

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЖУРНАЛ
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

Том 52

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

3

МОСКВА · 1991

УДК 575.4 + 577.4

© 1991 г.

С.В. ПУЧКОВСКИЙ

АДАПТАЦИИ КАК СИСТЕМНЫЕ ДОПОЛНЕНИЯ В ИЕРАРХИИ БИОСИСТЕМ. КЛАССИФИКАЦИЯ АДАПТАЦИЙ И ЕЕ КРИТЕРИИ

Рассматриваются некоторые аспекты проблемы биологической адаптации: понятие микроэволюционной адаптации, классификация и ее критерии. Вместо тандема понятий «организм — среда» в понимании адаптаций и их классификации применены концепция системной организованности живой материи и принцип кибернетической регуляции. Высказывается мнение, что адаптации являются системными дополнениями, обеспечивающими целостность биосистемы или экосистемы. Разнообразие адаптаций соответствует иерархии биосистем биосферы. Выделяется новый тип адаптаций — миксадаптации.

Адаптация — одно из центральных понятий в теории эволюции живых систем, и развитию этого понятия посвящена обширная литература. Однако применение термина «адаптация» и целого гнезда близких по значению слов и производных от них (приспособление, целесообразность и проч.) вызывают немалые затруднения ввиду недостаточной определенности этих понятий и разнообразия интерпретаций (Дарвин, 1935; Эрлих, Холм, 1966; Ghiselin, 1966; Шкорбатов, 1971; 1986; Gallin, 1972; Любищев, 1973; 1982; Collier et al., 1973; Царегородцев, 1975; Bock, 1980; Левонтин, 1981; Lewin, 1982; Георгиевский, 1989, и др.).

Примером очень своеобразного понимания приспособленности организмов являет собой труд В.А. Кордюма (1982), в котором развивается «информационная концепция эволюции». Рассматривая множество случаев эволюции, приспособленности и вымирания самых разнообразных организмов, в том числе и динозавров, В.А. Кордюм приводит немало примеров их «несоответствия», по его мнению, окружающей среде, наличия у них «...несуразного, откровенно вредного, вопиюще противоречивого» (с. 143). Такое понимание можно объяснить лишь поверхностным и во многом произвольным толкованием черт организации динозавров и других существ В.А. Кордюмом, что показано, в частности, в статье П.В. Пучкова (1988).

Согласно В.А. Красилову (1986, с. 58), после биосферных кризисов вымирают наиболее приспособленные организмы (например, динозавры), а их место занимают менее приспособленные (млекопитающие). Можно предположить, что автор своеобразно понимает критерий приспособленности видов, однако в цитируемом труде ясности на этот счет нет.

Я придерживаюсь традиционных взглядов (Дарвин, 1935; С.А. Северцов, 1951; Давиташвили, 1969; Frankel, Soulé, 1981; Ньюэлл, 1986, и др.): вымирают наименее приспособленные. Динозавры были более жизнеспособны в экосистемах Земли до кризиса на границе мел — палеоген, однако в нарушенных экосистемах в ходе кризиса и после него более приспособленными оказались млекопитающие. Разнообразие же частных приспособлений у млекопитающих возросло в ходе последующей эволюции, в чем можно согласиться с В.А. Красиловым.

Термин «адаптация» и родственные ему слова широко применяются в кибернетике, теории управления, в социологии и технике, в медицине и т.д. (Жуков,

1972; Срагович, 1981; Джордж, 1984; Георгиевский, 1989, и др.), однако степень определенности понятий здесь примерно та же.

В предлагаемой статье рассмотрены некоторые вопросы из обширной проблемы адаптации — содержание понятия, критерии и классификация. Статья обсуждалась с Л.С. Степаняном, Ю.П. Губарем, В.М. Марковым, которым я приношу искреннюю благодарность.

Адаптация, приспособление и адаптивный признак мною принимаются за синонимы. Под адаптацией я понимаю как сам процесс, так и его результат. Деление адаптаций на крупные и мелкие, на адаптивные признаки, объединение адаптаций в системы и прочие приемы, назначение которых — отразить неравноценность адаптаций (Любищев, 1973; Царегородцев, 1975; Георгиевский, 1984), имеют, на мой взгляд, значение лишь в конкретном тексте и представляют собой условность, которой здесь не придается классификационного смысла. К примеру, адаптациями являются не только круглое сечение клыка хищного млекопитающего, но и общая его форма и зубная система в целом.

