взаимодействие их с совершенно конкретной формой проявления среды, под которой понимают экосистему или биогеоценоз, высказывалась еще Д. Н. Кашкаровым [81]. В дальнейшем она получила отражение в трудах многих исследователей [108, 167, 193, 200 и др.]. В частности, у Э. Майра [108] можно найти мысль о том, что видообразование в экосистемах происходит тогда, когда формируется "потенциальная экологическая ниша". Следовательно, в настоящее время достаточно широко распространен взгляд, согласно которому эволюция происходит в экосистеме, а поэтому ведущая роль в этом процессе принадлежит экосистемным факторам.

Проанализированные нами аспекты взаимодействия разнокачественных подсистем в рамках единой системы (экосистемы) позволяют

включить, что как биосистемы разного уровня интеграции не способны существовать вне экосистем, так и их эволюция должна быть тесно связана с эволюцией последних. При этом преобразования структурно-функциональной организации экосистем оказываются причиной развития входящих в их состав видовых популяций, а эволюционные изменения на популяционном уровне, в свою очередь, могут влиять на характер структуры и особенности функционирования экосистем [18, 24, 36, 37, 65, 66, 91, 122, 137, 143, 148, 184 и др.].

В настоящее время не вызывает сомнений факт, что значительная генетическая изменчивость организмов в природных популяциях создает все возможности для протекания процесса эволюции, причем "чем выше уровень генетической изменчивости в данной популяции, тем быстрее она эволюционирует" [1, с. 41]. А так как главным звеном в цепи эволюционных преобразований следует считать взаимодействие организмов с окружающей средой, которое реализуется через выживание наиболее приспособленных к данным условиям особей, то "основная роль естественного отбора как эволюционного фактора связана с регулированием полиморфизма популяций в направлении сужения или расширения их норм реагирования, а также с преобразованием нейтральных признаков в адаптивные" [184, с. 213-214].

В связи с тем, что колебания условий внешней среды вызывают постоянные перестройки в структуре биосистем, амплитуда этих перестроек, их направленность и стабилизация во времени могут происходить с равной скоростью в зависимости от характера изменений во внешней среде. Поэтому эволюционные изменения живых организмов должны характеризоваться неравномерностью, неодинаковой масштабностью и равнонаправленностью. Это четко прослеживается на особенностях протекания эволюционного процесса путем чередования периодов "когерентной" и "некогерентной" эволюции [65, 66].

По-видимому, когерентный филогенез наблюдается тогда, когда изменения во внешней среде незначительны и вследствие этого разнообразие абиотических факторов высоко. Последнее обуславливает никакую скорость молекулярной эволюции, которая характеризуется постепенным накоплением нейтральных мутаций и/или рекомбинаций, не оказывающим существенного влияния на фенотип особей и в целом на фенотипическую структуру популяций.

Совершенно иная ситуация складывается в те промежутки времени, когда происходит значительное возрастание амплитуды коле-

баний одного или нескольких абиотических факторов. Это приводит к уменьшению разнообразия в блоке абиотических компонентов, что вызывает соответствующую реакцию биоты, направленную на увеличение разнообразия в структуре биосистем. Последняя индуцирует включение механизмов регуляции, обеспечивающих повышение общего фенотипического разнообразия организмов: резкое увеличение частоты мутаций, ускоренное протекание процессов рекомбинации, возрастание количества хромосомных перестроек и другие явления, нередко затрагивающие (кроме молекулярных и внутриклеточных структурных изменений организмов) структуры более высоких уровней интеграции, в том числе и надорганизменных систем. В таких условиях, вероятно, и могут происходить интенсивные процессы формообразования.

Подтверждением этому могут служить исследования П. Уильямсона [231], касающиеся эволюции пресноводных улиток по материалам в отложениях Северной Кении. В результате проведенных работ было выяснено, что новые формы улиток возникали за сравнительно короткие интервалы времени (от 5 до 50 тыс. лет) при значительных колебаниях уровня озер. Наряду с этим, как установил автор, в течение гораздо более длительных периодов со стабильными природными условиями улитки заметно не изменялись.

В качестве еще одного примера можно привести уже рассмотренные нами изменения таксономического состава микротериокомплексов на юге Восточной Европы [171]. Анализируя эти изменения (см. рис. 4), можно заметить когерентные и некогерентные периоды в эволюции грызунов и выделить переломные этапы, связанные с резкими изменениями климата в регионе (трансгрессии водоемов, увлажнение или аридизация, значительное похолодание и т.п.). В этих условиях, по всей вероятности, происходили наиболее интенсивные процессы формообразования, о чем свидетельствует и увеличение амплитуды колебаний величины таксономического (родового) разнообразия.

Таким образом, рассмотренные здесь и ранее вопросы чередования когерентной эволюции некогерентным филогенезом, очевидно, могут найти свое объяснение, если принять, что в основе структурно-функциональной организации экосистем лежит закон альтернативного разнообразия, заключающийся в том, что для сохранения функциональной устойчивости экосистем, вплоть до биосферы включительно, необходимым условием являются компенсаторные, противоположно направленные изменения разнообразия в структуре вза-

имодельствующих подсистем.

В последнее время все более широкое распространение получают воарения, что экологические регрессии в рамках одной или нескольких экосистем, а также глобальные изменения климата, приводящие в конечном итоге к массовому вымиранию живых организмов, способствуют эволюционным преобразованиям сохранившихся и вновь вселившихся организмов, а также ускорению эволюционного процесса в целом. При этом отмечается, что без существенных колебаний абиотических факторов процесс эволюции протекал бы чрезвычайно медленно, особенно на уровне макроэволюции [18], а все ароморфозы, сопровождавшиеся последующей радиацией видообразовательного характера, возникли в результате или под влиянием экологических кризисов [184].

Следовательно, в стабильных условиях эволюция организмов, входящих в состав устойчивых экосистем, должна быть крайне замедлена, а если и происходит, то может характеризоваться только микроэволюционными преобразованиями [18]. Так, например, основываясь на факте, что экосистемы влажного тропического леса не подвергались принципиальным изменениям уже в течение последних 20 млн. лет, мы неизбежно приходим к выводу, что здесь должны сохраняться и наиболее архаичные формы, и не только в одной группе организмов [182].

