

## Дискретность потоков жизни во времени: эволюционное значение биоквантов

С. В. ПУЧКОВСКИЙ

Удмуртский государственный университет  
426034 Ижевск, Красногеройская, 71

### АННОТАЦИЯ

Обсуждается биоквант как единица дискретности организации и фактор эволюции биосистем. Это понятие универсально для всех уровней организации живой материи. Выделены две фазы биокванта: акцептивная и стабильная. Обсуждаются адаптивное и эволюционное значения биокванта и его фаз, роль катастрофогенов.

### ВВЕДЕНИЕ

В современной биологии сторонникам организмизма противостоит сильная оппозиция [1–8], однако в более общем представлении идея целостности системной организованности и иерархии биосистем разных уровней приобрела широкое признание. Именно в этом смысле даже биосфера Земли рассматривается как единый организм [9, 10]. Такое понимание надвидовых биосистем становится все более популярным [11, 14], хотя традиционное неприятие этой идеи в отношении надорганизменных систем явно преобладает и провозглашение плюрализма в фитиценологии преждевременно. Если для индивидуума имеются системные аналоги на прочих уровнях организации (это клетка, популяция, эко-

система, биосфера), которые могут пониматься как формы дискретности живой материи в пространстве, возникает вопрос: имеются ли подобные аналоги для онтогенеза? Предположение о том, что онтогенез может рассматриваться в отношении временных изменений биоценозов и экосистем, высказывалось неоднократно [Clements, 1928, по: 16; 17–20 и др.] и вызвало сравнительно активную критику [4, 21–24]. Видимо, прямой перенос понятия “онтогенез” на другие уровни организации живых систем нецелесообразен. Однако для обсуждения вероятных проявлений дискретности потоков жизни на суб- и надорганизменном уровнях имеются достаточные фактические и методологические основания [25].

### Биологический квант

Нередко ученые, характеризуя живые системы, определяют их как открытые вполне однозначно [26–30 и др.] и не сопровождают это утверждение какими-либо уточнениями. Значительно реже авторы научных трудов пишут об ограниченной открытости биосистем [31–34]. Более обоснованным является именно второе мнение [35]. Клетки, организмы, популяции, экосистемы и биосфера в целом проявляют хорошо выраженную и давно известную избирательность в отношении внешних воздействий: вещественных, энергетических

и информационных\*. Селективность к поступлению в биосистему вещества и энергии на макромолекулярном, клеточном и организменном уровнях общеизвестна, к примеру аэробные и анаэробные формы жизни, различные типы питания (хемо-, фото-, гетеротрофные и т. д.), а также способность организмов селективно использовать ингредиенты солнечного излуче-

\* В данном случае обсуждается только структурная информация [36] т. е. черты организации самой биосистемы.

ния, проникающего в биосферу. Многочисленные иммигранты, заносимые человеком в чуждые условия, редко оказываются способными внедриться в состав аборигенных биоценозов, преодолев конкуренцию со стороны местных видов. Общеизвестна специфичность питания самых разнообразных организмов, включая видовые, популяционные, возрастные и половые различия. В разное время существования биосистем (в ходе онтогенеза или сукцессии) их способность к утилизации вещества и энергии может существенно меняться. Есть достаточные основания утверждать, что в отношении вещества и энергии живые системы проявляют хорошо выраженную избирательность. Они, в частности, осуществляют концентрацию (накопление) определенных веществ и энергии; результат этой жизнедеятельности в весьма наглядной форме человек обнаруживает в виде полезных ископаемых [37, 38].

В еще большей степени живые системы избирательны по отношению факторов, могущих изменить их собственную организацию. Для макромолекул, клеток и организмов принято говорить о наследственности — весьма консервативной сущности биосистем. Однако явную консервативность демонстрируют и генофонды популяций, а также черты организации биоценозов, экосистем и биосферы. В связи с выраженными способностями надорганизменных биосистем к самоорганизации, самовоспроизводству и самовосстановлению рядом авторов высказаны в той или иной форме предложения признать наличие у этих биосистем наследственности [25, 39–44].