В научной литературе понятие «адаптация» либо применяется без пояснений, либо определяется словами близкого значения: приспособленность, целесообразность, соответствие организма среде. Тандем понятий «организм — среда», являющийся краеугольным камнем экологии, теории эволюции, кибернетики и термодинамики (Симпсон, 1948; Dobrzansky, 1968; Эткинс, 1987, и др.), в определенных аспектах развития науки утратил свое гносеологическое значение (Фурман, 1974; Дичев, Тарасов, 1976). Зато возможности познания значительно расширяются с использованием представления о системной организованности биосферы (Вернадский, 1967; Веденов и др., 1972; Берталанфи, 1973; Conrad, 1983; Энгельгардт, 1984; Одум, 1986; Малиновский, 1987, и др.). Любая живая система является частью надсистемы (или, что равноценно, на правах подсистемы входит в состав системы более высокого уровня). Части биосистемы находятся во взаимозависимости (Шмальгаузен, 1939, с. 133), взаимной приспособленности. Иначе говоря, подсистемы комплементарны друг другу, т.е. дополняют части до целостной системы. Комплементарны болт и гайка — подсистемы, в единстве выполняющие функцию соединения технических деталей. Подобно тому, комплементарны друг другу конспецифичные самец и самка, обладающие взаимными адаптациями, что обеспечивает функцию размножения.

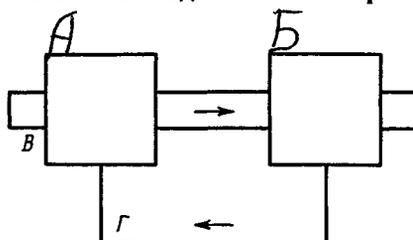
Количественным критерием адаптации или адаптивной ценности со времен Ч. Дарвина и до настоящих лет понимается влияние признака организма на интенсивность элиминации (Дарвин, 1935; С.А. Северцов, 1951; Шмальгаузен, 1969, 1983; Мак-Фарленд, 1988; Айала, Кайгер, 1988, и др.). Видимо, именно это явилось причиной дискуссионных высказываний о «дарвиновской тавтологии» (Gatlin, 1972; Левонтин, 1978; Conrad, 1983, и др.). Ценность дарвиновского критерия адаптации не вызывает у меня сомнения: адаптация и отбор не повторяющиеся, а скоррелированные понятия. Согласно концепции многоуровневого естественного отбора (Пучковский, 1990), адаптивность биосистемы обеспечивается избыточностью составляющих ее подсистем и выживанием наиболее приспособленных из числа конкурентных подсистем.

Возможны два главных механизма биологической адаптации: онтогенетический и микроэволюционный. В данной статье рассматриваются только микроэволюционные адаптации. Согласно позиции автора, относительность приспособлений состоит в неполной, всегда меняющейся степени комплементарности подсистем в биосистемах. Это зависит и от изменчивости подсистем (например, организмов) в каждом поколении, и от вариабельности (во времени и в пространстве) средовых элементов. Достаточная для нормального функционирования биосистемы степень адаптивности друг другу ее подсистем поддерживается перманентно действующим естественным отбором. Итак, естественный отбор понимается в статье как важнейший адаптирующий фактор. Результатом

взаимодействия отбора и изменчивости биосистем¹ являются возникновение и поддержание микроэволюционных адаптаций.

В исследовании природных систем все шире применяется кибернетический критерий: адаптация означает наличие замкнутого контура сигнальных связей, включая прямую и обратную (Emerson, 1960; Малиновский, 1960; Lavocat, 1961 — цит. по Давиташвили, 1977; Шмальгаузен, 1968; Шкорбатов, 1971; Джордж, 1984; Арманд — цит. по Пузаченко 1989). Очевидно, что не каждый признак организма может считаться адаптивным по отношению к среде обитания (А.Н. Северцов, 1949; Fisher, 1954; Шмальгаузен, 1969; Dobrzansky et al., 1977; Кимура, 1985; Иорданский, 1986), однако несомненна его системная подчиненность организму

Кибернетическая схема взаимоотношений хищника и жертвы в биоценозе (объяснения в тексте)



как целому. Любой признак адаптивен (комплементарен) по отношению к каким-либо частям (подсистемам) организма. По моему мнению, теория нейтральной эволюции М. Кимуры (1985) удачно дополняет представление об эволюции энтосоматических органов (А.Н. Северцов, 1949), однако ее нейтрализм относителен, ибо «...в каждом организме имеются двоякого рода приспособления: внешние и внутренние адаптации» (там же, с. 186). Видимо, истоки этого представления можно обнаружить в учении Ж. Кювье (1937).

