

# ЭВОЛЮЦИЯ И БИОСФЕРА

С. С. ШВАРЦ

## ВВЕДЕНИЕ

Эволюция организмов сопровождается изменением структуры и организации их сообществ, в конечном итоге — биосферы. Какова взаимосвязь между этими процессами? Автор не считает возможным даже подойти к решению этой проблемы во всей ее многогранности. Можно полагать, что время для этого еще не пришло. Но оно придет завтра. Целесообразно поэтому попытаться выделить те вопросы, решение которых может способствовать решению проблемы в целом.

Задаче работы подчинена ее структура. Биосфера в понимании В. И. Вернадского — это жизнь и все то, что подчинено жизни, сделано жизнью, та пленка земного шара, развитие которой подчинено развитию жизни<sup>1</sup>. Биосфера — единое целое, система интеграции высшего порядка. Рабочими единицами биосферы являются биогеоценозы (БГЦ), обладающие способностью трансформировать вещество и энергию в соответствии со своей структурой и динамикой. Автономность БГЦ относительна, свойства биосферы определяют и свойства БГЦ. Но верно и обратное утверждение: свойства биосферы определяются свойствами слагающих ее БГЦ. Поэтому для того, чтобы разобраться в соотношении «эволюция организмов — эволюция биосферы», представляется необходимым проанализировать те процессы, которые происходят при интеграции организмов в биологические макросистемы. Естественно, что процессы эти крайне разнообразны, но все они прямо или косвенно объединяются «энергетикой», теми закономерностями, которые определяют специфику трансформации вещества и энергии на разных уровнях интеграции живой материи. Отсюда первый раздел работы — «Энергетика живых систем». Эффективность работы БГЦ определяется его структурой и особенностями слагающих его организмов. Поэтому эволюция организмов с неизбежностью закона должна отражаться на эволюции БГЦ. Это определяет вторую задачу работы — проанализировать биогеоценозические следствия биологического и морфофизиологического прогресса организмов. Попытке синтеза полученных данных посвящен третий раздел.

При анализе поставленных вопросов автор, в соответствии со своей специальностью, использовал преимущественно зоологический материал, но полагает, что подмеченные закономерности с той же полнотой могли бы быть установлены и на эволюции растений.

## ЭНЕРГЕТИКА ЖИВЫХ СИСТЕМ

Основа адаптации — поддержание энергетического баланса организма. Эта мысль впервые была всесторонне аргументирована Н. И. Калабуховым

<sup>1</sup> Слово биосфера было введено в науку Э. Зюссом, который обозначал им совокупность всех организмов Земли. В. И. Вернадский вложил в это понятие новое, более глубокое содержание, которое получило наибольшее распространение, утвердилось в науке.

(1946). Она хорошо согласуется с фундаментальными физическими представлениями (закон сохранения энергии), ее справедливость была неоднократно подтверждена наблюдениями, проведенными на различных организмах. Естественно, однако, что животное может поддерживать энергетический баланс снижением затрат энергии или, наоборот, повышенным ее потреблением. Каждый из этих путей имеет свои плюсы и минусы. Способность снижать энергетические затраты в неблагоприятных условиях среды сводит к минимуму опасность гибели от голода (точнее: при невозможности сбалансировать приток энергии с ее расходом). По этому пути пошли в сущности все пойкилотермные, многие млекопитающие и некоторые птицы. Экологическое значение временной пойкилотермии гомотермных хорошо известно и не требует обсуждения. Важнее понять, почему почти во всех группах животных «высшие формы» пошли по иному пути. Почему отбор поддерживает не только способность избегать неблагоприятного сочетания внешних условий, но и активно противостоять экстремальным воздействиям среды, несмотря на то, что это сопряжено с колоссальными добавочными тратами энергии? Можно полагать, что это объясняется несколькими причинами.

1. Во многих регионах земного шара даже наиболее мягкие погодные условия настолько далеки от оптимума, что пассивное приспособление к ним большинства животных попросту невозможно. Очевидно, лишь совершенствование гомеостатических реакций (в разных группах, естественно, различных) позволило им завоевать новые участки арены жизни, что, по причинам, не требующим пояснения, могло повлиять на «решение» естественного отбора.

2. Чем активнее животное, чем реже оно прибегает к пассивным способам защиты от неблагоприятных условий, тем больше оно получает экологической информации. Впадающее в длительную зимнюю спячку животное не получает информации об условиях зимнего периода. Чем богаче экологическая информация, тем разнообразнее факторы среды, воздействующие на популяцию животных, тем выше эффективность естественного отбора, тем меньше шансов выйти победителем в жизненной борьбе за счет узкой специализации. Простой пример делает это очевидным. Животные не могут быть узко приспособленными к жаркому сухому лету и длительной холодной зиме степей. В этих условиях специализация может идти лишь по одному пути: приспособиться к летним условиям и избежать зимних (спячка). Любой иной путь приспособления исключает узкую специализацию, ведет к расширению экологической валентности вида. При этом морфофизиологический прогресс становится неизбежным. Не случайно все примеры действительно узкой специализации относятся к животным тропиков. В ландшафтных зонах с суровым климатом экологические аналоги ленивца или коала невозможны.

3. Активное приспособление к изменяющимся условиям существования требует максимального совершенствования систем ориентации животных в среде. Чем раньше и точнее зафиксирует животное изменение в среде, чем точнее сумеет его оценить и чем адекватнее будет его физиологическая реакция на измененные условия, тем выше шансы животного выйти победителем в борьбе за жизнь. Это с неизбежностью ведет не только к совершенствованию отдельных физиологических систем, но и организма как системы в целом. Отсюда следует, что прогрессивная эволюция неизбежно сопровождается повышением уровня системности организмов. Анализ этой закономерности приводит к некоторым интересным следствиям, касающимся эффективности использования энергии в биологических системах разного уровня интеграции.

Хорошо известно, что КПД использования энергии отдельных физиологических процессов крайне высок. Когда хотя бы обратить внимание на превосходство «живой машины» — организма — над машиной, созданной человеком, редко обходятся без примеров, показывающих, что орга-

ны свечения беспозвоночных животных (холодный свет) работают с неизмеримо большей эффективностью, чем лампы накаливания, а мышца, работающая по принципу превращения химической энергии в механическую, имеет несравненно больший КПД, чем современные тепловозы и т. п.

Действительно, отдельные узлы физиологических систем нередко работают с поражающей технической воображение эффективностью. Так, реакция окислительного фосфорилирования, использование химической энергии глюкозы для превращения АДФ в АТФ совершается с эффективностью до 75% (Kleiber, 1967). Несколько ниже, но все же очень высок КПД одиночного сокращения мышцы — до 40% (Стейси и др., 1959); для отдельного волокна он еще выше. Эффективность использования энергии мышечными системами домашних животных определяется КПД 20—30%; у отдельных тренированных животных — до 50% (Азимов и др., 1954). Относительно высоким оказывается КПД поддержания основного обмена. Обычно он превышает 50%. Так, овца на каждую килокалорию основного обмена потребляет 1,37 ккал усвояемой энергии (Bluxter, 1962).