Временная дискретность потоков жизни обнаруживает себя в более или менее правильных пульсациях или цикличности существования биосистем разных уровней организации. Любые кванты живой материи включают в себя две обязательные фазы: стабильную и акцептивную [25]. В стабильной фазе биосистема проявляет прежде всего высокую степень консервативности своей организации и по состоянию структурной информации приближается к классу закрытых (замкнутых) систем [51]. Акцептивная фаза, напротив, отличается значительно большей степенью открытости биосистемы, что делает возможными преобразования ее организации. Будущее биосистемы, находящейся в стабильной фазе, предельно определено — вплоть до наступления акцептивной фазы. В этом новом состоянии будущее биосистемы оказывается весьма много-

Некоторые исследователи находят основания для применения этого понятия в отношении небиологических систем [41, 45, 46]. М. А. Голубец [47] предложил назвать механизм генетической памяти экосистемы симпластом, а В. К. Савченко [42] — геноценозом; существующее понятие, предложенное последним из цитируемых авторов для биосферы — геносфера.

У сторонников идеи наследственности надорганизменных биосистем есть противники [48, 49], однако выработка соответствующего понятия для различных биосистем необходима. Будет ли продвигаться познание биосистем по пути универсализации старого понятия или появятся новые — вопрос не из самых важных. В данном случае существенны свойства всех биосистем — их консервативность и ограниченная доступность для факторов, которые могли бы изменить организацию живых систем. Способность биосистем к организационным перестройкам заметно меняется во времени, поэтому полезным было бы понятие, аналогичное онтогенезу (организм во времени), однако применимое и к биосистемам других уровней организации. Таковым может служить биологический квант (биоquant), предложенный Г. П. Коротковой [50] для уровня индивидуумов. Впоследствии Г. Д. Дымина [16] распространила его на проявления дискретности биосистем других уровней организации, однако онтогенез не равноценен биоquantу, а представляет собой частный случай последнего. Если онтогенез — это индивидуальное развитие во времени, то биоquant — это любая биосистема во времени.

### **Фазы биоquantа**

значным: она может погибнуть, восстановить status quo и, наконец, существенно изменить собственную организацию и при этом выжить.

Наступление акцептивной фазы может быть обусловлено в основном эндогенно или в основном экзогенно, хотя общим правилом, видимо, является взаимодействие внешних и внутренних факторов при некоторой степени преобладания либо первых (организмы), либо вторых (популяции и экосистемы). Факторы, именуемые катастрофогенами [25, 35], в большей или меньшей степени нарушают целостность биосистемы, изменяя ее организацию. Катастрофогены, как правило, — мощные факторы, которые в состоянии оказать разрушительное воздействие на биосферу. Это обстоятельство делает необходимой сравнительную кратковременность акцептивной фазы, которая сменяется значительно более длительной

стабильной. Квантованность потоков жизни как естественное чередование стабильной и акцептивной фаз - универсальное свойство биосистем любого уровня организации.

Идея дискретной динамики и эволюции разнообразных живых систем высказывалась в науке не однажды, на эту тему существует довольно обширная литература [52–60 и др.]. В своей тек-

Природа во многих своих проявлениях циклична: есть основания говорить о циклах галактики, Солнечной системы, активности Солнца, Земли, многих химических процессов [62]. Поэтому с самого своего возникновения живая материя испытывала ритмические воздействия [27, 63, 64]. Физико-химическая природа навязывала живой материи цикличность экзогенного происхождения, кроме того, в биосистемах формировались собственные, внутренние причины для периодических явлений. Видимо, уже на ранних стадиях эволюции жизни механизм цикличности включал в себя внешние и внутренние факторы, а иерархии биосистем соответствовала иерархия биоквантов.

Молекулы ДНК, можно сказать, консервативны, но в момент репродукции достаточно уязвимы для действия мутагенов (т. е. катастрофогенов), что приводит к мутациям [65–67]. Вопрос о наличии акцептивной фазы для клеточного уровня остается открытым. Возможно, роль таковой играет процесс репродукции макромолекул.

На уровне онтогенеза акцептивная фаза — это время размножения. В основном наступление данной фазы детерминируется эндогенно: генотипическая изменчивость организмов обеспечивается некоторыми особенностями гаметогенеза, неравной вероятностью сочетаний при скрещивании.

Определенную роль в этом процессе играют и внешние факторы-мутагены. Согласно Г. Л. Карсону [Carson, 1975, по: 60], в геномах организмов бисексуальных видов есть две генетические системы: “открытая” и “закрытая”. Закрытая представлена супергенами, которые очень консервативны и способны изменяться только под воздействием катастрофически действующих причин.

В эволюции популяций акцептивной фазе соответствует депрессия численности [68, 69], причинной основой для которой может явиться сочетание внешних и внутренних катастрофогенов. В результате популяция может погибнуть или восстановить численность и, видимо, генофонд. Кроме того, вероятны эволюционные новообра-

тологической концепции А. А. Богданов [61] рассматривает тектологический акт — понятие общее для любых систем. Идея биокванта не столь универсальна и адаптируется к комплексу знаний о живых системах. Возможно, наряду с акцептивной и стабильной фазами окажется разумным выделить в пределах биокванта фазы роста и восстановления.