Поясню применение кибернетического критерия в проблеме адаптации. Кибернетика рассматривает процессы управления и регуляции, к сожалению, не всегда четко разграничиваемые (Ляпунов, 1963; Глушков, 1964; Гродинз, 1966, и др.). Регуляция отличается от управления наличием обратной связи и в целом — наличием замкнутого контура информационных связей (Либберт, 1982). Живые системы функционируют именно по принципу регуляции (Шмальгаузен, 1968). В настоящей статье понимается, что любое воздействие на живую систему вызывает в соответствии с принципом А. Ле Шателье (Беклемишев, 1970) противодействие, которое компенсирует изменение. Срабатывают прямая связь (воздействие) и обратная (противодействие), возникает адаптация. В качестве примера рассмотрим взаимоотношения хищника и жертвы (рисунок). По каналу прямой связи «В» осуществляется движение вещества, энергии и информации от популяции жертвы «А» к популяции хищника «Б». Канал «В» является сквозным, так как связывает обе популяции с другими звеньями цепи питания. Очевидно, что жертва оказывает прямое управляющее влияние на благополучие хищника. Однако хищник также воздействует на жертву через информационную обратную связь «Г», которая в конечном счете окажет регулирующее воздействие на хищника. К примеру, адаптивные изменения, совершенствующие способ охоты хищника на жертву, могут вызвать снижение плодовитости хищника.

Аналогичным образом можно рассмотреть взаимодействия в системе паразит — хозяин. Прямая связь паразита с хозяином очевидна, обратная же проявляет себя в наличии защитных реакций хозяина, снижающих вредное воздействие паразитов (Балашов, 1982).

Разнообразие выделяемых типов адаптаций отражено в ряде сводок (Cuénot, 1925; Симпсон, 1948; Ушаков, 1963; Williams, 1966; Шмальгаузен, 1969; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Царегородцев, 1975; Ярошенко, 1985; Леонович, 1985; Шкор-

¹ Для особей — это генотипическая изменчивость.

батов, 1986, и др.). При этом используются несколько принципов классификации (Тимофеев-Ресовский и др., 1969), из которых в моей статье применяется одно: положение в иерархии систем биосферы.

По системной принадлежности все микроэволюционные адаптации разделяются на большие группы: биосистемные, экосистемные, миксадаптации и биосферные адаптации.

Под биосистемными адаптациями мною понимаются комплементарные признаки у подсистем, составляющих биосистемы разных уровней: от макромолекулы до биоценоза. Биосистемные адаптации любого уровня организации можно считать коадаптациями (Ригер, Михаэлис, 1967; Grant, Grant, 1968; Шмальгаузен, 1969; 1983; Биологический энциклопедический словарь, 1986).

Экосистемные адаптации дополняют биосистему до части экосистемы, адаптированная биосистема входит в экосистему на правах подсистемы.

Миксадаптации существенно отличаются от адаптаций двух первых типов, поскольку адаптация в этом случае означает не только комплементарность признаков самой биосистемы, но и определенные изменения в косных (по В.И. Вернадскому, 1967) или живых, но чужеродных системах.

Не лишне уточнить своеобразие каждого типа адаптаций. Биосистемные адаптации способствуют интеграции подсистем, которые сами являются биосистемами, но более простого уровня, чем целостная биосистема. Экоадаптации обеспечивают интеграцию биосистемы подсистемного уровня с подсистемами косной природы. Миксадаптации означают изменение признаков средового (по отношению к конкретной биосистеме) компонента, который может включать другие биосистемы или косные системы, измененные (приспособленные) вследствие активного воздействия подсистем рассматриваемой биосистемы.

1. БИОСИСТЕМНЫЕ АДАПТАЦИИ

Применение кибернетического критерия позволяет выделить и классифицировать адаптации биосистем любого уровня организации. Однако для краткости в статье рассматриваются лишь адаптации основных уровней. При этом название адаптации дается по уровню биосистемы, целостность которой обеспечивается данной адаптацией.

А. Клеточные адаптации. Под клеточными адаптациями понимаются любые признаки субклеточных структур, обеспечивающие ту или иную часть функции клетки в целом. Это взаимное соответствие в строении и функции генов, их комплексов, белков, органоидов клетки и т.д. (Darlington, 1958; Маркерт, Уршпрунг, 1973; Оно, 1973; Иост, 1975; Хочачка, Сомеро, 1977; Уотсон, 1978; Айала, Кайгер, 1988, и др.). Последние из цитированных авторов пишут в своей сводке о генетических коадаптациях (с. 177), что означает «адаптивное взаимодействие между генами, образующими геном организма». Ограничусь этим единственным примером, так как больше, видимо, не требуется.