Несколько ниже, но все же высок КПД использования энергии в процессе роста животного, определяемого отношением энергии, материализованной в новых тканях, к энергии корма (у большинства животных 20—35%). Однако для отдельных физиологических функций, требующих координации действия ряда физиологических систем, КПД оказывается значительно ниже. Так, КПД дыхания позвоночных, определяемый как отношение произведенной работы к суммарной затрате химической энергии, равен 5—10% (Стейси и др., 1959).

Сопоставление приведенных данных заставляет думать, что в естественной среде эффективность использования энергии высшими животными, которые вынуждены поддерживать оптимальный режим физиологической работы организма на фоне нормальной жизнедеятельности, резко увеличивающей непроизводительные траты энергии, должна быть весьма низкой. Имеющиеся данные, к сожалению, еще весьма немногочисленные, подтверждают это предположение.

Гроздинский с соавторами (Grodzinski a. oth., 1968) установили, что мелкие грызуны используют 97,7% ассимилированной энергии на дыхание; для продукции новых тканей остается 2,3% от ассимилированной энергии (что составляет всего 1,9% от энергии потребленного корма). Может сложиться впечатление, что столь низкая эффективность использования энергии полевкой или мышью полностью определяется их мелкими размерами тела, требующими громадных трат энергии для поддержания теплового баланса. Этот фактор несомненно, имеет исключительное значение. Тем не менее порядок величин, определяющий эффективное использование энергии в процессе естественной жизнедеятельности, оказывается низким и у животных с очень совершенной терморегуляцией. Очень показательны в этом отношении наблюдения, проведенные на диких утках (кряквах). Оказалось, что, в зависимости от скорости плавания, КПД использования энергии изменяется от 0,04, при скорости 0,35 м/сек, до 4,7, при скорости 0,7 м/сек (Prange, Schmidt-Nielsen, 1970).

Незначительную эффективность использования энергии, определяемую общим КПД системы, авторы справедливо объясняют относительно большой затратой на поддержание функций организма, не связанных с выполняемой работой (в рассматриваемом случае — локомоцией).

Приведенные данные показывают, что эффективность использования энергии животными в реальной природной обстановке оказывается совершенно несоизмеримой с теми данными, которые характеризуют эффективность работы отдельных физиологических систем. При этом особенно велики непроизводительные траты энергии именно у высших

животных. У пойкилотермных они значительно ниже; у насекомых показатель использования энергии на построение биомассы колеблется от 4 — до 16% (Wiegert, Evans, 1964)<sup>1</sup>. У молодых питонов (*Pithon curtus*) на основной обмен и двигательную активность расходуется 65% потребленной энергии, а 25% на рост (Vineger a. oth., 1970).

Перейдем к рассмотрению энергетики надорганизменных систем биологической интеграции. При интеграции организмов в популяции КПД использования энергии снижается еще более; к расходам на поддержание нормальной жизнедеятельности организма добавляются расходы, связанные с необходимостью поддержать оптимальную структуру популяции. Достаточно вспомнить, что разделение почти всего животного мира на два пола свидетельствует о вынужденной расточительности природы, которая определяется необходимостью поддерживать генетическую разнородность популяции. Чем выше «популяционный резерв», страхующий популяцию от возможных губительных случайностей, тем выше подобная «расточительность» природы. При сложении популяций в БГЦ «непроизводительные» траты энергии возрастают, так как «рас трата» энергии при переходе от низших трофических уровней к высшим неизбежна (так как КПД использования энергии ни в одном из звеньев системы не может быть равным 100%).

Хорошо известно, что коэффициент использования солнечной энергии низшим трофическим уровнем (продуцентами), от продуктивности которого зависит в конечном итоге продуктивность всего живого на Земле, колеблется от 0,1 до 1%. Даже в исключительно продуктивных наземных БГЦ КПД использования энергии Солнца не превышает 2%. Не многим выше и коэффициент использования приходящей энергии солнечного света наиболее продуктивными сортами культурных растений. Лишь при оптимальном водоснабжении и неограниченном снабжении посевов минеральным питанием можно надеяться получить урожай риса и некоторых других культур с КПД порядка 7—8% (Ничипорович, 1971). Но до сих пор для большинства культур является нормой КПД порядка 0,2—0,3%.

Как указывалось, в процессе трансформации вещества от одного уровня трофической цепи к другому рассеивание энергии неизбежно. В качестве конкретного примера, хорошо иллюстрирующего биогеоэкологическую норму, можно привести работу Л. Б. Слободкина (Slobodkin, 1960), установившего, что максимальная трансформация энергии от одного звена цепи питания к другому (водоросль — дафния) не превышает 15%. В связи с интенсификацией исследований по Международной биологической программе подобные величины получены для многих экологических систем. Стало очевидным, что эффективность использования энергии природными сообществами неизмеримо меньше КПД отдельных физиологических систем. Однако еще более разительные результаты получаются при анализе использования энергии не по отношению к энергии корма, а по отношению к падающей на Землю солнечной энергии — исходному пункту трансформации энергии в любых биологических системах; КПД тех процессов, которые в конечном итоге приводят к образованию различной продукции животного происхождения, характеризуются следующими величинами: молоко коровы 0,042%, мясо свиньи

<sup>1</sup> Различие в этом отношении между животными разных групп рассматривалось нами ранее (Шварц, 1967). Поэтому отметим лишь наиболее существенное. Крупные травоядные млекопитающие потребляют 30—60% первичной продукции БГЦ, насекомые и грызуны редко более 10%. Однако грызуны ассимилируют свыше 80% потребленной энергии, крупные травоядные — не более 6%, насекомые — 30%. Но насекомые используют на построение биомассы своего тела до 30% ассимилированной энергии, млекопитающие, как правило, не более 2%. Поэтому продуктивность насекомых может на порядок величин превосходить максимальную продуктивность млекопитающих. Но и насекомые не могут превратить более 5% биомассы растений в собственную биомассу (млекопитающие — не более 0,7%).

0,015, яйца кур 0,002% (Kleiber, 1967). Учитывая принципиальную разницу в утилизации энергии домашними и дикими животными, можно утверждать, что указанные величины характеризуют максимальную эффективность работы животного организма на биогеоценотическом уровне, а у мелких млекопитающих указанные коэффициенты должны быть на порядок величин ниже.