В этой связи важно еще раз подчеркнуть, что, так как эволюция организмов происходит в экосистемах, то для понимания особенностей протекания этого процесса необходимым условием является выяснение характера изменений в структурно-функциональной организации экосистем, что может пролить свет на суть происходящих событий. И действительно, возвращаясь к уже рассмотренному нами принципу минимального разнообразия и к вопросу о его роли в эволюции, а также к условиям, при которых становится возможным достижение биосистемами критического уровня разнообразия (см. рис. 3), мы сталкиваемся с необходимостью анализа особенностей функционирования и развития биосистем с позиций выполнения закона альтернативного разнообразия.

Так, при стабилизации внешних условий, когда довольно высокое разнообразие абиотического блока наблюдается на протяжении длительных промежутков времени, полиморфная популяция может постепенно превратиться в мономорфную. Если наиболее адаптированы в данных условиях гетерозиготы, то популяция при кажущейся фенотипической мономорфности сохраняет генетическую гетерогенность в

скрытом виде [185], что обеспечивает ее устойчивость и способность к эволюционным преобразованиям. Однако возможны ситуации, когда популяция того или иного вида будет представлена в основном гомозиготами (кривые распределения признаков организмов с правой и левой асимметрией встречаются в природе достаточно часто). В этом случае преимущество будут получать гомозиготные особи, что неизбежно приведет со временем к гомозиготизации популяции.

В стабильных условиях при значительном разнообразии комплекса абиотических факторов такая мономорфная популяция будет характеризоваться высокой степенью приспособленности и может сохранять функциональную устойчивость длительное время. Однако любые достаточно большие по амплитуде и протяженные во времени изменения величины одного или нескольких факторов, ведущие к уменьшению разнообразия в абиотическом блоке, с неизбежностью будут вызывать адекватную реакцию популяции, направленную на повышение фенотипического разнообразия. Если возможности для увеличения разнообразия вследствие высокой степени гомозиготизации популяции крайне ограничены, то минимальный уровень разнообразия, ранее обеспечивавший ее функциональную устойчивость, в новых изменившихся условиях может трансформироваться в критический. Достижение критического уровня разнообразия вызовет ускоренное снижение численности популяции и последующее ее исчезновение. При далеко зашедшей специализации и ограниченности ареала того или иного вида такой процесс вполне вероятен. Очевидно, вымирание многих организмов в ходе эволюции было связано с достижением видовыми популяциями в силу указанных причин критического уровня разнообразия. По-видимому, и в настоящее время исчезновение многих видов растений и животных можно объяснить действием таких механизмов.

В ходе биологической эволюции, по-видимому, неоднократно возникали моменты, когда изменения во внешней среде вызвали необходимость увеличения фенотипического разнообразия организмов. При этом преобразования фенотипа происходили в результате повышения темпов молекулярной эволюции. Однако скорость молекулярной эволюции не могла возрастать беспредельно и была ограничена какими-то максимальными значениями для различных групп. Можно полагать, что довольно часто при резких изменениях разнообразия абиотических факторов скорость молекулярной эволюции в той или иной группе организмов достигала предельных значений, но даже

этого в ряде случаев было недостаточно для компенсаторного увеличения фенотипического разнообразия. Это предопределяло возможность осуществления "горизонтального" переноса генов между клетками [17, 91] и, таким образом, повышения фенотипического разнообразия биосистем путем трансдукции. Подобный трансдуктивный обмен наследственной информацией в значительной мере характерен для прокариотов и, на наш взгляд, направлен на поддержание функциональной устойчивости этих организмов при изменениях условий внешней среды и выполнение закона альтернативного разнообразия. Кроме того, по мнению некоторых исследователей [17, 91, 184], трансдуктивный обмен способствовал возникновению симбиотических форм, дальнейшему усложнению их структурной организации и, несомненно, мог играть важную роль в эволюции.

На определенном этапе эволюционного процесса в связи с дальнейшим усложнением организации некоторых групп организмов появились формы с четко выраженной адаптивной структурой, приспособление которых к условиям внешней среды обеспечивалось не только и не столько путем изменения скорости молекулярной эволюции, сколько за счет прогрессивного развития некоторых органов и систем органов и объединения их в так называемые "функциональные системы" [184]. Такие организмы получали преимущество при изменениях условий внешней среды благодаря автономизации их развития, идущего по энергетически выгодному пути [188], что способствовало значительному расширению их нормы реакции без заметных структурных преобразований генома.

Можно высказать предположение, что прогрессивное развитие некоторых функциональных систем и, в частности, центральной нервной системы, было прямо связано с повышением уровня фенотипического разнообразия за счет усложнения поведенческих (энергетически более выгодных) реакций, что в целом позволяло биосистемам поддерживать общий уровень необходимого для определенных условий внешней среды разнообразия без значительных энергетических затрат. Если такое предположение верно, то должно иметь место уменьшение скорости молекулярной эволюции у высших форм. И хотя мнения исследователей в этом вопросе расходятся, данные некоторых авторов [124, 210, 216, 217] свидетельствуют о снижении темпов молекулярной эволюции при переходе от низших организмов к высшим и, в частности, от низших млекопитающих к высшим.

Следовательно, с усложнением биологических систем в ходе эволюции возникли формы, характеризующиеся функционально-систем-

ной организацией с высокой адаптивной лабильностью, приспособление которых к условиям внешней среды происходит благодаря системной форме изменчивости [184], включающей в себя кроме структурного и функциональный аспект, позволяющий оперативно формировать модель фенотипа, наиболее соответствующую экологической обстановке. Появление таких форм - результат прогрессивной эволюции биосферы, направленной на повышение биологического разнообразия, а в качестве движущей силы эволюционного процесса выступают компенсаторные, противоположно направленные изменения разнообразия в структуре взаимодействующих подсистем (абиотического и биотического блоков), находящие отражение в сформулированном нами закоме альтернативного разнообразия.

Естественно, что в столь кратком обзоре невозможно в достаточной мере осветить проблему эволюции живого и вне нашего поля зрения остались многие важнейшие вопросы, требующие дальнейшей углубленной проработки. Однако даже постановка задач в этом направлении, на наш взгляд, представляет значительный интерес. В дальнейшем мы надеемся продолжить рассмотрение некоторых сторон этой очень интересной фундаментальной проблемы.