Б. Организменные адаптации. Имеются в виду признаки любых структур в пределах особи (начиная с клетки), которые обеспечивают целостное функционирование организма. Это комплементарные в строении и функции клеток, тканей и органов (Шмальгаузен, 1939; Заварзин, 1953; 1976; Жеденов, 1962; Стрельников, 1970; Маркерт, Уршпрунг, 1973; Зуссман, 1977; Gould, 1977; Акаевский, 1984; Пучков, 1988, и др.), которым в онтогенезе и филогенезе соответствуют такие понятия, как корреляции и координации (А.Н. Северцов, 1949; Шмальгаузен, 1982). Сюда же я отношу поведенческие реакции, которые обеспечивают жизнеспособность единичной особи (Хайнд, 1975; Мак-Фарленд, 1988). Примеры организменных адаптаций: цепи ген — белок — признак; соответствие в строении и функции органов в системе органов; уход за шерстным покровом млекопитающего (поведение вместе с особыми структурами). Рудиметарные органы и поведен-

ческие реакции в тех случаях, когда внешняя функция их действительно утрачена (примеры можно найти в сводках: Планте, 1928; А.Н. Северцов, 1949, Серебровский, 1973; Эрман, Парсонс, 1984; Мак-Фарленд, 1988), перестают быть адаптациями надорганизменными (например, экосистемными), но, по моему мнению, сохраняют адаптивное значение как органы энтосоматические.

В. Популяционно-видовые адаптации. Обеспечивают функционирование соответствующей биосистемы, их носителями являются особи или группы особей. Адаптации такого типа, как считает А.Б. Георгиевский (1984), стали выделять с появлением популяционной биологии (Emerson, 1960; Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Шкорбатов, 1971; Царегородцев, 1975; Гольцман, 1983; Ярошенко, 1985, и др.). Видовые адаптации выделял уже Л. Плате (1928). Однако общевидовые признаки (Кашкаров, 1939), относимые некоторыми авторами к видовым адаптациям (Завадский, 1968; Георгиевский, 1984), более правильно отнести к тому или иному типу в соответствии с системной принадлежностью. Популяционно-видовые адаптации, как принято в данной статье, способствуют интеграции особей или их групп в систему популяционно-видового уровня.

Примерами названных адаптаций являются конгруэнции (С.А. Северцов, 1951), половые признаки, полиморфизм особей в популяции (Сергиевский, 1987), территориально-иерархические отношения особей (Wynne-Edwards, 1962; Collier et al., 1973; Баскин, 1976, и др.), другие формы внутривидовых отношений. Социальные адаптации, которые выделяются некоторыми авторами (Emerson, 1960; Wynne-Edwards, 1962; Williams, 1966; Ireisman, 1983), также рассматриваются здесь как популяционно-видовые. Каннибализм млекопитающих трактуется как одна из форм популяционной регуляции (Cloudsley-Thompson, 1965); в том числе это вполне актуально для медведей Голарктики (Lecount, 1982; Смирнов, Зырянов, 1988).

Г. Биоценотические адаптации. Означают компоненты подсистем, составляющих биоценозы. Материальными носителями адаптаций этого уровня являются виды, консорции, паразитоценозы и другие подсистемы, составляющие биоценозы. Через сигнальные связи в биоценозах осуществляется саморегуляция (Шмальгаузен, 1969), замыкание контура сигнальных связей происходит через биоценотические адаптации — широко принятое понятие (Тимофеев-Ресовский и др., 1969²; Шкорбатов, 1971; Царегородцев, 1975; Ярошенко, 1985; Одум, 1986, и др.). Адаптации, обеспечивающие возможность для вида-вселенца войти в состав биоценоза (Саблина, Яблоков, 1985; Чесноков, 1989; Миркин, 1990), я отношу к биоценотическим. Важностью биоценотических адаптаций можно объяснить возникновение критической ситуации в сообществе при вымирании видов, являющихся ключевыми мутуалистами (Futuima, 1973 — цит. по Джилберт, 1983). Многообразные биоценотические роли, исполняемые видами или сообществами, обеспечиваются биоценотическими адаптациями (Cloudsley-Thompson, 1965; Grant, Grant, 1968; Чеснова, 1976; McGinnis, 1977; Пианка, 1981; Одум, 1986, и др.).

2. ЭКОСИСТЕМНЫЕ АДАПТАЦИИ (ЭКОАДАПТАЦИИ)

Адаптации этого типа обеспечивают функционирование биосистемы в биогеоценозе и выделяются многими авторами (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Царегородцев, 1975; Ярошенко, 1985; Одум, 1986, и др.). Экоадаптации понимаются как приспособления к абиотическим факторам среды (Кашкаров, 1939; Cloudsley-Thompson, 1965; 1978; Keast, 1971; Одум, 1975; 1986; Хочачка, Сомеро, 1977; Spurr, 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982; Гайдук, 1983; Пучков, 1988, и др.), их носителями могут являться клетки, индивидуумы, популяции (виды) и сообщества. Экосис-

² Авторы данного труда пишут «биогеоценотические адаптации» (с. 251), но понимают под ними, как следует из текста, межвидовые адаптации в биоценозе.