Используя разнообразные литературные источники, а также материалы, накопленные в нашей лаборатории, мы попытались построить грубую схему, характеризующую эффективность использования энергии на разных уровнях интеграции жизни (в %):

Элементарные физиологические функции	До 70—80
Комплексные физиологические функции и работа организма в целом	15—50
Использование энергии организмов на рост, размножение, развитие	1,5—15
Использование энергии популяций организмов на рост, размножение, развитие	0,5—7
Использование энергии фотосинтетиками	0,1—2
Использование энергии солнечного излучения высшими трофическими звеньями	0,01—1
Использование солнечной энергии для продукции новых тканей животных	0,0002—0,05

При построении этой схемы мы вынуждены основываться на весьма неточных данных. К тому же разные организмы, относимые к отдельным трофическим уровням, с рассматриваемой точки зрения существенно различны. Тем не менее используемый нами материал делает совершенно очевидным важную тенденцию в энергетике живых систем: с повышением уровня биологической интеграции эффективность использования энергии падает.

#### **БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЕ СЛЕДСТВИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА ОРГАНИЗМОВ**

Уже достаточно давно ведутся поиски эффективных путей применения теории систем для теоретического анализа явлений жизни (Анохин, 1970; Bertalanffy, 1956, и др.). Это понятно, так как, даже не входя в теоретические тонкости, можно уверенно утверждать, что живые организмы и их комплексы — это системы. Здесь нет необходимости останавливаться на всех тех признаках, которые отличают систему от несистемы, от конгломерата индивидов. Достаточно упомянуть, что в любом биологическом единстве изменение свойств одного из его составляющих меняет поведение системы в целом, а свойства любого ее компонента реализуются в соответствии с нуждами единства в целом и поэтому никогда не реализуются полностью. Как мы увидим в дальнейшем, эти положения имеют большое значение для понимания соотношения между филогенией отдельных групп и эволюцией БГЦ и биосферы.

Теоретический анализ, основанный на обобщении громадного количества фактов, показывает, что биологический прогресс не всегда сопровождается прогрессом морфофизиологическим (Северцов, 1939). Теория систем позволяет подойти к анализу этой важнейшей биологической закономерности с новой точки зрения. Изменение коэффициента использования энергии, которое отмечалось нами выше, находит себе естественное объяснение: чем совершеннее морфофизиологическая организация животного, тем выше его способность поддерживать нормальную жизнедеятельность при изменении внешней среды, поддерживать постоянство состава своего тела и поддерживать оптимальный режим работы организма при изменении внешней среды и тем более чувствителен организм к изменению среды внутренней. Поэтому «высшие» животные вынуждены тратить добавочную энергию на совершенствование гомеостатических реакций. Более того, для того, чтобы застраховать себя от возможных нарушений постоянства внутренней среды, животные вынуждены создавать излишек морфофизиологических структур (известно,

что почки не используют одновременно более 10—20% почечных канальцев, мышцы — мышечных волокон, мозг — нейронов и т. п.). В конечном итоге все следствия одной причины — необходимости непрерывного совершенствования гомеостаза. Эта особенность проявления жизни на организменном уровне имеет важные следствия на высших уровнях биологической интеграции — уровне биологических макросистем.

Уже на этапе «преджизни» ее развитие определялось естественным отбором. С того момента как отбор вступил в силу, «в эволюции начали действовать три фундаментальных процесса: репликация, мутация и отбор, которые дали значительный импульс последующему усложнению и развитию макромолекул» (Моно, 1971). Усложнение макромолекул с неизбежностью привело к увеличению первых организмов. Эта тенденция в эволюции продолжалась и в дальнейшем: морфофизиологический прогресс сопровождался увеличением размеров тела. Эта морфологическая закономерность эволюции имеет серьезные экологические следствия. Важнейшие из них — снижение числа особей в популяции. Число особей в природных популяциях бактерий определяется астрономическими величинами, популяции насекомых насчитывают миллиарды особей, грызунов — тысячи и миллионы, крупных хищников — сотни и тысячи. Соответственно с этим изменяется и плотность популяций разных животных. Чем меньше размеры тела организма, тем многочисленнее его популяции. Причины этого экологического закона понятны: чем крупнее животное, тем меньше особей может прокормить определенный участок арены жизни<sup>1</sup>. Отсюда следует, что морфофизиологический прогресс неизбежно должен был сопровождаться возникновением механизмов, страхующих относительно малочисленные популяции при крайне неблагоприятном сочетании внешних факторов. Эта «страховка» могла идти по двум принципиально различным линиям: повышения стойкости индивидуальной и популяционной.

На ранних этапах эволюции организмов «популяционная стойкость» могла поддерживаться за счет колоссальной численности популяций. На этом этапе популяция могла быть примитивной системой, каковой она представляется некоторым теоретикам, интересующимся биологическими проблемами. «В живой природе такие системы чрезвычайно распространены. Само по себе объединение множества однотипных единиц в подобную систему, как правило, лишь незначительно повышает уровень их общей организации» (Малиновский, 1970, с. 159).

Неизбежное следствие морфофизиологического прогресса — снижение численности популяций — приводит к эволюционной неизбежности совершенствования популяции как системы. Универсальным средством решения этой задачи явился половой процесс, гарантирующий возникновение и поддержание генетической разнородности популяции. В процессе эволюции реализуется известный закон кибернетики, закон Эшби: системы, состоящие из большого числа разнородных элементов, менее подвержены колебаниям (Ashby, 1954).

Однако разнородность популяции поддерживается не только генетическими, но и экологическими элементами. В этом отношении животные разных уровней морфофизиологической организации существенно различны. Высшее физиологическое совершенство требует не только совершенного гомеостаза, как состояния, но и как процесса, оно требует не только постоянства внутренней среды, но и постоянства хода онтогенеза. Для иллюстрации сравним представителей одного класса — млекопитающих: грызунов и хищных. Мышевидные грызуны способны успешно проходить полный цикл развития в резко различных условиях среды

<sup>1</sup> Естественно, что экологические и физиологические особенности отдельных видов вызывают нарушение этого закона, но в целом этот закон ясно прослеживается в любом филогенетическом ряду.

(сезонные генерации) и существенно изменять скорость онтогенеза. В соответствии с этим их популяции состоят из многих экологически своеобразных группировок животных, отличающихся скоростью роста и развития, потребностью к качеству и количеству корма, реакцией на изменение важнейших факторов внешней среды и т. п. В результате разнородность их резко увеличивается. Успешный онтогенез хищника возможен лишь в относительно узком диапазоне внешних условий. Структура популяций хищников неизмеримо проще, чем популяций грызунов. Поэтому, несмотря на то, что индивидуальная стойкость хищников неизмеримо выше, чем индивидуальная стойкость грызунов, сопротивляемость их популяций внешним воздействиям оказывается неизмеримо меньшей. Популяцию полевков невозможно истребить, популяцию тигра нужно охранять! Этот пример иллюстрирует важную закономерность; эволюция осуществлялась двумя основными путями: путем морфофизиологического прогресса и путем совершенствования организации популяции. Глубинные процессы, лежащие в основе этой закономерности, могут быть поняты при сравнении более далеких в филогенетическом отношении организмов. Сравним млекопитающих с пойкилотермными позвоночными.