### Происхождение и разнообразие биоквантов

зования, в том числе и такие, которые связаны с рядом эволюционных эффектов: это эффект основателя, волны жизни, квантовая эволюция [70–75]. В генетических системах популяций также есть “закрытая” составляющая [Carson, 1982, по: 34], изменение которой возможно только под действием экстраординарных факторов. Культивирование домашних животных и выведение их новых пород также можно соотнести с представлением о биокванте. Порода домашних животных с достаточно ценными свойствами защищена от случайных скрещиваний: она находится в стабильной фазе. Некоторые изменения породных свойств в стабильной фазе возможны — сравнительно постепенные, возникающие при участии непрекращающегося отбора. Однако если селекционер ставит задачу выведения новой породы, он обеспечивает наступление акцептивной фазы: с повышенной изменчивостью организации. Один из основных методов при этом — нарушение изоляции и целенаправленное скрещивание. Например, при выведении американской породы крупного рогатого скота А. Джонс скрещивал между собой породы шароле, герефорд, браман, дургамский скот и бизона [76]. Вполне сформированная порода вновь переводится в стабильную фазу, что обеспечивает сохранение ее полезных качеств. Надо отметить, что последовательность событий в селекции хорошо согласуется с концепцией прерывистого равновесия [54, 77]. Сходные фазы предполагаются в процессах этногенеза, которые “как жизни организмов, дискретны: они имеют начала и концы” [78, с. 505].

Г. Л. Дымина [16] утверждает, что биологическим квантом на уровне биоценозов является сукцессионный цикл. Экосистемы любых уровней, включая биомы и биосферу Земли, также проявляют квантованность в соответствии с цикличностью разных периодов: их протяженность может изменяться от нескольких до десятков и сотен миллионов лет [55, 79–85]. Сравнительно хорошо изученная динамика оледенений в геологиче-

ской истории Земли показывает, что периодичность ледниковых циклов многообразна: интервалы между сходными фазами могут составлять от  $150 \cdot 10^6$  до 44, 22 и 11 лет [86]. В связи с техногенной трансформацией современных экосистем выделяются два их относительно устойчивых состояния и одно — неустойчивое (критическое); переход из одного устойчивого состояния в другое происходит очень быстро, по типу триггера [87]. О внутренних причинах экосистемных катастроф определенно судить трудно, хотя их действие предполагается [23, 80, 81, 84, 88]; внешние же катастрофогены разнообразны и могут иметь космическую, планетарную и биотическую природу. В настоящее время к ним добавились причины, связанные с человеческой деятельностью.

Организация биосистем, как известно, есть почти всегда результат эволюционного компромисса между разнонаправленными тенденциями. Необходимость сохранения черт организации, ранее многократно доказавших свою полезность, должна сочетаться с неизбежностью адаптивных новообразований по причине изменений в надсистеме (среде обитания) — эпизодических, циклических и поступательных. Уже по этой причине живые системы никогда не могли быть организационно только закрытыми или только открытыми. Наличие биоквантов с чередованием стабильной и акцептивной фаз обеспечивало и продолжает обеспечивать необходимый компромисс.

Видимо, циклический характер многих явлений абиотической природы наложил отпечаток на природу живых систем, изначально дискретных во времени: суточные, сезонные и многолетние периоды задавались экзогенно. Формирование индивидуума с протяженным и сложным онтогенезом усложнило и механизм организационной изменчивости, в котором возросли роль и разнообразие эндогенных факторов. Процессы репликации, мейоза, гаметогенеза в целом, оплодотворения соответствует акцептивной фазе биокванта на этом уровне организации. Отрицать роль внешних факторов в организационной изменчивости индивидуумов нельзя, но она относительно невелика в сравнении с таковой на надиндивидуальных уровнях. Для популяций и экосистем в квантованности потоков жизни наиболее значимы внешние катастрофогены, которые, независимо от своей природы, вызывают частичное разрушение биосистем. Подобно мутациям, организационная изменчивость популяций

Биосистемы надорганизменных уровней отличаются от прочих своей слабой интегрированностью [24, 89], поэтому их биокванты не вполне равноценны. Очевидно, что биоквант (онтогенез) организмов четко отграничен, степень внутренней детерминации фаз биокванта значительна. Напротив, биосистемы надорганизменных уровней состоят из рассредоточенных в пространстве подсистем, слабо связанных между собой. На этих уровнях биоквант бывает отграничен не столь четко и правильно, его фазы, видимо, детерминируются при большей доле внешних факторов. Филогенез и биоквант популяций и экосистем труднее различить в потоках жизни [25].