темные адаптации — сложившееся понятие, не требующее иллюстраций. Отмечу лишь, что закономерное распределение биоценозов по меридиану, высоте над уровнем моря, глубине водоемов, смене сообществ во времени (Вернадский, 1967; Дажо, 1975; Одум, 1975; 1986, и др.) дает основание предположить наличие разнообразных биоценологических экоадаптаций. Возможно, окажется целесообразным подразделить экоадаптации на клеточные, организменные, популяционно-видовые и биоценологические.

Отмечу некоторое отличие экоадаптаций. Биосистемные адаптации всегда обоюдны, в то время как в экосистеме способность к адаптации проявляет, как принято считать, только живая подсистема. Если в биосистеме между двумя подсистемами всегда возникают два контура связей, а значит, две прямые и две обратные связи³, то в экосистеме в каждой паре подсистем, из которых одна живая, образуется только один контур связей⁴.

3. МИКСАДАПТАЦИИ

Предлагаемая мной категория миксадаптаций обеспечивает целостность биосистем популяционно-видового уровня. Однако замыкание контура связей происходит через подсистемы, не принадлежащие к этим биосистемам: это фрагменты косной среды, другие организмы, либо производные биосистем (пахучие метки, экскременты, следы лап и др.). К адаптациям этого типа я отношу биологические сигнальные поля (Наумов, 1977; Мозговой, 1986), звериные тропы, убежища (Барабаш-Никифоров, Формозов, 1963), нанесение на свое тело веществ из окружающей среды (вода, пыль, грязь, глина и т.д.) или посторонних запахов (помета, падали и др.), что весьма характерно для млекопитающих (Корытин, 1979; 1986; Гольцман, 1983; Jamnický, 1987).

Возможно, к миксадаптациям следует отнести любые направленные изменения, приспособляющие элементы окружающей среды к функционированию биосистем (организмов или популяций) и повышающие выживание последних. Именно в миксадаптациях можно видеть истоки человеческой культуры.

В качестве примера можно привести биологическое сигнальное поле бурого медведя (*Ursus arctos L.*), включающее в себя набор сигнальных меток, рассредоточенных на местности (Пучковский, 1988), в основном на медвежьих деревьях (Seton, 1937; Wynne-Edwards, 1962; Пажетнов, 1979; Jamnický, 1987). Медвежьи деревья служат пунктами передачи информации об обитающих медведях, наиболее доказанным является их значение в обеспечении встречи самцов и самок в период гона.

4. БИОСФЕРНЫЕ АДАПТАЦИИ

Носителями биосферных (экосферных) адаптаций (Царегородцев, 1975; Дичев, Тарасов, 1976; Шкорбатов, 1986) являются в соответствии с принятым в статье принципом классификации биоценозы и экосистемы (Шкорбатов, 1971; Одум, 1975; 1986; Базилевич и др., 1986). К числу адаптаций этого уровня относятся продуктивность, стабильность, насыщенность, резистентность и другие показатели экосистем. Чрезвычайно своеобразные экосистемы (оазисы жизни) обнаружены в глубинах мирового океана, в местах выхода гидротермальных флюидов (Лобье, 1990). Возможно, биосферными адаптациями правильно считать их яркие особенности: очень большую биомассу, наличие хемосинтетиков в начале пищевых цепей, обилие эндемиков и живых ископаемых и др.

Биосистема или ее подсистема, даже очень простая, может выполнять две или

³ Это, к примеру, означает, что паразит и хозяин в ходе эволюции обретают взаимные адаптации, оба в некоторой степени контролируют выживание и приспособленность друг друга.

⁴ В статье принимается, что косные системы не способны к активной адаптации.

более функции. Так, клыки моржа могут служить для выкапывания из грунта кормовых объектов, помогают вылезать на лед, используются как оружие при межвидовых и внутривидовых конфликтах (С.А. Северцов, 1951; Перри, 1976), т.е. являются адаптациями экосистемными и биосистемными (популяционно-видовыми и биоценотическими). Плодовитость животных, примером которой приводит С.А. Северцов (1941), является биосистемной адаптацией популяции, биоценоза, а также экосистемной адаптацией.