Хорошо известно, что скорость онтогенеза пойкилотермных (даже при температуре, соизмеримой с температурой тела птиц и млекопитающих) значительно ниже, чем у гомотермных. Скорость полового созревания осетра или белуги во много раз ниже, чем у млекопитающих равных или даже больших размеров. Белуга становится половозрелой на 15-й год жизни, белуха на 5-й. Лягушка созревает на 3—4-й год, равная ей по весу полевка на 3—4-й месяц. С развиваемых здесь позиций это принципиальное экологическое различие между пойкилотермными и гомотермными позвоночными получает естественное объяснение, которое работает применительно к любым конкретным видам.

Главное оружие в борьбе за жизнь высших животных — это их морфофизиологическое совершенство. Поэтому популяция должна сократить период детства слагающих ее индивидов, период формирования морфофизиологического совершенства. У более низко организованных животных дело обстоит иначе: стойкость вида определяется совершенством его популяционной структуры. Чем длительнее период созревания животных (точнее: чем больше диапазон возможной изменчивости длительности онтогенеза), чем длительнее период, предшествующий созреванию, тем больше возможность для усложнения структуры популяции, в особенности в тех случаях, когда разные возрастные стадии отличаются существенными экологическими особенностями. У процветающих форм «низших» животных именно это и происходит. Достаточно сравнить личинок и взрослых у многих насекомых или амфибий. Когда разные возрастные стадии вида занимают в биогеоценозе разные экологические ниши, возможность вымирания вида в результате «случайного» изменения среды сводится к минимуму. Динамика численности головастиков и взрослых лягушек подчиняется диаметрально противоположным закономерностям. Это крайние выражения очень общей закономерности: чем больше экологическое разнообразие возрастных стадий животного, тем выше способность популяции противостоять неблагоприятному сочетанию внешних факторов. Становится понятным, что в соответствии с двумя магистральными путями биологического прогресса «низшим» животным выгодно растянуть период развития, «высшим» — сократить его.

Возможность достижения биологического прогресса принципиально разными путями (на уровнях организма и популяции) в значительной степени определяет структуру БГЦ. В рассматриваемых группах организмов одна и та же экологическая задача решается разными путями. В соответствии с этим различна и их роль в жизни БГЦ.

Отметим прежде всего те различия, которые вытекают из разного типа приспособлений к среде. Назовем их условно «активным» и «пассивным», не забывая при этом, что в чистом виде ни один из них никогда не реализуется. Сравним лягушек с насекомоядными птицами, обладающими сходным кормовым режимом. Какова их роль в поддержании биогеоценотического равновесия?

Энергетический обмен птиц более интенсивный, и поэтому за равный отрезок времени птицы потребляют больше биомассы нижнего трофического уровня. Поэтому создается впечатление, что биоценотическая роль птиц более существенна. В действительности же этот вопрос оказывается значительно более сложным. На одних и тех же кормовых участках рацион птиц и земноводных по причинам, на которых здесь нет нужды останавливаться, никогда не бывает тождественным. Следовательно, амфибии выполняют в биоценозе специфическую роль, которая не может быть заменена птицами (Шварц, 1948). Еще более существенны те различия, которые определяются особенностями птиц и амфибий как представителей разных типов биологического прогресса. Мелкие насекомоядные птицы крайне чувствительны к недостатку корма и поэтому, когда численность насекомых снижается, они вынуждены мигрировать в поисках более кормных участков и практически неспособны снизить численность насекомых ниже определенного предела. В противоположность этому, лягушки остаются на своих охотничьих участках и оказывают на популяции насекомых постоянное давление, даже в период резкой депрессии их численности. Если к этому добавить, что земноводные по тем же причинам могут в течение длительного периода поддерживать очень высокую плотность популяции (до 1000 особей на 1 га) («Жизнь животных», 1969; Darevskij, Terentiev, 1967; Щупак, 1970), то станет очевидным, что сила воздействия птиц и амфибий на популяции насекомых вполне соизмерима, но характер их действия существенно различен. Эти отличия вытекают в первую очередь не из частных различий между конкретными видами, а из тех общих особенностей, которыми характеризуются «высшие» и «низшие» животные, разные типы приспособления к среде («пассивный» и «активный»).

Не менее существенно и биогеоценотическое следствие другой особенности «низших» животных. Так как магистральный путь достижения ими биологического прогресса (который, естественно, всегда дополняется частными приспособлениями отдельных видов и форм) заключается в усложнении структуры их популяций, то резкие морфофизиологические различия между разными стадиями их развития становятся правилом. Голвастик и лягушка, личинка майского хруща и взрослый жук, гусеница и бабочка играют в системе биоценоза разную роль, занимают разные экологические ниши. По причинам, изложенным выше, для высших животных этот путь биологического прогресса оказался закрытым и лишь в редких случаях они могут им воспользоваться. Завоевание разными онтогенетическими стадиями вида разных экологических ниш имеет далеко идущие биоценотические следствия. БГЦ неоднороден. Он состоит из подсистем, связанных воедино многочисленными функциональными связями. Сообщества небольшого водоема и прилегающих к нему участков суши представляют собой единый биоценоз. Но для того, чтобы подобный БГЦ, состоящий из двух подсистем — водной и наземной, — мог действительно функционировать как целое, их энергообмен должен быть сбалансирован. В противном случае одна из подсистем поглотит другую или система в целом коренным образом преобразуется. Личинки насекомых развиваются в воде, имаго — сухопутные животные. Если предположить, что в течение ряда лет смертность имагинальных стадий снизится за пределы, определяемые сухопутной подсистемой БГЦ, то возрастет и численность личинок, которые исчерпают свою кормовую базу и сделают дальнейшее существование вида в данном БГЦ невоз-

можным. Если этого не происходит, то это означает, что процессы, протекающие в разных подсистемах одного БГЦ, определенным образом согласованы. Поэтому представляется крайне важным, что это согласование в значительной степени происходит уже на популяционном уровне, так как во многих случаях доминирующие члены водных и наземных подсистем БГЦ представлены одними и теми же видами. Популяционные механизмы регуляции их численности гарантируют поддержание целостности БГЦ. Заслуживает внимания, что этот вывод, который был сделан на основе конкретных наблюдений (Щупак, 1970), мог быть предсказан теоретически. Так как уровень системности в ряду «организм — популяция — БГЦ» падает, то поддержание единства БГЦ популяционными механизмами, регулируемыми численность видовых популяций, эффективно, более эффективно, чем механизмы собственно биогеоценоотические. Остается добавить, что этот процесс осуществляется преимущественно теми видами животных, биологический прогресс которых основан преимущественно на усложнении их популяционной структуры. Роль высших животных в этом процессе весьма ограничена, так как усложнение структуры популяции за счет резких экологических различий между животными разного возраста оказывается невозможным<sup>1</sup>.