В заключение еще раз подчеркнем, что жизнь возникла не случайно, ее появление было подготовлено всем ходом развития материального мира. При этом, как отмечает Е. А. Седов [158], процесс повышения степени упорядоченности движения, присущий всей неорганической природе, наиболее ярко проявился в общей тенденции эволюции жизни - переходе от простых ее форм к более сложным. А так как "информация - это единая мера упорядоченности движения, пригодная для оценки любых ее форм, начиная от механических перемещений частиц в пространстве и кончая процессами развития самых сложных систем" [158, с. 29], то необходимым условием развития биологических систем является накопление ими поступающей из окружающей среды информации, с помощью которой осуществляется процесс авторегуляции, обеспечивающий их функциональную устойчивость.

В этой связи можно согласиться с мнением Е. А. Седова [158], что "возникший и развивавшийся благодаря теории информации новый взгляд на природу негэнтропийных процессов уже сегодня позволяет сделать обобщающий вывод о том, что источником информации, вносящей упорядоченность, направленность в различные виды движения, является воздействие на это движение любых видов полей" [158, с. 35] и "... что наряду с законом всемирного тяготения в мас-

штабах Вселенной действует также закон всемирного равновесия, суть которого заключается в том, что обезценивание энергии (рост энтропии), обусловленное рассеиванием тепловой энергии, компенсируется накоплением информации (уменьшением энтропии), обусловленным концентрацией массы, осуществляющейся под действием гравитационных сил" [158, с. 35].

Таким образом, уже этот краткий обзор дает возможность заключить, что, очевидно, существуют действующие на всех уровнях организации материальных систем закономерности, позволяющие рассматривать процесс развития этих систем с позиций теории информации и выявлять то общее, что характерно для них, в форме принципов (законов), являющихся отраженными в нашем сознании "моделями движения" материи. По-видимому, и сформулированный выше закон альтернативного разнообразия, лежащий в основе функционирования и эволюции экосистем, достаточно адекватно отражает процессы, свойственные развитию материи в условиях нашей планеты.

Список литературы

1. Айала Ф. Х. Механизмы эволюции // Эволюция. - М.: Мир, 1981. - С. 33-65.
2. Акимов И. А., Емельянов И. Г., Крыжановский В. И., Монченко В. И., Надворный В. Г., Подишук В. В., Полуда А. М. Фаунистические комплексы русла и прибрежных биотопов Дуная как индикатор экологического состояния реки // Водн. ресурсы. - 1992 (в печ.).
3. Акопов А. Ю. Информационное взаимодействие живых систем со средой (эволюционный аспект) // Системн. исследования. Методол. пробл. Ежегодник. 1981. - М.: Наука, 1981. - С. 182-192.
4. Алимов А. Ф. Основные положения теории функционирования экосистем // Гидробиол. журн. - 1990. - 26, N 6. - С. 3-12.
5. Алимов А. Ф. Севонные и многолетние изменения биомассы зообентоса континентальных водоемов // Там же. - 1991. - 27, N 2. - С. 3-9.
6. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. - М.: Наука, 1983. - 280 с.
7. Альмукулов Э. Дж., Шукуров Э. Дж. Биосферная функция разнообразия // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 9.
8. Антамонов Ю. Г. Моделирование биологических систем. - Киев:

Наук. думка, 1977. - 260 с.

9. Арбатов А. А., Вольшаков Б. Е. Мир и ноосфера: проблемы и перспективы развития // Окружающая среда и мир на планете. - М.: Наука, 1986. - С. 78-99.
10. Важан Н. М. Полиморфизм по окраске в популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris*) коррелирует с характером онтогенеза гормональных систем и стресс-реактивностью // Пробл. микроволлции. - М.: Наука, 1988. - С. 3-4.
11. Базилевич Н. И., Злотин Р. И., Титлянова А. А. Трансформация травяных биогеоценозов умеренного пояса под влиянием антропогенных факторов // Вопр. динамики биогеоценозов. Чтения памяти В. Н. Сукачева. IV. - М.: Наука, 1987. - С. 28-59.
12. Батлуцкая И. В. Генетический подход к изучению изменчивости рисунка надкрыльев клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus*) в Белгородской обл. // Генетика природных популяций (Мат-лы IV Всес. совещ. Борок, ноябрь, 1990). - М., 1990. - С. 16-18.
13. Бауэр Э. С. Теоретическая биология. - М.: Изд-во ВИЭМ, 1936. - 235 с.
14. Бердников В. А. Основные факторы макроэволюции. - Новосибирск: Наука, 1990. - 253 с.
15. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. - М.: Мир, 1989. - 2. - 479 с.
16. Боговин А. В. Трансформация искусственных луговых фитоценозов и основные направления хозяйственного их использования // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 21-22.
17. Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. - М.: Мир, 1978. - 304 с.
18. Будыко М. И. Эволюция биосферы. - Л.: Гидрометеоиздат, 1984. - 488 с.
19. Бурда Р. И. Видовое разнообразие флоры при ее антропогенной трансформации // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 25.
20. Васильева Е. Ю., Софинский А. В. Эволюционное значение последовательных колебательных процессов // Пробл. макроэволюции. - М.: Наука, 1988. - С. 138.
21. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. - М.: Наука, 1965. - 374 с.
22. Виленикин В. Н. Колебания численности популяций животных // Колебат. процессы в биол. и хим. системах. - М.: Наука, 1967. -

С. 404-411.

23. Випаренко В.С. К вопросу о селективности как моменте организации живых систем // Организация и эволюция живого. - Л.: Наука, 1972. - С. 56-57.

24. Войственский М.А. К вопросу о направленности эволюционных процессов // Вестн. зоологии. - 1978. - № 6. - С. 3-9.

25. Воловик С.В., Волох А.М., Загородняя Ю.К., Кавакова С.М., Морякова В.К., Трубицкова А.П. Динамика видовой разнообразия причерноморских лиманских экосистем // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 29-30.

26. Волькенштейн М.В. Физика, биофизика, теоретическая биология // Методол. и теор. пробл. биофизики. - М.: Наука, 1979. - С. 5-11.

27. Волькенштейн М.В. Современная физика и биология // Вопр. философии. - 1989. - № 8. - С. 20-33.

28. Волькенштейн М.В., Расс Т.С. О вымирании видов // Докл. АН СССР. - 1987. - 206, № 6. - С. 1513-1516.