С. Оно (1973) пишет, что «...все живое на Земле своим возникновением обязано комплементарности, которая изначально была присуща пуриновым и пиримидиновым основаниям...» (с. 21). Я считаю, что существование всех биосистем (и экосистем) всегда имело и имеет своим основанием их комплементарность на всех уровнях организации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. Т. 3. М.: Мир, 1988. 335 с.
- Акаевский А.И. (ред.) Анатомия домашних животных. М.: Колос, 1984. 443 с.
- Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 296 с.
- Балашов Ю.С. Паразитохозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 1982. 320 с.
- Барабаш-Никифоров И.И., Формозов А.Н. Териология. М.: Высш. шк., 1963. 396 с.
- Баскин Л.М. Поведение копытных животных. М.: Наука, 1976. 296 с.
- Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.
- Берталанфи Л. История и статус общей теории систем // Системные исследования. Ежегодник. М.: Наука, 1973. С. 20—38.
- Биологический энциклопедический словарь / Под ред. Гилярова М.С. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.
- Веденов М.Ф., Кремьянский В.И., Шаталов А.Т. Концепция структурных уровней в биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 7—70.
- Вернадский В.И. Биосфера. М.: Мысль, 1967. 376 с.
- Гайдук В.Е. Ритмы линьки зверей с сезонным диморфизмом окраски шерстного покрова // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 2. С. 269—279.
- Георгиевский А.Б. Видовые адаптации и групповой отбор // Экология и эволюционная теория. Л.: Наука, 1984. С. 247—255.
- Георгиевский А.Б. Эволюция адаптаций (историко-методологическое исследование). Л.: Наука, 1989. 189 с.
- Гольцман М.Е. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Зоология позвоночных. 1983. Т. 12. С. 71—150.
- Глушков В.М. О кибернетике как науке // Кибернетика, мышление, жизнь. М.: Мысль, 1964. С. 53—61.
- Гродинз Ф. Теория регулирования и биологические системы. М.: Мир., 1966. 254 с.
- Давиташвили Л.Ш. Причины вымирания организмов. М.: Наука, 1969. 440 с.
- Давиташвили Л.Ш. Эволюционное учение. Т. 1. Тбилиси: Мецниереба, 1977. 477 с.
- Даже Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 630 с.
- Джилберт Л. Организация пищевой сети и охрана неотропического разнообразия // Биология охраны природы. М.: Мир, 1983. С. 28—54.
- Джордж Ф. Основы кибернетики. М.: Радио и связь, 1984. 272 с.
- Дичев Т.Г., Тарасов К.Е. Проблема адаптации и здоровье человека (методологические и социальные аспекты). М.: Медицина, 1976. 184 с.
- Жеденов В.Н. Сравнительная анатомия приматов (включая человека). М.: Высш. шк., 1962. 626 с.
- Жуков Н.И. Идея трехплановости отражения в живой природе // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 194—307
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
- Заварзин А.А. Избр. тр. Т. 2. Работы по сравнительной гистологии животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 379 с.

- Заварзин А.А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л.: Наука, 1976. 411 с.
- Зуссман М. Биология развития. М.: Мир, 1977. 301 с.
- Иорданский Н.Н. Механизмы эволюционных перестроек сложных адаптивных комплексов // Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 38—50.
- Иост Х. Физиология клетки. М.: Мир, 1975. 864 с.
- Кашкаров Д.Н. Адаптивна ли эволюция, и что такое видовые признаки // Зоол. журн. 1939. Т. 18. Вып. 4. С. 612—630.
- Кимура М. Нейтральная теория молекулярной эволюции. М.: Наука, 1985. 398 с.
- Киселев Н.Н. Объект экологии и его эволюция. Философско-методологический аспект. Киев: Наук. думка, 1979. 134 с.
- Кордюм В.А. Эволюция и биосфера. Киев: Наук. думка, 1982. 260 с.
- Корытин С.А. Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд-во МГУ, 1979. 224 с.
- Корытин С.А. Повадки диких зверей. М.: Агропромиздат, 1986. 319 с.
- Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: Биолого-почвенный институт ДНЦ АН СССР, 1986. 140 с.
- Кювье Ж. Рассуждения о переворотах на поверхности земного шара. М., Л.: Биомедгиз, 1937. 368 с.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.
- Левонтин Р. Адаптация // Эволюция. М.: Мир, 1981. С. 241—264.
- Леонович В. Поведение и его роль в эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 46. № 6. 1985. С. 753—759.
- Либберт Э. (ред.). Основы общей биологии. М.: Мир, 1982. 440 с.
- Лобье Л. Базисы на дне океана. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 156 с.
- Любищев А.А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1973. С. 31—56.
- Любищев А.А. Проблема целесообразности // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 149—196.
- Ляпунов А.А. Об управляющих системах живой природы и общем понимании жизненных процессов // Проблемы кибернетики. Вып. 10. М.: Физматгиз, 1963. С. 179—193.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных: психология, этология и эволюция. М.: Мир, 1988. 520 с.
- Малиновский А.А. Типы управляющих биологических систем и их приспособительное значение // Проблемы кибернетики. Вып. 4. М.: Физматгиз, 1960. С. 151—182.
- Малиновский А.А. Общая теория систем в биологии и медицине // Природа. 1987. № 7. С. 5—15.
- Маркерт К., Уршпрунг Г. Генетика развития. М.: Мир, 1973. 270 с.
- Миркин Б.М. Антропогенная эволюция растительности // Природа. 1990. № 1. С. 45—54.
- Мозговой Д.П. Сравнительный анализ структуры коммуникативных систем млекопитающих на основе концепции сигнальных биологических полей // Экологические исследования в Среднем Поволжье. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. ун-та, 1986. С. 3—11.
- Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 91—110.
- Ньюэлл Н.Д. Массовые вымирания — уникальные или повторяющиеся явления? // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 122—132.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Одум Ю. Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 227 с.
- Пажетнов В.С. Сигнальные метки в поведении бурых медведей (*Ursus arctos* L.) // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 10. С. 1536—1542.
- Перри Р. Мир моржа. Л.: Гидрометеиздат, 1976. 112 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Плате Л. Эволюционная теория. М., Л.: Госуд. изд-во, 1928.
- Пузаченко Ю.Г. (ред.). Экосистемы в критических состояниях. М.: Наука, 1989. 155 с.
- Пучков П.В. О причинах так называемых сверхадаптаций и некоторых «биологических излишеств» // Журн. общ. биологии. 1988. Т. 49. № 6. С. 729—740.
- Пучковский С.В. Микроэволюция как универсальный механизм эволюции биосистем. Селектогенез в иерархии биосистем // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 4. С. 462—468.
- Пучковский С.В. К изучению биологических сигнальных полей бурого медведя (*Ursus ar-*