### Эволюционная роль биоквантов

и экосистем является неопределенной, т. е. изменения носят случайный характер. Можно предполагать, что такие популяции и экосистемы подвергаются действию отбора [25, 64, 75, 77, 84, 90–92], а в целом, как известно, за экологическими катастрофами и массовыми вымираниями в истории Земли всегда следовало ускорение эволюционных новообразований [55, 75, 83]. Н. Ф. Реймерс [93] пишет об эволюции биосферы как о каскадном процессе, с замедлениями и ускорениями.

Квантованность потоков жизни может быть отнесена к числу наиболее древних и универсальных адаптивных черт организации всех живых систем. Биологический квант — своего рода фактор эволюции [25], значение которого обнаруживается в изменении степени благоприятствования для функционирования других факторов эволюции. В стабильной фазе наиболее заметна роль наследственности, а также стабилизирующий эффект естественного отбора. В акцептивной фазе повышается роль катастрофогенов, организационной изменчивости, преобразования подсистем. Возможно снижение некоторых аспектов конкуренции между популяциями и особями, возникновения направлений естественного отбора. В акцептивной фазе возрастает степень открытости биосистем, меняется соотношение давления жизни и сопротивления среды. Видимо, именно в акцептивной фазе формируется основной запас организационной изменчивости, который может быть реализован в последующей истории биосистемы, включая ее стабильную фазу.

Обнаруженная в природе биосистема, находящаяся в акцептивной фазе, заслуживает большего

внимания. Такая биосистема (популяция, экосистема) может не только оказаться кандидатом на вымирание, она может проявить принципиально новые свойства организации, в том числе — и весьма существенные для человека. Если популя-

ции в стабильной фазе мало податливы на управляющие воздействия человека, то объекты, находящиеся в акцептивной фазе, могут быть значительно более перспективными с точки зрения целенаправленных изменений, полезных для человека