29. Вгоров П.П., Вгорова В.Н. Эталоны природы (Проблемы выбора и охраны). - М.: Мысль, 1983. - 207 с.

30. Вудвелл Дж. Круговорот энергии в биосфере // Биосфера. - М.: Мир, 1972. - С. 41-59.

31. Габер Н.А., Сабиневский Е.В. Птицы антропогенного ландшафта 30-километровой зоны ЧАЭС // Биол. и радиэкол. аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 69.

32. Гайченко В.А., Крыжановский В.И., Стовбчатый В.Н., Панов Г.М., Жежерин И.В., Микитюк А.Ю., Легейда И.С., Титар В.М. Экологическая обстановка в 30-километровой зоне ЧАЭС и ее изменения за 3 послеаварийных года // Там же. - С. 57.

33. Гершензон С.М. Основы современной генетики. - Киев: Наук. думка, 1979. - 507 с.

34. Гиляров А.М. Популяционная экология. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. - 192 с.

35. Гленсдорф П., Пригожин И. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуации. - М.: Мир, 1973. - 280 с.

36. Голубец М.А. Актуальные вопросы экологии. - Киев: Наук. думка, 1982. - 158 с.

37. Голубец М.А. Эволюция экосистем - определяющее условие прогрессивного развития органического мира // Экосистемн. исследования: Историко-методол. аспекты. - Владивосток: ДУО АН СССР, 1989. - С. 40-59.

38. Горбань А.Н., Хлебоброс Р.Р. Демон Дарвина: Идея оптималь-

ности и естественный отбор. - М.: Наука, 1988. - 208 с.

39. Горелов А.А. Экология - наука - моделирование (философский очерк). - М.: Наука, 1985. - 208 с.

40. Горчаковский П.Л. Устойчивость экосистем и фактор биологического разнообразия // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 35.

41. Грант В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. - М.: Мир, 1991. - 488 с.

42. Гродзинский А.М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. - Киев: Наук. думка, 1985. - 198 с.

43. Гродзинский А.М. Основи хімічної взаємодії рослин. - Київ: Наук. думка, 1973. - 207 с.

44. Гродзинский А.М., Богдан Г.П., Головки Э.А., Дежбенко Н.Н., Мороз П.А., Прутенская Н.И. Аллелопатическое почвоотомление. - Киев: Наук. думка, 1979. - 248 с.

45. Грюммер Г. Взаимное влияние высших растений. Аллелопатия. - М.: Изд-во иностр. лит., 1957. - 261 с.

46. Дажо Р. Основы экологии. - М.: Прогресс, 1975. - 416 с.

47. Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. - Кишинев: Глав. ред. Молд. Совет. Энциклопедии, 1990. - 408 с.

48. Дмитриева С.А. Генетические последствия действия ионизирующей радиации на природные популяции некоторых видов растений // Биол. и радиэкол. аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 157.

49. Дубинин Н.П. Общая генетика. - М.: Наука, 1976. - 592 с.

50. Духарев В.А., Абатурова М.П., Хромова Л.В., Мельник В.А. Влияние аварии на Чернобыльской АЭС на генетические процессы в популяциях хвойных видов // Биол. и радиэкол. аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 46.

51. Егорова В.Н., Курченко Е.И. Сохранение биологического разнообразия и структурно-функциональных свойств травянистых биоценозов как основа стабильности природных экосистем (на примере пойменных лугов) // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 42.

52. Елисеева И.М., Иофа Э.Л., Шевченко В.А. Оценка цитогенетических эффектов у детей, проживающих в районах с повышенным вследствие аварии на ЧАЭС уровнем радионуклидов // Биол. и радиэкол. аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 128.

53. Емельянов И.Г. Популяционные особенности стенобиотического ро-

ста некоторых внутренних органов *Microtus socialis* Pall. // Тр. 1 Международн. териол. конгр. - М., 1974. - 1. - С. 209-210.

54. Емельянов И. Г. Изменения скорости роста некоторых внутренних органов в различных весовых группах популяции рыжей полевки // Тр. 2 Всесоюз. совещ. по млекопитающим. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. - С. 76-78.

55. Емельянов И. Г. Изучение относительного роста некоторых внутренних органов общественных полевок популяции целинной степи Аскания-Нова // Вестн. зоологии. - 1976. - N 3. - С. 14-19.

56. Емельянов И. Г. Эколого-морфологическая характеристика и особенности динамики численности общественной полевки в степной зоне Украины // Там же. - 1979, N 4. - С. 56-61.

57. Емельянов И. Г. О понятии "емкость среды" // Биогеоценол. исследования на Украине. - Львов, 1984. - С. 9-11.

58. Емельянов И. Г. Равнообразие в биосистемах разной степени интеграции. Значение равнообразия в поддержании стабильности // Пробл. изучения и сохранения биол. равнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 44-45.

59. Емельянов И. Г., Золотухина С. И. Динамика морфо-физиологических признаков и углеводного обмена в популяции общественной полевки // Вестн. зоологии. - 1975. - N 4. - С. 45-50.

60. Емельянов И. Г., Межерин В. А., Михалевич О. А. Методы интегральной оценки организмов // Там же. - 1986. - N 3. - С. 46-57.

61. Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Некоторые механизмы регуляции численности в популяции общественной полевки // Некоторые вопр. экологии и морфологии животных. - Киев: Наук. думка, 1975. - С. 16-18.

62. Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Роль возрастного равнообразия компонентов биосистем разной степени интеграции в поддержании их стабильности // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. II. Млекопитающие. Птицы. - Свердловск, 1984. - С. 20-21.

63. Емельянов И. Г., Михалевич О. А., Золотухина С. И. Теоретическая модель сезонных ритмов и возможности их проявления у грызунов в условиях Украины // Вестн. зоологии. - 1978. - N 1. - С. 3-8.

64. Емельянова Л. В. Гаммариды литорали днепровских водохранилищ: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. - Киев, 1988. - 18 с.

65. Жерихин В. В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экол. прогнозирование. - М.: Наука, 1979. - С. 113-132.

66. Жерихин В. В. Биоценологическая регуляция эволюции // Пале-

онтол. журнал. - 1987. - N 1. - С. 3-12.