- tos L.) // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1988. С. 142—144.
- Ригер Р., Михаэлис А. Генетический и цитогенетический словарь. М.: Колос, 1967. 607 с.
- Саблина Т.Б., Яблоков А.В. Стратегия и тактика сохранения редких видов животных // Изучение и охрана редких и исчезающих видов животных фауны СССР. М.: Наука, 1985. С. 5—17.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 536 с.
- Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 315 с.
- Северцов С.А. Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 111 с.
- Сергиевский С.О. Полиморфизм как универсальная адаптивная стратегия популяций // Вопросы теории адаптации. Л.: ЗИН АН СССР, 1987. С. 41—58.
- Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 167 с.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Смирнов М.Н., Зырянов А.Н. Пищевое поведение восточно-сибирского бурого медведя (*Ursus arctos* L.) // Поведение охотничьих животных. Сб. научн. трудов. Киров: ВНИИОЗ, 1988. С. 5—16.
- Срагович В.Г. Адаптивное управление. М.: Наука, 1981. 384 с.
- Стрельников И.Д. Анатомо-физиологические основы видообразования позвоночных. Л.: Наука, 1970. 367 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
- Уотсон Дж. Молекулярная биология гена. М.: Мир, 1978. 720 с.
- Ушаков Б.П. О классификации приспособлений животных и растений и о роли цитозкологии в разработке проблемы адаптации // Проблемы цитозкологии животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5—20.
- Фурман А.Е. Диалектическая концепция развития в современной биологии. М.: Высш. шк., 1974. 272 с.
- Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир, 1975. 855 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации // Мир, 1977. 398 с.
- Царегородцев Г.И. (ред.) Философские проблемы теории адаптации. М.: Мысль, 1975. 241 с.
- Чеснова Л.В. Эволюционная концепция в паразитологии. М.: Наука, 1976. 160 с.
- Чесноков Н.И. Дикие животные меняют адреса. Теория и практика акклиматизации. М.: Мысль, 1989. 219 с.
- Шкорбатов Г.Л. Основные черты адаптаций биологических систем // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32. № 2. С. 131—142.
- Шкорбатов Г.Д. Этюды общей теории адаптации // Эколого-физиологические и эколого-фаунистические аспекты адаптации животных. Межвуз. сборник научн. трудов. Иваново: Изд-во Ивановск. ун-та, 1986. С. 3—24.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 231 с.
- Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 223 с.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 383 с.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избр. тр. М.: Наука, 1983. 360 с.
- Шмидт-Нильсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. В 2 кн. М.: Мир, 1982. 800 с.
- Энгельгардт В.А. Познание явлений жизни. М.: Наука, 1984. 303 с.
- Эрлих П., Холл Р. Процесс эволюции. М.: Мир, 1966. 530 с.
- Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. М.: Мир, 1984. 556 с.
- Эткинс П. Порядок и беспорядок в природе. М.: Мир, 1987. 224 с.
- Ярошенко М.Ф. Адаптация — направляющий фактор эволюции. Кишинев: Штиинца, 1985. 183 с.
- Bock W.J. The definition and recognition of biological adaptation // Amer. Zool. 1980. V. 20. N 1. P. 217—227.
- Cloudsley-Thompson J.L. Animal conflict and adaptation. L.: G.T. Fousis and Co, Ltd, 1965. 160 p.