## ЛИТЕРАТУРА

- 1 В D Collier, G W Cox, A W Johnson, Ph C Miller, *Dynamic Ecology*, N Y, Englewood Cliffs, 1973
- 2 А Г Воронов, История биологии (с начала XX века до наших дней), М, Наука, 1975, 221–230
- 3 Г А Новиков, Очерк истории экологии животных, Л, Наука, Ленингр отд-ние, 1980
- 4 Ю И Чернов, Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970 годы), Л, Наука, Ленингр отд-ние, 464–478
- 5 В Грант, Видообразование у растений, М, Мир, 1984
- 6 Э Тскавичус Элементы общей теории адаптации, Вильнюс Мокстас, 1986
- 7 А М Гиляров *Журн общ биологии* 1988, **49** 2, 202–217
- 8 G R Fleischaker, *Uroboros*, 1991, **1** 2, 23–43
- 9 J E Lovelock, *Gaia a New Look at Life on Earth*, Oxford, Oxford Univ Press, 1987
- 10 E Goldsmith, *Biology Forum*, 1990, 2–3, 361–368
- 11 J M Emlen, *Ecology An Evolutionary Approach* Reading, Mass Addison-Wesley, 1973
- 12 Г А Заварзин, *Природа*, 1990, 5, 8–17
- 13 М А Федонкин, Там же, 1991, 9, 10–18
- 14 А М Гиляров, *Журн общ биологии*, 1994, **55** 2, 238–249
- 15 Б М Миркин, Там же, 1990, **51** 2, 261–272
- 16 Г Д Дымина, Опто- и филогенез Объем основной эволюирующей единицы фитоценозов Препринт, Новосибирск СО АН СССР, 1987
- 17 Г Е Михайловский, Ю А Захватин, *Журн общ биологии*, 1986, **57** 7, 759–768
- 18 S Banerjee, P R Sibbald, J Marc, *J Theor Biol*, 1990, **143** 1, 91–111
- 19 И В Стебасв, Ж Ф Пивоварова, *Журн общ биологии* 1992 **53** 5 715–729
- 20 В В Жерихин Междунар симпозиум “Эволюция экосистем” М Палеонтологический институт РАН 1995, 46
- 21 Г А Новиков Очерк истории экологии животных Л Наука Ленингр отд-ние, 1980
- 22 Р Уитткер, Сообщества и экосистемы, М, Прогресс, 1980
- 23 С М Разумовский, Закономерности динамики биоценозов, М, Наука, 1981
- 24 M Conrad, *Adaptability the Significance of Variability from Molecule to Ecosystem*, N Y and L, Plenum Press, 1983
- 25 С В Пучковский, Эволюция биосистем Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени, Ижевск, Изд во Удм ун-та, 1994
- 26 L Bertalanffy, von, *General System Theory Foundation, Development, Applications*, N Y, G Brasillier, 1969
- 27 Б С Соколов, Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие, Л, Наука, Ленингр отд-ние, 1981, 5–12
- 28 Н Н Моисеев, Алгоритмы развития, М, Наука, 1987
- 29 И И Дедю, Экологический энциклопедический словарь, Кишинев Молдавская Сов Энциклопедия, 1989
- 30 Р Фокс Энергия и эволюция жизни на Земле, М Мир 1992
- 31 И И Шмальгаузен, *Бюл МОИП Отд биол*, 1961, **66** 2, 104–135
- 32 И И Шмальгаузен, Вопросы дарвинизма Неопубликованные работы, М, Наука, 1990
- 33 В В Суходолец, *Генетика*, 1984, **20** 10, 1573–1583
- 34 E H Bryant, *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*, Berlin etc, Springer-Verlag, 1989
- 35 С В Пучковский, *Вестн Удмуртского ин-та*, 1992, 3 3–16
- 36 А Д Урсул, Методологические вопросы биокibernетики, М, Наука, 1974, 26–52
- 37 В И Вернадский, Биосфера, М, Мысль, 1967
- 38 А В Лапо, Следы былых биосфер или рассказ о том как устроена биосфера и что осталось от биосфер геологического прошлого, М, Знание, 1987
- 39 Б А Быков, Флора и растительные ресурсы Казахстана, Алма Ата, Наука, 1975, 23–35
- 40 М Бион, Дж Харпер, К Таупсид, Экология особи популяции и сообщества, Т 2, М, Мир, 1989
- 41 А Лима-де-Фариа, Эволюция без отбора автоэволюция формы и функции, М, Мир, 1991
- 42 В К Савченко, Геносфера Генетическая система биосферы, Минск, Наука и техника, 1991
- 43 Л О Карпачевский, *Природа*, 1992, 11, 52–62
- 44 А С Раутиан, *Журн общ биологии*, 1993, **54** 2, 131–148
- 45 Х Патти, Происхождение предбиологических систем М, Мир, 1966, 385–403
- 46 В А Франк-Каменецкий, Н В Котов, Э А Гойло, *Природа*, 1991, 6, 54–58
- 47 М А Голубец, Методологические проблемы эволюционной теории, Тарту, Изд во Ин-та зоологии и ботаники АН ЭССР, 1984, 50–52
- 48 В И Василевич, Очерки теоретической фитоценологии Л, Наука, Ленингр отд-ние 1983
- 49 Ю И Чернов, Фауногенез и филогенез М Наука 1984, 5–24
- 50 Г П Корогкова, Происхождение и эволюция онтогенеза Л, Изд-во Ленингр ун-та, 1979
- 51 И Пригожин, От существующего к возникающему время и сложность в физических науках, М, Наука, 1985
- 52 Д Н Соболев, Начала исторической биогеотики, Киев, Гос изд-во Украины, 1924
- 53 Б Л Личков, К основам современной теории Земли, Л Изд-во Ленингр ун-та, 1965
- 54 С Дж Гулд, Катастрофы и история Земли Новый упиформизм, М, Мир, 1986, 13–41
- 55 В А Красилов, Нерешенные проблемы теории эволюции, Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, 1986
- 56 С В Мейен, Современная палеонтология Методы, направления, проблемы, практическое приложение, Т 2, М, Недра, 1988, 31–44
- 57 Б С Соколов, И С Барсков, Современная палеонтология Методы, направления, проблемы, практическое приложение, Т 2, М, Недра, 1988, 245–254
- 58 A Fontdevila (Ed), *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*, Berlin etc, Springer Verlag 1989