Различия в популяционной структуре животных разного уровня морфофизиологической организации определяют не только их роль в структуре БГЦ, но и в его энергетике. Этот важный вопрос легче всего пояснить конкретным примером. Сопоставим еще раз птицу и лягушку одинакового веса и сходного кормового режима. Энергообмен птицы протекает с большей интенсивностью, она потребляет больше корма и поэтому, как указывалось, создается впечатление, что и ее роль в системе БГЦ более существенна. Но поставим вопрос иначе. Сколько корма должна потребить «условная пара» птиц, чтобы пара ее потомков приняла эстафету поколений и приступила к размножению (непрерывное условие поддержания стабильной численности популяции). Птица весом 20 г дает шесть птенцов, и по условиям задачи из них доживает до следующей весны пара. Если допустить, что смертность молодых птиц подчинена закону монотонного убывания, то можно принять, что для того, чтобы пара птенцов достигла зрелости, необходимо, чтобы три птицы кормились в течение 300 дней. При этом наша условная репродуцирующая пара птиц должна потребить 9000 г корма (принимается, что птица потребляет половину своего веса в сутки). Лягушка откладывает 1000 икринок (обычно больше). До стадии сеголеток доживает 20 особей. Исходя из тех же принципов расчета, примем среднее число головастиков за 500, их средний вес за 200 мг, суточную потребность в корме 100 мг. За период личиночного развития условная лягушка потребит 3 кг корма (преимущественного растительного). Половая зрелость наступает в возрасте 3+. Используя те же приемы расчета, получаем: 10 молодых неполовозрелых особей съедают 22 000 г корма. Т. е. для поддержания стабильной численности потомство одной пары лягушек требует в три раза больше корма, чем «условная птица» (или в шесть раз больше, если для сравнения избран перелетный вид птиц). Мы приходим к выводу, что поддержание стабильной численности «низших» животных требует большей энергетической цены, но выплачиваемой в течение длительного времени. Если бы представителем низших животных были бы избраны рыбы или моллюски, многие из которых откладывают сотни тысяч или миллионы икринок, то различие между сравниваемыми группами животных было бы еще большим. Животные сложной популяционной структуры обладают колоссальным популяционным резервом, так как

<sup>1</sup> Вряд ли нужно говорить о том, что у высших животных молодые и взрослые особи экологически различны, но эти различия несоизмеримы с различиями между гусеницей и бабочкой и т. п.

их приспособления к среде в значительной степени осуществляются механизмами популяционного гомеостаза. Поэтому колебания численности их громадны, а энергетическая стоимость поддержания стабильной среднепопуляционной численности неизмеримо выше, чем у высших животных. Но при этом потребление ими энергии оказывается более «экономным» и менее строго фиксировано во времени. Поэтому актуальное воздействие высших животных на БГЦ оказывается более сильным и более жестко закрепленным<sup>1</sup>.

Пойкилотермные животные могут ограничить период активной жизнедеятельности отдельными временами года, им нет необходимости приспособляться к всему комплексу условий среды. Они могут заполнять отдельные узлы биоценотической сети в течение короткого времени, в течение которого они обеспечены жизненными ресурсами. Период активной жизни комаров в тундре измеряется несколькими месяцами, но этого достаточно для накопления ими громадной биомассы. Гомотермное животное не может утвердиться в среде, если даже в течение короткого периода возникают условия, когда их жизненные потребности не могут быть удовлетворены. Следовательно, для высших животных действует закон минимума во времени, их численность лимитируется критическим периодом, которого пойкилотермные животные избегают. Для них хронологический аспект закона минимума теряет свое значение, они способны накопить громадную биомассу, требуют для ее поддержания относительно ничтожное количество энергии в единицу времени. Это приводит к результатам, которые могут показаться парадоксальными. Вспомним еще раз о двукрылых. В экстремальных условиях среды их продуктивность соизмерима с продуктивностью родственных групп и видов в тропиках и они затрачивают на ее поддержание значительно меньше энергии. Биогеоценотические последствия этой закономерности трудно переоценить.

Совокупность приведенных данных ясно показывает, что прогрессивная морфофизиологическая эволюция животных с неизбежностью закона приводит к изменению особенностей их популяционной структуры, к кардинальному изменению роли отдельных групп в ходе биогеоценологических процессов. Это приводит к принципиальному изменению структуры и энергетики биогеоценозов.

Не менее важно подчеркнуть, что структура биогеоценоза с первых шагов развития жизни на Земле оказывала на ход эволюции организмов обратное воздействие. Поэтому понятие «эволюция» нельзя ограничивать филогенезом отдельных видов или групп организмов, оно включает в себя и эволюцию природных сообществ, изменение фауны и флоры в целом, эволюцию биосферы. Эволюционный процесс в обычном смысле слова в значительной степени детерминирован эволюцией биогеоценозов.

Нельзя сказать, чтобы этот вопрос был обойден вниманием. Недавно Патти в сборнике под названием «На пути к теоретической биологии» высказал важную мысль: «Центральный вопрос происхождения жизни — это не вопрос о том, что возникло прежде, ДНК или белок, а вопрос о том, какова простейшая экосистема» (1970, с. 178). Трудно с большей остротой подчеркнуть значение анализа законов жизни БГЦ для познания филогенеза организмов. К сожалению, попытки конкретного анализа затронутого вопроса нередко сводятся к представлению о БГЦ как о той среде, на фоне которой разворачивается филогенез отдельных групп организмов, которая определяет направление и эффективность естест-

<sup>1</sup> Во избежание недоразумений следует подчеркнуть, что вполне аналогичные различия нередко обнаруживаются не только между близкими группами, но даже близкими видами. В тех случаях, когда экология вида требует резкого усложнения структуры популяций, его роль в жизни БГЦ столь же резко усиливается, но становится менее жестко фиксированной (Schwarz a. oth., 1968).

венного отбора. Нам кажется, что роль биогеоценотических закономерностей при этом упрощается.