- Cloudsley-Thompson J. L.* Animal migration. L.: Orbis Publishing, 1978. 120 p.
- Collier B.D., Cox G.W., Johnson A.W., Miller Ph.C.* Dynamic ecology. N.Y.: Englewood Cliffs, 1973. 563 p.
- Conrad Michael.* Adaptability: the significance of variability from molecule to ecosystem. N.Y.; L.: Plenum Press, 1983. 383 p.
- Cuénot L.* L'adaptation. P.: Gaston Doin, 1925. 420 p.
- Darlington C.D.* The evolution of genetic systems. N.Y.: Basic Books, Inc, Publishers, 1958.
- Dobrzhansky Th.* Adaptedness and fitness // Population biology and evolution. Syracuse Univ. Press, 1968. P. 109—121.
- Dobrzhansky Th.G., Ayala F.J., Stebbins G.L., Valentine J.W.* Evolution. San Francisco: W.H. Freeman and Company, 1977. 572 p.
- Emerson A.E.* The evolution of adaptation in population systems // Evolution after Darwin. V. 1. The evolution of life. Chicago: Chicago Univ. Press, 1960. P. 307—348.
- Fisher R.A.* Retrospect of the criticism of the theory of natural selection // Evolution as a process. L.: George Allen and Unwin Ltd, 1954. P. 84—98.
- Frankel O.H., Soulé M.E.* Conservation and Evolution. Cambridge England: Cambridge Univ. Press, 1981. 327 p.
- Gatlin L.* Information Theory and the living System. N.Y.; Lnd.: Columbia Univ. Press, 1972. 210 p.
- Ghiselin M.T.* On semantic pitfalls of biological adaptation // Philosophy of Science. 1966. V. 33. N 2. P. 147—153.
- Gould S.J.* Ontogeny and phylogeny. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.
- Grant K., Grant V.* Hummingbirds and their flowers. N.Y.; L.: Columbia Univ. Press, 1968. 115 p.
- Ireisman M.* Altruism, inclusive fitness, and evolutionary game theory // Adaptations to terrestrial environments N.Y.; L.: Plenum Press, 1983. P. 91—108.
- Jamnicky J.* Formy komunikácie medveda hnedéhe (*Ursus arctos* L.) // Folia venatoria. N 17. 1987.
- Keast A.* Adaptive evolution and shifts in niche occupation island birds // Adaptive aspects of insular evolution. Wash.: State Univ. Press, 1971. P. 39—53.
- Lecount A.L.* Characteristics of a central Arizona black bear population // Wildlife Management. 1982. V. 46. N 4. P. 861—868.
- Lewin R.* Adaptation can be a problem for evolutionists // Science. 1982. V. 216. N 4551. P. 1212.
- McGinnis R.F.* Evolution within pelagic ecosystems: aspects of the distribution and evolution of the family Myctophidae // Adaptations Within Antarctic Ecosystems. Wash.: Smithsonian Institution, 1977. P. 547—556.
- Seton E.T.* Lives of game animals. V. 2. N.Y.: The Literary Guild of America, Inc, 1937. 746 p.
- Spurr E.B.* Adaptive significance of the reoccupation period of the Adélic penguin // Adaptations Within Antarctic Ecosystems. Wash.: Smithsonian Institution, 1977. P. 605—618.
- Williams G.C.* Natural selection. A Critique of Some Current Evolutionary Thought. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 1966. 307 p.
- Wynne-Edwards V.C.* Animal dispersion in relation to social behaviour. L.; Edinbourg: Oliver and Boyd, 1962. 502 p.

Удмуртский государственный университет,
Ижевск

Поступила в редакцию
14.V.1990

**ADAPTATIONS AS THE SYSTEMIC AUXILIARIES
IN THE BIOSYSTEM HIERARCHIES.
ADAPTATIONS CLASSIFICATION AND CRITERIA.
S.V. PUTCHKOVSKI**

THE UDMURT UNIVERSITY, IZHEVSK

The notions of microevolutionary adaptations, criteria and classifications of the types of adaptations are considered in the framework of the general problem of the biological adaptation. Microevolutionary adaptations proceed on the basis of a microevolutionary mechanism, by which the natural selection acts as an adapting factor.

The adaptation is considered as an auxiliary of a system allowing the latter to function as a part of the entire biosystem. Diversity of adaptations corresponds to the hierarchy of biosystems in the biosphere. To reveal a particular adaptation, a cybernetic criterium is to be used, which takes into account the presence of closed feedback loops, both positive and negative.

Biosystemic, ecosystemic, biosphere adaptations and mix-adaptations are offered to recognize. The latters provide population systemic wholness including all environment elements adapted by direct influence of living beings.