59. J. Maynard Smith, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 1989, В 325, 241–252.
60. В. И. Назаров, Учение о макроэволюции: на путях к новому синтезу, М., Наука, 1991.
61. А. А. Богданов, Тектология. Всеобщая организационная наука. Кн. 2, М., Экономика, 1989.
62. А. Бабляниц, Молекулы, динамика и жизнь. Введение в самоорганизацию материи, М., Мир, 1990.
63. М. Рутген, Происхождение жизни (естественным путем), М., Мир, 1973.
64. М. М. Камшилов, Эволюция биосферы, М., Наука, 1973.
65. И. Гершкович, Генетика, М., Наука, 1968.
66. Дж. Уотсон, Молекулярная биология гена, М., Мир, 1978.
67. Р. Б. Хессин, Непостоянство генома, М., Наука, 1984.
68. А. В. Яблоков, Популяционная биология, М., Высш. шк., 1987.
69. М. Е. Сулей, (Ред.), Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты, М., Мир, 1989.
70. Д. Т. Симпсон, Темпы и формы эволюции, М., Иностранная литература, 1948.
71. Э. Майр, Зоологический вид и изоляция, М., Мир, 1968.
72. Л. Меттлер, Т. Грегг, Генетика популяций и эволюция, М., Мир, 1972.
73. Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков, Краткий очерк теории эволюции, М., Наука, 1977.
74. Р. М. Brakefield, *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*, Berlin etc., Springer-Verlag, 1989, 145–161.
75. В. Грант, Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории, М., Мир, 1991.
76. Н. Г. Дмитриев, Породы скота по странам мира. Справочная книга, Л., Колос, 1978.
77. S. M. Stanley, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1975, 72: 2, 646–650.
78. Л. Н. Гумилев, Ритмы Евразии: эпохи и цивилизации, М., Экспресс, 1993.
79. Д. Лэк, Численность животных и ее регуляция в природе, М., Иностранная литература, 1957.
80. К. А. Куркин, Системные исследования динамики лугов, М., Наука, 1976.
81. В. В. Жерихин, Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов, М., Наука, 1978.
82. А. А. Максимов, Л. Н. Ермаков, Циклические процессы в сообществах животных (биоритмы, сукцессии), Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985.
83. У. А. Берген, Ван Дж. А. Кауверинг, С. Дж. Гулд и др., Катастрофы и история земли: новый униформизм, М., Мир, 1986.
84. Ю. Одум, Экология, Т. 1, 2, М., Мир, 1986.
85. D. Jablonski, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 1989, В 325, 357–368.
86. Б. Джон, Э. Дербишир, Г. Янг и др., Зимы нашей планеты, М., Мир, 1982.
87. Е. Л. Воробейчик, О. Ф. Садыков, М. Г. Фарафонов, Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень), Екатеринбург, УИФ, Наука, 1994.
88. С. М. Яблоков-Хирозян, Проблемы эволюции. Т. 2, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1979, 154–169.
89. Г. Х. Шапошников, *Журн. общ. биологии*, 1975, 36: 3, 323–335.
90. G. Williams, *Natural Selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought*, Princeton, Princeton Univ. Press, 1966.
91. П. Кейлоу, Принципы эволюции, М., Мир, 1986.
92. А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов, Эволюционное учение (дарвинизм). Учебник, М., Высш. шк., 1989.
93. Н. Ф. Реймс, Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы), М., Россия молодая, 1994.