Любой биогеоценоз состоит из множества видов, каждый из которых отличается характером своего реагирования на изменение среды. Как мы пытались показать, многие из этих различий в буквальном смысле слова принципиальны. Тем не менее эволюция слагающих БГЦ видов должна быть согласована. В противном случае неизбежен биогеоценотический хаос. Дело отнюдь не сводится к взаимному приспособлению растений и их опылителей, к конгруэнтным (в широком смысле слова) приспособлениям. Речь должна идти о синэволюции слагающих БГЦ видов. При этом многочисленные наблюдения показывают, что в любой биологической макросистеме существует группа видов-доминантов, занимающая господствующее положение, обладающая относительной самостоятельностью в системе биоценоза (в данном случае именно биоценоза, а не БГЦ); виды-доминанты диктуют сопутствующим видам, видам-сателлитам (Шварц, 1971) темпы и формы эволюции. Это становится особенно ясным в тех случаях, когда вид-доминант, в силу специфики истории своего развития, своеобразным образом приспособлен к конкретным условиям существования. Буковые леса Северного Кавказа начинают зеленеть лишь с установлением устойчивой теплой погоды. Естественно, что связанные с буком насекомые подчиняют свою фенологию фенологии бука и даже те виды, эколого-физиологические особенности которых допускают более раннее начало активной жизни, не используют благоприятных возможностей<sup>1</sup>. Мы не имеем возможности вдаваться в фактическую аргументацию наших представлений о синэволюции видов как важнейшем проявлении биогеоценотических закономерностей эволюции и поэтому ограничимся предельно кратким изложением теоретической постановки вопроса.

Синэволюция слагающих биогеоценоз видов наиболее отчетливо проявляется в сходстве наиболее общих физиологических реакций на изменение условий среды (изменение скорости развития при изменении температуры, изменение фенологических явлений в зависимости от общего хода основных метеорологических элементов и т. п.). Это обеспечивает гармоничное развитие биогеоценоза как целого, несмотря на неизбежные колебания внешних условий, и сводит к минимуму возможность биогеоценотического хаоса. С другой стороны, синэволюция, рассматриваемая как следствие эволюции сообществ, приводит к тому, что свойства биогеоценоза как целого в той или иной степени отражаются в свойствах составляющих его видовых популяций. Это позволяет оценивать состояние биогеоценоза на основе изучения динамики популяций видов-доминантов и создает возможность прогнозировать вероятный ход биогеоценотических процессов на основе изучения состояния биогеоценотического ядра.

В настоящее время в биогеоценотическом единстве ведущим (активным) началом являются процессы биологические. Это определяет не только конкретную динамику биогеоценотических (в том числе и биохимических) явлений, но и общую характеристику крупных хорологических подразделений арены жизни. Особенно отчетливо это проявляется в тех случаях, когда физиологические и фенологические особенности вида-доминанта в большей степени определяются историей его распространения и развития, определяющей его главные морфофизиологические особенности, чем конкретными условиями среды. В подобных ситуациях большое число видов-сателлитов (а нередко и целые звенья биогеоценотической сети), биология которых в первую очередь определяется

<sup>1</sup> Нельзя не отметить, что и здесь мы сталкиваемся в жизни сообществ с важнейшим проявлением законов, постулируемых теорией систем: компоненты системы не могут реализовать всех своих потенциальных возможностей.

биологическими особенностями вида-доминанта, реагируют на изменение условий существования своеобразно, но могут реализовать всю полностью присущих им биологических потенций для полноценного использования ресурсов среды. Исследование конкретных проявлений этих закономерностей в разных биомах позволяет наметить пути для регуляции продуктивности биогеоценозов разных типов.

## ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

В предыдущих разделах работы мы попытались проанализировать особенности энергетики биологических систем разного уровня интеграции в ряду «клетка — организм — популяция — БГЦ» и те изменения на биогеоценотическом уровне организации жизни, которые являются неизбежным следствием биологического и морфофизиологического прогресса организмов. Попытаемся теперь сформулировать общие выводы, вытекающие из проведенной работы, и на этой основе проанализировать закономерности, определяющие развитие биосферы.

Снижение эффективности использования энергии в ряду «организм — популяция — БГЦ» в значительной степени определяет закономерности функционирования БГЦ. Так как использование энергии каждым последующим звеном трофической цепи происходит с незначительным КПД, то создаются предпосылки для значительного колебания численности (и соответственного изменения в потреблении энергии) и биомассы отдельных звеньев. Естественно, что если бы, например, травоядные животные использовали 90% энергии продуцентов, то любое нарастание их численности привело бы к подрыву их собственной кормовой базы. Реальная же интенсивность использования животными биомассы растений (порядка 5—10%) (в совершенно исключительных случаях до 80%) допускает громадные колебания численности животных. Можно заключить, что характер и эффективность использования энергии звеньями трофических цепей предопределяет характер динамики структуры БГЦ в целом.

Если в среднем все звенья трофических цепей обеспечены значительным энергетическим резервом, то это не исключает возможности, что во время массового размножения отдельных видов эти резервы будут исчерпаны. В действительности же это происходит крайне редко, почти исключительно в БГЦ, нарушенными вмешательством человека. Стало тривiallyм утверждение, что вспышки массового размножения характерны преимущественно для простых, незрелых БГЦ. Причины большей стойкости сложных БГЦ кажутся ясными. В сложном БГЦ каждый вид связан с большим числом конкурентов, хищников, паразитов. Повышение его численности вызывает увеличение численности врагов, и еще не разгоревшаяся вспышка численности гаснет. Эта точка зрения основана на большом числе наблюдений. Мы также отмечали ее значение для развития биогеоценологии (Шварц, 1967). Однако количественный анализ проблемы заставляет внести в эту распространенную точку зрения существенные коррективы.

Известно большое число случаев, когда массовое размножение вида не может быть существенно приторможено его естественными врагами. Классический пример — «лемминговые циклы». Во время пика численности леммингов пресс хищников (песец, горноста́й) полностью теряет свое значение. Тем не менее лемминги не исчерпывают свою кормовую базу, не гибнут от голода, не испытывают недостатка в кормах; резкий спад их численности определяется популяционными механизмами. Еще лучший пример — непарный шелкопряд. Вспышка его численности оголяет листовые леса на громадной территории (соизмеримой с территорией ландшафтной зоны), а численность его такова, что даже сверхвысокая численность потенциальных врагов не может на нее повлиять. И в данном случае крах популяции вызывается популяционными меха-

низмами (их описание не входит в нашу задачу), а через несколько лет оголенные леса восстанавливают свою исходную производительность<sup>1</sup>, БГЦ восстанавливает равновесие, не прибегая к собственно биогеоэкологическим способам регуляции. В силу более низкого уровня системности, БГЦ «ведет себя не так, как вел бы себя организм в аналогичной ситуации»<sup>2</sup>.

Не означает ли подобная постановка вопроса сомнения в существовании БГЦ как важнейшего уровня интеграции живой материи, как реального биологического единства? Ни в малейшей степени. Популяционные механизмы регуляции численности отдельных видов только потому могут выполнять свою функцию регуляторов биогеоэкологического равновесия, что цикличность слагающих БГЦ видов согласована. И нет сомнения в том, что эта согласованность, которая отражается на популяционной динамике каждого члена ценоза, является следствием синэволюции. Она — результат влияния БГЦ на ход эволюции слагающих его видов. Если бы крах популяции леммингов происходил при такой их численности, которая приводит к необратимому изменению структуры травяного и мохового покрова, массовое размножение лемминга означало бы биогеоэкологическую катастрофу. Хорошо известно, что подобные катастрофы — явления уникальные.