67. Жиляев Г. Г. Равнообразие в популяционных системах как основа их стабильности // Пробл. изучения и сохранения биол. равнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 47.

68. Заварзин Г. А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. - М.: Наука, 1974. - 142 с.

69. Заренков Н. А. Теоретическая биология. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. - 216 с.

70. Захаров В. М. Стабильность индивидуального развития и популяционная изменчивость животных: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. - М., 1986. - 50 с.

71. Захаров В. М., Шефтель Б. И., Александров Д. Ю. Нарушение стабильности развития на фазе пика численности в популяции млекопитающих // Докл. АН СССР. - 1984. - 275, N 3. - С. 761-764.

72. Зотин А. И. По поводу использования понятий энтропия и негэнтропия // Журн. общ. биологии. - 1971. - 32, N 1. - С. 27-36.

73. Зубов А. А. Магистрализация и демагистрализация в ходе эволюционного процесса // Вопр. антропологии. - 1985. - Вып. 75. - С. 14-26.

74. Изразль Ю. А. Роль мониторинга в управлении экономикой; экологическое нормирование // Комплексн. глобалн. мониторинг состояния биосферы. - Л.: Гидрометеонадат, 1986. - 1. - С. 31-38.

75. Исаков Ю. А., Каванская Н. С., Тишков А. А. Зональные закономерности динамики экосистем. - М.: Наука, 1986. - 151 с.

76. Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. - М.: Наука, 1978. - 148 с.

77. Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации // Журн. общ. биологии. - 1946. - 7, N 6. - С. 417-434.

78. Камшилов М. М. Круговорот органического вещества и проблема сущности жизни // Там же. - 1966. - 27, N 3. - С. 282-298.

79. Камшилов М. М. Эволюция биосферы. - М.: Наука, 1974. - 256 с.

80. Катинас Г. С. Уровни организации живых систем и биологические ритмы // Фактор времени в функц. организации деятельности живых систем. - Л., 1980. - С. 82-85.

81. Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. - М.; Л.: Медгиз, 1938. - 602 с.

82. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. - М.: Мир, 1985. - 400 с.

83. Кирличиников В. С. Биохимический полиморфизм и проблема так

называемой недарвиновской эволюции // Успехи соврем. биологии. - 1972. - 72, вып. 2 (5). - С. 231-248.

84. Ковда В. А. Биосфера и человечество // Биосфера и ее ресурсы. - М.: Наука, 1971. - С. 7-52.

85. Колчинский Э. И. В чем выражается эволюция биосферы? (Факты и гипотезы) // В. И. Вернадский и современная наука (Тез. докл. междунар. симп., посвящ. 125-летию со дня рожд. В. И. Вернадского, 4 марта, 1988). - Л., 1988. - С. 27-28.

86. Колчинский Э. И. О выделении основных тенденций в эволюции биосферы: историко-научные и методологические аспекты проблемы // Экосистем. исследования: Историко-методол. аспекты. - Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. - С. 5-39.

87. Конашев М. В. Экспериментальное изучение микроэволюции в США (30-40-е годы) // Биол. системы в равных условиях. - М.: Наука, 1982. - С. 151-154. - (Доклады МОИП Сер. общ. биологии, 1980).

88. Конов С. В. О принципах и механизмах регуляции в биологических системах // Методол. и теор. пробл. биофизики. - М.: Наука, 1979. - С. 78-89.

89. Константинов В. М., Хохлов А. Н., Асоскова Н. И. Устойчивость орнитокомплексов лесных птиц при антропогенной трансформации ландшафтов // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 67-68.

90. Конурбаев А. О., Шукуров Э. Д., Цеканов А. С. Биоценологическое равновесие экосистем Иссык-Кульской котловины // Там же. - С. 68-69.

91. Кордум В. А. Эволюция и биосфера. - Киев: Наук. думка, 1982. - 264 с.

92. Корнакер К. На пути к физической теории самоорганизации // На пути к теоретической биологии. 1. Прологомены. - М.: Мир, 1970. - С. 92-93.

93. Костюк В. Н. Функциональные особенности экологических систем и их моделирования // Пробл. взаимодействия общества и природы: философ. аспекты. - Рига, 1986. - С. 117-122.

94. Крапивко Т. П., Ильенко А. И. Влияние радиоактивных загрязнений на экологические и эволюционные процессы в популяциях грибов // Биол. и радиозкол. аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 87.

95. Кривошеев В. Г. Экологическая устойчивость и эволюция популяций и сообществ // Эволюц. генетич. исследования млекопитающ. ших. - Владивосток, 1990. - Ч. 1. - С. 104-114.

96. Крысанов Е. Ю., Крысанова И. А. Цитогенетический мониторинг в зоне аварийного загрязнения ЧАЭС // Биол. и радиозкол. аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 140.

97. Лабезная А. Г., Балагина Н. С., Кириенко К. М., Бычкова Е. И., Ефремова Г. А., Терешкина Н. В. Динамика фаунистических комплексов паразитических организмов в зоне ЧАЭС // Там же. - С. 80.

98. Левич А. П. Понятие устойчивости в биологии. Математические аспекты // Человек и биосфера. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976. - С. 138-175.

99. Левченко В. Ф. Физико-экологическая модель эволюции биосферы // В. И. Вернадский и современная наука (Тез. докл. междунар. симп., посвящ. 125-летию со дня рожд. В. И. Вернадского, 4 марта, 1988). - Л., 1988. - С. 28-30.

100. Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биологии. - 1990. - 51, N 5. - С. 619-631.

101. Лекявичюс Э. К. Элементы общей теории адаптации. - Вильнюс: Моклас, 1986. - 273 с.

102. Лекявичюс Э. К., Бальчюнас Д. В. Полиморфизм и комплементарность во внутривидовых отношениях. Опыт над дафниями // Журн. общ. биологии. - 1986. - 47, N 2. - С. 259-267.

103. Лима-де-Фариа А. Эволюция без отбора: Автоэволюция формы и функции. - М.: Мир, 1991. - 456 с.

104. Логинов А. А. Очерки по общей физиологии. Основные свойства и закономерности живых систем. - Минск: Выш. шк., 1976. - 240 с.

105. Лурье Д., Вагенсберг Х. Экстремальный принцип для разнообразия биомассы в экологии // Термодинамика и регуляция биол. процессов. - М.: Наука, 1984. - С. 153-163.