# Указатель статей

## Том 4 (1997)

- Аграрное природопользование Алтайского края и экологические аспекты его территориальной организации, 205
- Антропогенная трансформация серых лесных почв котловин юга Средней Сибири, 405
- Баланс углерода в агроэкосистемах Средней Сибири, 355
- Баланс углерода в сосняках Средней Сибири, 375
- Биогеохимическая ситуация в бассейне верхней Оби, 149
- Биоконверсия технического лигнина методом вермикомпостирования, 511
- Биологическое разнообразие лесов России – предложения к программе действий, 545
- Биомасса почвенных микроорганизмов в условиях моделирования различных режимов биологического круговорота, 435
- Биотехнология новых форм грибных фунгицидов для защиты растений, 495
- Биоценотическая характеристика Мультиных озер (Горный Алтай), 185
- Влияние растений на содержание почвенного органического вещества, 427
- Водоросли горных водотоков юга Западной Сибири. Разнообразие и таксономическая структура, 91
- Встречаемость энтомопатогенных кристаллообразующих бактерий вида *Bacillus thuringiensis* в почвах Сибири и Казахстана, 571
- Динамика орнитокомплексов г. Саратова, 655
- Динамика численности птиц в сосновых лесах Мещеры в 1971–1986 гг., 641
- Дискретность потоков жизни во времени: эволюционное значение биоквантов, 553
- Дыхание растений и эмиссия углекислого газа в болотной экосистеме, 385
- Зимняя активность стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) на юге Сибири, 595
- Значение и трофические особенности ортоптероидных насекомых в пустынных экосистемах (Северные Каракумы), 269
- Иерархическая классификация органов животных по метаболическим типам углеводно-липидного обмена математическими методами (количественное подтверждение гипотезы А. Лабори), 559
- Изменение авифауны лесонасаждений Северного Казахстана, 663
- Изменение биологических параметров ветвистоусых ракообразных семейства Daphniidae (Straus) под воздействием воды р. Обь, 173
- Изменение продуктивности ландшафтов Западной Сибири в связи с различным использованием земель (на примере Новосибирской области), 347
- Изменение сообществ прямокрылых Белоруссии при антропогенном воздействии, 287
- Изменение темпов размножения мароккской саранчи в условиях Узбекистана, 323
- Изучение характеристик реагентов для биолюминесцентных экотестов, 459
- Интродукция и охрана редких и исчезающих видов флоры Сибири, 19
- Информационные технологии в решении экологических проблем, 229
- Использование зерна злаковых культур для биохимической переработки, 515
- Использование микробного антагонизма в борьбе с инфекционным полеганием семян хвойных, 501
- Использование отходов бактериальной биомассы для биосинтеза фермента люциферазы, 525
- Исследование кинетики поглощения газообразных токсикантов замкнутым объемом, содержащим смешанный ценоз высших растений (на модельном объекте), 481
- Исследование процесса брожения зернового сусла, 521
- Исследование разрушаемости микробных полиоксиканоатов, 505
- К вопросу комплексного использования бактериальной биомассы, 533
- Классификация экологических групп напочвенных животных на примере жуков-жужелиц Западно-Сибирской равнины, 597
- К оценке риска неконтролируемого развития генетически модифицированных микроорганизмов в окружающей среде, 447
- Красноголовый пилильщик-ткач в сосновых молодняках Красноярского края, 609
- Ландшафтный подход к решению региональных проблем природопользования, 127
- Леса из берёзы даурской (*Betula daurica*) – элемент маньчжурской лесостепи в растительном покрове Сибири, 59
- Метод дифференциации механизмов плотностной регуляции численности популяции микроорганизмов, 453
- Метод половой гибридизации в изучении биологического разнообразия на примере рода Пырейник (*Elymus* L.), 77
- Методы изучения биоразнообразия декоративных растений при интродукции в Сибири, 45
- Механорецепторы и жизненные формы саранчовых, 327
- Микрофлора филлосферы напочвенных мхов лесных биогеоценозов, 579
- Моделирование круговорота углерода в автономной экологической системе, 537
- Морфоэкологическая характеристика сибирского хариуса Горного Алтая, 179
- Окисление элементной серы ацидофильными тионовыми бактериями, 475