Естественно, что резкое повышение численности доминирующего вида в БГЦ вызывает серьезные изменения: повышается число хищников, временно снижается биомасса нижнего звена трофической цепи и т. п. Но ни один из этих процессов не имеет самостоятельного значения в поддержании биогеоэкологического равновесия. Это скорее фон, на котором разворачиваются популяционные механизмы регуляции численности. Поддержание биогеоэкологического равновесия — результат совместных эволюционно согласованных действий популяционных и биогеоэкологических механизмов. В этом заключается важнейшее проявление эволюции биологических макросистем. Попытка понять динамику БГЦ в отрыве от динамики слагающих его видов обречена на неудачу. Это надо подчеркнуть, так как подобные попытки — отнюдь не редкость. Здесь уместна историческая параллель. Успехи клеточного учения породили убеждение, что лечить организм — это прежде всего — лечить клетку. Эту концепцию так или иначе поддерживали крупнейшие микробиологи и клиницисты. Вскоре, однако, восторжествовала другая точка зрения: лечить надо организм, который сам наведет порядок в своем клеточном хозяйстве. Наше время показало ограниченность обеих концепций: проблема рака заставляет с равным вниманием отнестись и к болезням клеток и к болезням организма как целого. Сходная проблема возникает сейчас и перед биоэкологами. Но системность БГЦ ниже, чем системность организма, его контроль за ходом слагающих его клеток — видовых популяций — менее жесткий и поэтому популяционные механизмы регуляции биоэкологических процессов играют неизмеримо большую роль. Поэтому любое усложнение любого уровня трофической цепи имеет важнейшие последствия на уровне БГЦ.

Эволюция организмов (эволюция в наиболее распространенном смысле слова) имеет неизбежным следствием эволюцию БГЦ. Биологический прогресс высших животных, основанный преимущественно на повышении морфофизиологической организации, имеет следствием резкое повышение скорости трансформации вещества и энергии и в соответствии с этим резкое повышение ее актуальной продукции и продуктивности. Биологи-

<sup>1</sup> Заманчиво было бы обсудить полезность для популяций и БГЦ цикличности доминантных видов, но этот вопрос выходит за рамки настоящей темы.

<sup>2</sup> Изложенная здесь точка зрения была в значительной степени отшлифована во время обсуждения проблемы с Н. Н. Даниловым.

ческий прогресс, основанный на совершенствовании популяционной структуры, увеличивает организационное единство БГЦ, повышает уровень его целостности (единство БГЦ подстраховывается популяционными механизмами) и создает громадные энергетические резервы на всех уровнях трофических цепей.

Следствием всех этих процессов, совокупность которых мы имеем основание называть эволюцией жизни, явилось совершенствование БГЦ как систем. В результате эффективность использования ресурсов среды повысилась. Это выразилось, с одной стороны, в повышении эффективности использования энергии в уже освоенных жизнью пространствах, а с другой — в прогрессивной экспансии жизни на планете. Эти процессы и предопределили эволюцию биосферы. При этом следует иметь в виду, что завоевание жизнью новых территорий и акваторий не завершается расширением ареалов отдельных видов и групп. Естественно, например, что завоевание арктических территорий до возникновения гомотермных позвоночных и высших насекомых было невозможным. Но это явилось не более чем предпосылкой к формированию арктических БГЦ, развитие которых шло не только в процессе адаптации отдельных видов к экстремальным условиям среды, но и взаимном их приспособлении. Так как главным фактором, лимитирующим производительность БГЦ, является отнюдь не исходный приток энергии, а структура БГЦ, определяющая эффективность использования энергии в последующих циклах ее трансформации, то можно утверждать, что зрелые БГЦ Арктики обладали бы продуктивностью, соизмеримой с продуктивностью БГЦ южных ландшафтных зон. Однако закономерности эволюции организмов и эволюции БГЦ приводят к тому, что сначала возникают виды, которые уже могут быть названы арктическими, а затем уже арктические БГЦ. Можно поэтому полагать, что формирование зрелых арктических ценозов еще не завершено, они формируются на наших глазах.

Сказанное означает, что те же самые механизмы, которые связывают эволюцию организмов и эволюцию БГЦ в единый процесс, определяют и эволюцию биосферы. Но она не сводится к распространению биогеоценотического покрова Земли на новые территории и акватории (этот процесс еще не закончен; вспомним о глубинах океана, высокой Арктике, холодных пустынях) и повышению продуктивности БГЦ. Параллельно происходит повышение единства биосферы как системы, по отношению к которой БГЦ должны рассматриваться как низшие уровни интеграции. Связь между слагающими биосферу БГЦ существовала всегда, но интенсивность актуальной связи между БГЦ непрерывно увеличивалась. Освоение новых сред жизни, отличающихся экстремальными условиями существования, стало возможным лишь благодаря полиареальности многих видов. Нормальное существование не только арктических, но и северо-бореальных БГЦ возможно лишь на основе использования ресурсов БГЦ, расположенных в разных ландшафтных зонах, глубоководные ценозы основаны на притоке питательных веществ извне и т. п. В подобных случаях теснейшая связь между БГЦ разных зон жизни (не говоря уже о соседних) — неперемное условие их существования. Но этот же путь повышения биологической продуктивности отдельных участков арены жизни наблюдается и в условиях среды, которые мы привыкли считать оптимальными. Далекое, регулярные и нерегулярные, миграции млекопитающих, птиц, рептилий, рыб и насекомых связывают в единую систему большое число БГЦ тропической Африки (Cloudsly-Thompson, 1969). Это имеет следствием полноценное использование природных ресурсов громадной территории и справедливо рассматривается как фактор, снижающий возможное нарушение нормального функционирования БГЦ при вспышке численности отдельных видов. Естественно, что связь биогеоценотического покрова Земли в единую биосферу осуществляется не только за счет миграций и перемещений животных или расселения расте-

ний. Не менее существенны и те связи, которые устанавливаются между БГЦ по неживым каналам. Изменение продуктивности лесов в верховьях рек вызывает изменение их гидрологического режима, что приводит к синхронному или асинхронному изменению БГЦ, разделенных сотнями или тысячами километров. Подобные примеры хорошо известны. Мы же делаем акцент на биологических каналах связи между БГЦ, так как их анализ ясно показывает, что единство триады «эволюция организмов — эволюция БГЦ — эволюция биосферы» имеет важнейшее значение в эволюции жизни как формы существования материи. С появлением высших животных, выполняющих роль мощного стимулятора биогеоценотической активности, но не способных к пассивному приспособлению к неблагоприятным факторам среды, взаимосвязь между разными БГЦ сделалась совершенно неизбежной. В процессе эволюции возрастает целостность биосферы как высшего уровня интеграции жизни. Отсюда следует, что любое существенное изменение биогеоценотического комплекса отразится на всей биосфере. В наше время, когда воздействие человека на природу становится более сильным, это обстоятельство должно быть подчеркнуто: надежда на локализацию нарушения биогеоценотического равновесия в лучшем случае наивна (Руткевич, Шварц, 1971). Но отсюда следует и обратный вывод: любое существенное совершенствование отдельных БГЦ имеет не локальное, а планетарное значение.