106. Мааер К. Конкуренция и сотрудничество // Механизмы биол. конкуренции. - М.: Мир, 1964. - С. 332-354.

107. Мазник Н. А. Аберрации хромосом в лимфоцитах периферической крови и электрофоретическая подвижность ядер клеток буккального эпителия у лиц, подвергшихся облучению в зоне ЧАЭС // Биол. и радиозкол. аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 131.

108. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. - М.: Мир, 1968. - 598 с.

109. Майр Э. Причина и следствие в биологии // На пути к теор. биологии. 1. Прологомены. - М.: Мир, 1970. - С. 47-58.

110. Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноза. - Новосибирск : Наука, 1984. - 250 с.
111. Максимов А. А. Природные циклы: Причины повторяемости экологических процессов. - Л.: Наука, 1989. - 237 с.
112. Максимов А. А., Ердаков Л. Н. Циклические процессы в сообществах животных. - Новосибирск : Наука, 1985. - 236 с.
113. Макфедьен Э. Экология животных. - М.: Мир, 1965. - 376 с.
114. Мандрыка О. Н. Морфологическая изменчивость формы раковин двусторчатых моллюсков как ступень микроэволюционного процесса // Пробл. микроэволюции. - М.: Наука, 1988. - С. 64-65.
115. Мауринь А. М., Никодемус О. Э., Раман К. К. Особенности начальных этапов эволюции экосистем урбанизированных территорий // Экосистемн. исследования: Историко-методол. аспекты. - Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. - С. 107-117.
116. Межжерин В. А. О различиях между естественным и искусственным отбором // Журн. общ. биологии. - 1975. - 36, N 4. - С. 504-512.
117. Межжерин В. А. Макрогенез и мегасукцессии - основные объекты исследования в палеонтологии // Четвертичн. период. - Киев, 1976. - Вып. 16. - С. 113-121.
118. Межжерин В. А. Динамика численности животных и построение прогнозов // Экология. - 1979. - N 3. - С. 5-12.
119. Межжерин В. А. Концепция энергетического баланса в современной экологии // Там же. - 1987. - N 5. - С. 15-22.
120. Межжерин В. А., Гречина А. С., Важенина И. И. Бещественно-энергетический поток и эволюционный процесс // Изв. АН СССР. Сер. биол. - 1983. - N 6. - С. 851-862.
121. Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Аспекты современной экологии и основные направления развития экологии млекопитающих на Украине // Вестн. зоологии. - 1985. - N 4. - С. 3-14.
122. Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих. - Киев: Наук. думка, 1991. - 204 с.
123. Межжерин В. А., Михалевич О. А., Важенина И. И. Модель управляемой агроэкологии. - Киев, 1981. - 74 с. - (Рукопись деп. в ВИНТИ, N 2453-81).
124. Межжерин С. В. Гетерозиготность популяций хребетных тварин: оценка за гомологичными локусами кодирующими ферменты // Доп. АН УРСР. - 1991. - N 1. - С. 128-130.
125. Миркин В. М. Об антропогенной эволюции растительности // Экосистемн. исследования: Историко-методол. аспекты. - Владивосток:

- ДВО АН СССР, 1989. - С. 94-106.
126. Мисюра А. В., Емец Г. П. Использование индекса удельного биотического разнообразия в биоиндикации водоемов Приднепровья // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 92.
127. Михайленко Л. С., Якушин В. М., Коднер Е. I. Бактериопланктон та його структурно-функціональні характеристики в річці Дунай // Доп. АН УРСР. - 1991. - N 1. - С. 131-134.
128. Михалевич О. А. Информация - разнообразие - эволюция // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 93.
129. Михалевич О. А., Емельянов И. Г. Теоретическая модель сезонных ритмов у млекопитающих // Общ. вопр. физиол. экологии. Температура среды и энергетика животного организма в природе и эксперименте. - Л., 1977. - С. 27-29.
130. Михалевич О. А., Емельянов И. Г. Роль возрастного разнообразия в динамике численности животных // Пробл. экологии Прибайкалья. - Иркутск, 1979. - IV. Популяц. аспекты экологии. - С. 41-42.
131. Мовчан Я. И., Семичаевский В. Д. Дистанционная биоиндикация: логико-методологические и конкретно-научные аспекты. - Киев, 1991. - 44 с. - (Препринт/ АН УССР, Ин-т ботаники).
132. Моисеев Н. Н. Человек и ноосфера. - М.: Мол. гвардия, 1990. - 352 с.
133. Молчанов А. М. Возможная роль колебательных процессов в эволюции // Колебат. процессы в биол. и хим. системах. - М.: Наука, 1967. - С. 274-288.
134. Мороз П. А. Аллелопатия в плодовых садах. - Киев: Наук. думка, 1990. - 208 с.
135. Морозов Н. Н. Повышение уровня организации живого как кибернетическая проблема // Пробл. макроэволюции. - М.: Наука, 1988. - С. 150-151.
136. Мэй Р. М. Эволюция экологических систем // Эволюция. - М.: Мир, 1981. - С. 173-193.
137. Назаров В. И. Учение о макроэволюции: На путях к новому синтезу. - М.: Наука, 1991. - 288 с.
138. Наумов Н. П. Теоретические основы и принципы экологии // Соврем. пробл. экологии. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1973. - С. 3-20.
139. Нилова И. Н., Семов А. Б., Таскаев А. И., Шевченко В. А. Традиционная клон-О2 высокочувствительный биоиндикатор радиационного поражения в зоне аварии на ЧАЭС // Биол. и радиоскол. аспекты

- последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 162.
140. Новосельцев В. Н. Теория управления и биосистемы. Анализ сохранятельных свойств. - М.: Наука, 1978. - 320 с.
141. Овсянников Л. Л., Пасеков В. П. Энергетика и эволюционная оптимальность признаков организмов // Журн. общ. биологии. - 1990. - 51, N 5. - С. 709-718.
142. Одум Ю. Основы экологии. - М.: Мир, 1975. - 740 с.
143. Одум Ю. Экология. - М.: Мир, 1986. - 2. - 376 с.
144. Панасюк П. В. Про математичне моделювання екологічних систем // Вісн. АН УРСР. - 1977. - N 1. - С. 84-98.
145. Паттен Б. Концепция информации в экологии // Концепция информации и биол. системы. - М.: Мир, 1966. - С. 135-165.
146. Петров Е. Г. Биологическое разнообразие как фактор устойчивости лесных экосистем в условиях антропогенного воздействия // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 101-102.
147. Печуркин Н. С. Энергетические аспекты развития надорганизменных систем. - Новосибирск: Наука, 1982. - 113 с.
148. Пианка Э. Эволюционная экология. - М.: Мир, 1981. - 400 с.
149. Плотников В. В. К эволюции структурно-функциональной организации экосистем // Экосистем. исследования: Историко-методол. аспекты. - Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. - С. 60-75.
150. Полищук В. В. К познанию воопланктона озера Нобель // Гидро-биол. журн. - 1991. - 27, N 1. - С. 11-18.
151. Полынский Ю. Н. Дополнительность и биофизика // Принцип дополнительности и материалист. диалектика. - М.: Наука, 1976. - С. 311-320.
152. Радзивилл А. А. Гидрофильность как предпосылка диссиметризации живого // Актуал. вопр. геологии Украины. - Киев: СОПС АН УССР, 1986. - С. 143-147.
153. Риклефс Р. Основы общей экологии. - М.: Мир, 1979. - 424 с.
154. Рождественская А. С., Самусенко Э. Г., Гончарова Р. И., Левина А. Б. Характеристика мелких млекопитающих из зоны аварии на ЧАЭС // Биол. и радиэкол. аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 85.
155. Свирижев Ю. М. Об иерархической устойчивости биологических сообществ // Мат. модели морских экол. систем. - Киев: Наук. думка, 1974. - С. 44-46.
156. Свирижев Ю. М. О математических моделях биологических сообществ

- и связанных с ними задачах управления и оптимизации // Мат. моделирование в биологии. - М.: Наука, 1975. - С. 30-52.
157. Северцов А. С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биологии. - 1990. - 51, N 5. - С. 579-589.
158. Седов Е. А. Эволюция и информация. - М.: Наука, 1976. - 232 с.
159. Семериков Л. Ф. Логика развития популяционной биологии // Экология. - 1987. - N 5. - С. 22-28.
160. Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. - М.: Изд-во иностр. лит., 1948. - 358 с.
161. Солсвьева Г. И. Экология почвенных нематод. - Л.: Наука, 1985. - 247 с.
162. Сочава В. Е. Введение в учение о геосистемах. - Новосибирск: Наука, 1979. - 320 с.
163. Стовбчатый В. Н., Петренко А. А. Состояние фауны Staphylinidae (Coleoptera) в 30-километровой зоне ЧАЭС // Биол. и радиэкол. аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 99.
164. Сущеня Л. М., Пикулик М. М., Пленин А. Е. Оценка радиэкологических последствий на фауну в зоне аварии Чернобыльской АЭС // Там же. - С. 58.
165. Термодинамика биологических процессов / Отв. ред. А. И. Зотин. - М.: Наука, 1976. - 280 с.
166. Термодинамика и кинетика биологических процессов / Отв. ред. А. И. Зотин. - М.: Наука, 1980. - 400 с.
167. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. - М.: Наука, 1969. - 408 с.
168. Титар В. М. Фенетические исследования наследственного и эпигенетического разнообразия животных в зоне Чернобыльской АЭС (30 км) // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе: Илим, 1990. - С. 133.
169. Титар В. М. Фенетические исследования изменчивости насекомых в 30-км зоне Чернобыльской АЭС // Биол. и радиэкол. аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 160.
170. Титар В. М., Кульчицкий С. С., Шеничный С. А. Фенетическая изменчивость колорадского картофельного жука в 30-км зоне Чернобыльской АЭС // Там же. - С. 153.
171. Толачевский В. А., Скорик А. Ф., Рековец Л. И. Грызуны верхне-неогеновых и раннеантропогенных отложений Хаджибейского лимана.

- Киев : Наук. думка, 1987. - 208 с.
172. Тринчер К. С. Биология и информация. Элементы биологической термодинамики. - М.: Наука, 1964. - 100 с.
173. Тюрин И. А. Специфика временных свойств биологических систем // Вопр. философии. - 1977. - N 6. - С. 82-91
174. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. Количественный подход. - М.: Мир, 1971. - 464 с.
175. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. - М.: Прогресс, 1980. - 328 с.
176. Уоддингтон К. К. Основные биологические концепции // На пути к теор. биологии. 1. Прологомены. - М.: Мир, 1970. - С. 11-38.
177. Урсул А. Д. Освоение космоса. - М.: Мысль, 1967. - 240 с.
178. Урсул А. Д. Природа и информация. - М.: Изд-во полит. лит-ры, 1968. - 287 с.
179. Ушаков В. П., Бугаева Е. А., Виноградова А. Н., Джамусова Т. А. Теплоустойчивость организма и полиморфизм эстераз печени травяных лягушек // Цитология. - 1977. - 19, N 1. - С. 76-81.
180. Хайлов К. М. Экологический метаболизм // Экология. - 1970. - N 2. - С. 22-32.
181. Харченко Т. А. Концепция экотон в гидробиологии // Гидробиол. журн. - 1991. - 27, N 4. - С. 3-9.
182. Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. - М.: Мир, 1977. - 398 с.
183. Чайковский Ю. В. Элементы эволюционной диатропики. - М.: Наука, 1990. - 272 с.
184. Черепанов В. В. Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. - Новосибирск : Наука, 1986. - 240 с.
185. Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперимент. биологии - 1926. - Сер. А. - 2, вып. 1. - С. 3-54.
186. Шайкин А. В. Закономерности в проявлении дискретных признаков окраски у окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Генетика природных популяций. - М., 1990. - С. 314-316.
187. Шварц Е. А. Роль ринэкологических закономерностей организации биотических сообществ в ограничении биологического разнообразия // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Фрунзе : Илим, 1990. - С. 149-150.
188. Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора) // Журн. общ. биологии. - 1968. - 29, N 1. - С. 12- 24.

189. Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. - Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. - 1969. - Вып. 65. - 200 с.
190. Шварц С. С. Популяционная структура биогеоценога // Изв. АН СССР. Сер. Биол. - 1971. - N 4. - С. 485-495.
191. Шварц С. С. Метаболическая регуляция роста и развития животных на популяционном и организменном уровнях // Там же. - 1972. - N 6. - С. 822-835.
192. Шварц С. С. Характер функциональных связей элементов биологических систем на популяционном и организменном уровнях // Экология. - 1972. - N 4. - С. 87-89.
193. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. - М.: Наука, 1980. - 280 с.
194. Шварц С. С., Пястолова О. А. Регуляторы роста и развития личинок земноводных. II. Разнообразие действия // Экология. - 1970. - N 2. - С. 38-54.
195. Шевченко В. Генетичні наслідки для флори й фауни аварії на Чорнобильській АЕС // Ойкумена (Укр. екол. вісник). - 1991. - N 2. - С. 73-79.
196. Шевченко В. А., Акаева Э. А., Башлыкова Л. Н., Бородкин П. А., Елисеева И. М., Зайнуллин В. Г., Иофа Э. Л., Нилова И. Н., Рубанович А. В., Семов А. В., Таскаев А. И. Цитогенетические эффекты у лиц, пострадавших в результате аварии на Чернобыльской АЭС // Биол. и радиэкол. аспекты последствий аварии на Чернобыльской атомной станции. - М., 1990. - С. 127.
197. Шевченко В. В., Гриних Л. И., Шевченко В. А. Цитогенетические эффекты в природных популяциях *Crepis tectorum*, подвергающихся хроническому облучению в зоне ЧАЭС // Там же. - С. 168.
198. Шмальгаузен И. И. Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением // Рост животных. - М.; Л., 1935. - С. 61-73.
199. Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка // Там же. - С. 74-84.
200. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. - Л.: Наука, 1969. - 494 с.
201. Шноль С. Э. Физико-химические факторы биологической эволюции. - М.: Наука, 1979. - 263 с.
202. Шугрин С. М., Обуг А. М. Солнечная активность и биосфера. - Новосибирск : Наука, 1986. - 128 с.
203. Эшби У. Р. Введение в кибернетику. - М.: Иностран. лит-ра, 1959. - 432 с.

204. Юрцев Е. А. Общая концепция биологического разнообразия: типы и уровни // Пробл. изучения и сохранения биол. разнообразия. - Брунае : Илим, 1990. - С. 155-156.
205. Юрцева О. В. Структура изменчивости и направления адаптивной эволюции *Pimpinella tragiум* Vill. // Пробл. микроэволюции. - М.: Наука, 1988. - С. 80.
206. Dobzhansky Th. Genetics of Evolutionary Processes. - New York : Columbia Univ. Press, 1970. - 505 p.
207. Dyduch-Falniowska A., Fyda J. Zespoły ślimaków dolnoregionowych polan tatrzańskich jako siedlisk półnaturalnych // Folia zool. - 1986. - **32**. - S. 59-81.
208. Głowadinski Z. Some ecological parameters of avian communities in the successional series of a cultivated pine forest // Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Biol. - 1979. - **27**, N 3. - P. 169-177.
209. Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. - 1977. - **3**. - P. 115-151.
210. Graf J. D. Genetique biochimique, zoogeographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) // Rev. suisse Zool. - 1982. - **89**, N 3. - P. 749-787.
211. Hannon B. Total energy costs in ecosystems // J. Theor. Biol. - 1979. - **80**. - P. 271-293.
212. Hutchinson G. E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. - 1957. - **22**. - P. 415-427.
213. King A. W., Pimm S. L. Complexity, diversity and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results // Amer. Natur. - 1983. - **122**, N 2. - P. 229-239.
214. King Ch. E. Adaptation of rotifers to seasonal variation // Ecology. - 1972. - **53**, N 3. - P. 408-418.
215. King M. C., Wilson A. O. Evolution at two levels: molecular similarities and biological differences between humans and chimpanzees // Science. - 1975. - **188**, N 4184. - P. 107-116.
216. Kuznicki L. Przewodnie problemy wspolczesnych badan nad mechanizmany ewolucyj // Wiad. parazytol. - 1972. - **18**, N 2-3. - P. 341-346.
217. Li W. H., Tanimura M. The molecular clock runs more slowly in man than in apes and monkeys // Nature. - 1987. - **326**, N 6108. - P. 93-96.
218. Main A. R. The Interitance of dorsal patten in Crinia species (Anura: Leptodactylidae) // J. Roy. Soc. West. Austr. - 1955. - **48**, pt. 2. - P. 60-64.
219. McArthur R. H. Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability // Ecology. - 1955. - **36**. - P. 533-536.
220. McNaughton S. J. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology // Amer. Natur. - 1977. - **111**, N 979. - P. 515-525.
221. Milstead W. W., Rand A. S., Steward M. M. Polymorphism in cricket frogs: An hypothesis // Evolution. - 1974. - **28**, N 3. - P. 489-491.
222. Nevo E. Adaptive color polymorphism in cricket frogs // Ibid. - 1973. - **23**, N 3. - P. 353-367.
223. Nevo E. Adaptive strategies of genetic systems in constant and varying environments // Population Genetics and Ecology. - New York e.a.: Acad. Press, 1976. - P. 141-158.
224. Nevo E. Genetic variation in natural population: patterns and theory // Theor. Popul. Biol. - 1978. - **13**, N 1. - P. 121-177.
225. Parris J. A. D., Bazzaz F. A. Competitive interaction in plant communities of different successional ages // Ecology. - 1982. - **63**, N 2. - P. 314-320.
226. Pimentel D. Species diversity and insect population outbreaks // Ann. Entomol. Soc. Am. - 1961. - **54**. - P. 76-86.
227. Powell J. R., Wistrand H. The effect of heterogeneous environments and a competitor on genetic variation in *Drosophila* // Amer. Natur. - 1978. - **112**, N 987. - P. 935-947.
228. Simpson G. G. The first three billion years of community evolution // Brookhaven Symp. Biol. - 1969. - **22**. - P. 162-167.
229. Tosic M., Ayala F. J. Density- and frequency-dependent selection at the Mdh-2 locus in *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. - 1981. - **97**, N 3. - P. 679-701.
230. Wicken J. S. A thermodynamic theory of evolution // J. Theor. Biol. - 1980. - **87**, N 1. - P. 9-23.
231. Williamson P. G. Paleontological documentation of speciation in Cenozoic molluscs from Turkana basin // Nature. - 1981. - **293**, N 5832. - P. 437-443.