# Авторский указатель

## Том 4 (1997)

- Абакумова В. В., 459  
Агапова О. А., 335  
Агафонов А. В., 81  
Агафонова О. В., 77  
Адам А. М., 631  
Адамович В. В., 453  
Амшесв Р. М., 621  
Апанин А. А., 631  
Андреев Л. Н., 3  
Ануфриев В. М., 631  
Арсеньева И. А., 495  
Атавин А. А., 117  
Бабенко А. С., 595  
Байков К. С., 29  
Бапасв Е. В., 51  
Барашков В. А., 533  
Баянова Ю. В., 525  
Безкорвайная И. Н., 393, 429  
Бейм А. М., 199  
Белый А. В., 467, 475  
Беляева О. Г., 505  
Блинова Т. К., 631  
Богомоллова Н. В., 571  
Бомар Ч. Р., 241  
Бреус И. П., 369  
Брунов В. В., 635  
Бугакова Т. М., 579  
Бугров А. Г., 335  
Букресва С. Л., 363  
Бурлак В. А., 589  
Вартастанов Л. Г., 631  
Васильева О. Ю., 45  
Вахрушев А. А., 631  
Ведрова Э. Ф., 375, 393  
Винокуров Ю. И., 117  
Власенко В. И., 419  
Волова Т. Г., 489, 505  
Вороница Т. Ю., 515, 521  
Высоцкая Л. В., 335  
Гаврилов И. К., 627  
Галкин Г. И., 609, 615  
Ганпаров Ф. А., 323  
Гермогенов Н. И., 635  
Голованова Т. И., 501  
Горбунов А. Б., 35  
Горбунов Ю. Н., 3  
Грасюкова Н. А., 467  
Громовых Т. И., 495, 501  
Гукасян В. М., 501  
Гуревич Ю. Л., 467, 475  
Гусаченко А. М., 335  
Данилова А. А., 363  
Дегерменджи А. Г., 453  
Долл Дж. Л., 241  
Долганина Т. В., 511  
Елисафенко Т. В., 71  
Ермаков Н. Б., 59  
Ермакова Н. И., 585  
Ермоласв В. И., 97  
Жуков В. С., 631, 645  
Завьялов Е. В., 655  
Зувс Ю. Ф., 559  
Иванова И. В., 307  
Измайлов И. В., 641  
Исаев А. С., 545  
Калочникова Г. Г., 467, 475  
Казакова И. Г., 315  
Калачева Г. С., 505, 533  
Каплинский А. Е., 135  
Каргатова Т. В., 447  
Кириллов В. В., 191  
Князева Н. И., 327  
Кобзарева В. П., 521  
Ковалев В. С., 537  
Козленко А. Б., 631  
Козлова Т. Л., 495  
Копосов Г. Ф., 369  
Копысов В. А., 283  
Королева Н. В., 369  
Короначинский И. Ю., 7  
Косых Н. П., 347  
Красноярова Б. А., 117, 205  
Кратасюк В. А., 459  
Крицкая И. Г., 275  
Кузнецов А. М., 459  
Левдикова В. Л., 511, 515  
Ли Хончапг, 241  
Ликович И. М., 291  
Лиховид О. И., 297  
Лобанов А. В., 655  
Локвуд Дж. А., 241  
Локтионова С. П., 481  
Луковенко С. Г., 505  
Любчанский И. И., 597  
Макноут Д. С., 199  
Максимова Е. Е., 447  
Малиновский А. Л., 495, 501  
Мальгин М. А., 117, 149  
Мапуковский Н. С., 537  
Медведева С. Е., 525  
Миловидов С. П., 631  
Мордкович В. Г., 597  
Муравьева В. М., 301  
Наумов А. В., 385  
Низовцев Е. М., 335  
Носова Л. М., 545  
Павлова Т. А., 45  
Паптелсв П. А., 631  
Печуркин Н. С., 447  
Пленник Р. Я., 39  
Плотников В. Ф., 489  
Подгорная Л. И., 341  
Поздняков В. И., 635  
Покровская И. В., 631  
Половинко Г. П., 571  
Полушкин Д. М., 631  
Попов В. А., 185  
Попов П. А., 179, 185, 191  
Попова Л. Ю., 447  
Попова Н. А., 191  
Попова Э. П., 393, 413  
Пузанов А. В., 163  
Пузанова О. Ю., 163  
Пузаченко Ю. Г., 545  
Пузырь А. П., 505  
Пурдик Л. Н., 215  
Пустошилов П. П., 475  
Пучковский С. В., 553  
Цшеницына Л. Б., 263  
Равкин Ю. С., 631  
Родичева Э. К., 459, 525  
Романова И. П., 427  
Романова Н. С., 173  
Ротанова И. Н., 117, 215  
Руднева Л. В., 167  
Рыгалов В. Е., 481, 537  
**Рябов В. Ф.**, 663  
Рязанова Т. В., 515, 521  
Сафонова Т. А., 91  
Седельников В. П., 13  
Семенова Г. П., 19  
Сергеев М. Г., 237, 315  
Сибатасв А. К., 589  
Смирнова Т. П., 287  
Соловьев С. А., 631  
Союпов О. С., 269  
Спиридонова Л. В., 393  
Стебасв И. В., 253  
Степанова Д. Ч., 335  
Степанова Е. В., 105  
Столяров М. В., 237  
Стороженко С. Ю., 311  
Суторихин И. А., 135  
Табачишин В. Г., 655  
Темерова Т. А., 453  
Тертицкий Г. М., 631  
Титлянова А. А., 347  
Торопов К. В., 631  
Тюлькова Н. А., 459  
Тюльпанова В. А., 495, 501  
Уильямс С. Е., 241  
Фомин Б. Н., 631  
Цветкова В. П., 585  
Цимбалей Ю. М., 117, 127  
Цуан Минли, 241  
Цыбулин С. М., 631  
**Черепанов А. В.**, 191  
Черных Д. В., 215  
Чирков А. Ю., 621  
Чупрова В. В., 355  
Чупрова Н. А., 515  
Шарков И. Н., 363  
Шипилова И. В., 495  
Широкова С. Л., 117, 229  
Шляхтин Г. В., 655  
Шор Е. Л., 631  
Штерншис М. В., 585  
Шугалей Л. С., 393, 405  
Шербаков А. Н., 215  
Юдкин В. А., 631  
Якутин М. В., 435  
Яшихин Г. И., 393