В связи с этим целесообразно определить главную задачу современной «биологии макруровней» и наметить магистральный путь ее решения.

В соответствии с одним из основных законов общей теории систем, согласно которой любая система, способная принимать различные состояния, в конечном итоге приходит к максимальной стабильности, естественные БГЦ способны поддерживать динамическое равновесие в очень широком диапазоне условий. Допуская некоторую стилистическую вольность, можно сказать, что природа стремится создавать стабильные системы, их продуктивность ее (природу) не интересует. Однако человек заинтересован не только в стабильных, но и продуктивных экологических системах. Биологические системы, созданные человеком (агроценозы), обладают высокой продуктивностью, но низкой стабильностью. Природа подсказывает нам выход из создавшегося противоречия. Анализ явлений на уровне БГЦ показывает, что сочетание высшей продуктивности с максимальной стабильностью возможно практически в любых условиях среды. Даже в крайне суровых и нестабильных условиях Субарктики возможно существование стабильных и продуктивных БГЦ (Шварц, Добринский, 1966). Это достигается на основе оптимального сочетания живых компонентов БГЦ. Пытаясь повысить продуктивность естественных ценозов, человек идет несколько иным путем. Он стремится улучшить условия жизни организмов, изменяя неживой компонент экологической системы. Отрицать перспективность этой работы невозможно, но анализ закономерностей эволюции биокомплексов показывает, что возможен и иной путь, основанный на направленном, научно обоснованном обогащении биоценозов.

Обогащение биоценозов обычно связывают с акклиматизацией животных и растений в новой среде обитания. Но до сих пор акклиматизация сводилась к одной задаче: увеличить численность вида, представляющего непосредственную ценность. Обогащение БГЦ новыми видами как самостоятельная задача по существу не ставится. Поэтому теория обогащения БГЦ как целостных систем практически даже не поставлена. Известны случаи, когда практики идут на акклиматизацию вида, с биогеоценологической точки зрения вредного. Между тем один из законов жизни БГЦ, опять-таки в соответствии с общей теорией систем, утверждает, что стабильность системы в значительной степени определяется степенью ее разнородности. Так как поддержание стабильности системы

в нестабильных условиях среды требует добавочного расхода энергии, то в условиях среды, существенно отклоняющихся от оптимальных, направлением повышению продуктивности БГЦ должно сопутствовать соответственное повышение их разнородности.

Так как эволюция БГЦ, в силу закономерностей, о которых шла речь выше, может использовать «достижения» эволюции организмов лишь с известным запозданием, то работа в указанном направлении не только не противоречит общей тенденции эволюции жизни, но фактически с ней совпадает. Это создает уверенность в правильности намеченного пути.

## Литература

- Анохин П. К. 1970. Философские аспекты теории функциональной системы. Материалы ко Второму совещанию по философским вопросам естествознания. М., «Наука».
- Азимов Г. И., Крицицын Д. Я., Попов Н. Ф. 1954. Физиология сельскохозяйственных животных, М., «Сов. наука».
- Жизнь животных, т. 4. 1969. Под ред. А. Г. Банникова. М., изд-во «Просвещение».
- Калабухов Н. И. 1946. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации.— Журн. общ. биол., т. 7, № 6.
- Малиновский А. А. 1970. Общие вопросы теории систем и их значение для биологии. В сб. «Проблемы методологии системного исследования». М., изд-во «Мысль».
- Ничипорович А. А. 1971. Крупное достижение биологической науки в повышении продуктивности растений.— Экология, № 1.
- Моно Ж. 1971. Границы биологии.— Природа, № 4.
- Патти Г. 1970. (Выступление в дискуссии). Сборник «На пути к теоретической биологии». М., изд-во «Мир».
- Руткевич М. Н., Шварц С. С. 1971. Философские проблемы управления биосферой.— Вопросы философии, № 10.
- Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Стейси Р., Уильямс Д., Уорден Р., Р. Мак-Моррис. 1959. Основы биологической и медицинской физики. М., ИЛ.
- Шварц С. С. 1948. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах.— Зоол. журн., т. 27, № 6.
- Шварц С. С. 1967. Стратегия жизни.— Природа, № 8.
- Шварц С. С. 1971. Популяционная структура биогеоценоза.— Изв. АН СССР, серия биол., № 4.
- Шварц С. С., Добрянский Л. Н. 1966. Животный мир. Хадыты.— Природа, № 1.
- Щупак Е. Л. 1970. Динамика биологической продуктивности популяций остромордой лягушки.— «Экология», № 1.
- Ashby W. R. 1954. Design for a brain. London, Chapman & Hall.
- Bertalanffy L. 1956. General system theory.— General systems, v. 1.
- Blaxter K. L. 1962. The energy metabolism of ruminants. Springfield.
- Cloudly-Thompson J. L. 1969. The zoology of tropical Africa. London, Weidenfeld & Nicolson.
- Darevskij I. S., Terentief P. V. [Даревский И. С., Терентьев П. В.]. 1967. Estimation of energy flow through amphibian and reptile populations. Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Warszawa.
- Grodzinski W., Bobek B., Drodz A., Gorecki A. 1968. Energy flow through small rodents in a beech forest.— Small Mammal Newsletters, v. 2, N 2.
- Kleiber M. 1967. Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier. Hamburg—Berlin, Paul Parey.
- Prange H. D., Schmidt-Nielsen K. 1970. The metabolic cost of swimming in ducks.— J. Exper. Biol., v. 53, N 3.
- Schwarz S. S., Bolschakov V. N., Olenev V. G., Pjastolova O. A. [Шварц С. С., Большаков В. Н., Оленев В. Г., Пястолова О. А.]. 1968. Dynamic of rodent populations in northern and mountain landscape zones.— Small Mammal Newsletters, v. 2, N 8.
- Slobodkin L. B. 1960. Ecological energy relationships at the population levels.— Amer. Naturalist, v. 94.
- Vinegar A., Hutchison V. H., Dowling H. 1970. Metabolism, energetics, and thermoregulation during brooding of snakes of the genus Python (Reptilia, Boidae).— Zoologica (USA), v. 55, N 2.
- Wiegert R. G., Evans F. C. 1964. Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in South-Eastern Michigan.— Ecology, v. 45, N 1.