

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

---

ЖУРНАЛ  
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА

УДК 573+574.001

© 1999 г. С.В. ПУЧКОВСКИЙ

**ИЗБЫТОЧНОСТЬ ЖИВЫХ СИСТЕМ: ПОНЯТИЕ,  
ОПРЕДЕЛЕНИЕ, ФОРМЫ, АДАПТИВНОСТЬ**

Цель статьи – развитие концепции об избыточности биосистем методами теоретической науки. Избыточность – общесистемное свойство физико-химических, биологических и социальных объектов, искусственных систем. Обсуждается сфера применения понятия избыточности, его универсальность. Предложено определение избыточности биосистем, согласно которому организация живых систем включает в себя актуальные адаптации, преадаптации, дополнительные потенции, эволюционные потенции, неадаптивные элементы. Выделены формы избыточности: микроэволюционная, филогенетическая, конкурентная и ряд других. Обсуждается соответствие знаний об избыточности концепциям адаптационизма, нейтрализма, катастрофизма, структурализма. Избыточность трактуется как адаптация биосистем ароморфного уровня.

**ВВЕДЕНИЕ**

Биологическая организация привлекала внимание ученых прежде всего целесообразностью строения, функционирования и эволюционных изменений. Однако со временем накопление знаний не только послужило формированию концепции адаптивности биологических систем, но также явилось основанием для идей ин-адаптивности, преадаптивности, нейтральности и ряда других обобщений. В глазах ученых биологическая организация все более утрачивала целостность, которую обеспечивала идея целесообразности, и все в большей степени приобретала свойства своеобразной мозаики. Живая система предстала как конгломерат разнокачественных признаков: адаптивных, преадаптивных, неадаптивных и даже частично вредных. Относительно адаптивной биологической организации живые системы оказались избыточными. Понятие избыточности биосистем обнаружило многообещающий потенциал познавательных возможностей для формирования интегрального понимания биологической организации различных уровней и снятия противоречий между некоторыми концепциями, включая адаптационизм, структурализм, катастрофизм, нейтрализм. Развитие учения об избыточности биосистем методами теоретической биологии является задачей этой публикации.

Важную роль в теоретическом исследовании приобретает синтез знаний, направленный на создание внутренне непротиворечивой словесной модели (Любищев, 1982; Мейен, 1991; Реймерс, 1994). Задача такого исследования – формирование системно организованного объяснения, в котором в равной мере полезными оказываются вполне устоявшиеся, общепринятые идеи, а также принципиально новые выводы или понятия из других разделов знаний. Завершенная логическая (вербальная) модель может явиться теоретической основой для формирования имитационных моделей, использование которых приобретает все большую актуальность (Меншуткин, Ащепкова, 1988; Левченко, 1993).

## СФЕРА ПРИМЕНЕНИЯ ПОНЯТИЯ ИЗБЫТОЧНОСТИ СИСТЕМ

Обсуждаемое понятие сравнительно молодо и еще редко применяется в публикациях по биологии. Лишь немногие авторы специально рассматривают избыточность живых систем в связи с некоторыми проблемами (Gatlin, 1972; Оно, 1973; Панов, 1978; Гродзинский, 1983; Федоров, 1988; Черносвитов, 1992; Пучковский, 1994, 1996; Реймерс, 1994; Ghilarov, 1997). В то же время исследования, включающие многочисленные материалы по избыточности биосистем самых разных уровней организации, могут быть названы в различных разделах биологии.

Показательно, что естественный отбор по Дарвину (Darwin, 1886; Дарвин, 1935) может работать только при наличии в популяциях некоторого избытка особей. Однако ни сам Дарвин, ни его многочисленные сторонники и последователи не выделяли соответствующего фактора эволюции. Избыток репродуктивных потенциалов растений и животных явился предметом обстоятельного рассмотрения Ч. Дарвином для обоснования идей биологической конкуренции, борьбы за существование, от чего очень последовательно можно было подойти к знаменательному выводу о действии в популяциях естественного отбора и о его эволюционной роли. Наверное, именно концентрация усилий на обсуждении и развитии учения о естественном отборе и ряде коррелированных с ним идей (борьба за существование, проблема наследственности, формы изменчивости и т.д.) вполне может объяснить нам, почему идея избыточности проявила себя ограниченно, в виде учения об изменчивости.

После Дарвина долгое время продолжались споры о месте отбора и борьбы за существование в биологической эволюции, эволюционной роли разных форм изменчивости, однако эволюционная необходимость избыточности очень долго не становилась более очевидной для сообщества ученых. Можно объяснить этот феномен замедленным (в сравнении, например, с физикой) развитием теоретических исследований, традиций и соответствующей методологии в биологии (Руттен, 1973; Поппер, 1983; Henle, 1991; Гурвич, 1991; Ичас, 1994), вследствие чего в биологии и в настоящее время недостаточно развиты концептуальные основы (Пантелеев, 1994; Реймерс, 1994). Развитие теории систем, организация системных исследований и формирование системного подхода в технике, кибернетике, медицине, теории информации, биологии (Богданов, 1989; Бауэр, 1935; Bertalanffy, 1969; Пригожин, 1985; Малиновский, 1987; Шмальгаузен, 1990; Goldsmith, 1996) способствовали формированию представлений о надежности функционирования систем и резервировании структур и функций (Gatlin, 1972; Одум, 1975; Conrad, 1983; Федоров, 1988). В частности, в электронной технике резервирование понимается как метод повышения надежности системы введением избыточности (Райншке, по: Шнайдер, 1977, с. 156). Именно в сфере технических знаний несколько раньше и более явно сформировалось понятие избыточности систем.

В технике под избыточностью понимаются "дополнительные средства и возможности сверх минимально необходимых для выполнения объектом заданных функций" (Надежность систем энергетики..., 1980, с. 16). В самых различных по своей природе системах избыточные возможности могут оказаться необходимыми при экстремальных ситуациях: отказе подсистем самой функционирующей системы или экстраординарных нагрузках на нее. Такие ситуации вполне вероятны для естественных и искусственных систем. Соответственно сходным является понимание избыточности систем для техники, кибернетики, теории информации, медицины и других наук. В кибернетике под избыточностью понимается "превышение объема сигналов или меры сложности структур системы по сравнению с их минимальными значениями, необходимыми для выполнения поставленной задачи" (Энциклопедия кибернетики, 1975). В теории информации это «максимальная доля "лишних" знаков», которая "определяется по статистическим свойствам рассматриваемого источника сообщения" (Математический энциклопедический словарь, 1988). С точки зрения учения о термодинамике, порядок (order) приравнивается к избыточности (redundancy) (Brooks,

Wiley, 1986). Не будет преувеличением сказать, что избыточность – атрибут любой надежно функционирующей системы. Это понятие в равной степени актуально для естественных и искусственных, физических, биотических и социальных систем.

## ПОНЯТИЕ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИЗБЫТОЧНОСТИ БИОСИСТЕМ

Избыточность биосистем рассматривается в проблеме эволюции генома позвоночных животных (Оно, 1973). В физиологии организмов понятие избыточности рассмотрено В.И. Федоровым (1988), который считает, что представления об избыточности в технических системах не в полной мере соответствуют особенностям биологической организации.

В фитоценологии и географии также используется данное понятие (Гродзинский, 1983; Арманд, 1988). Отмечено универсальное значение избыточности для понимания организации, функционирования и эволюции биосистем всех уровней организации (Пучковский, 1998). Для экологии Н.Ф. Реймерс (1994, с. 47) называет "закон избыточности системных элементов при минимуме числа вариантов организации" и "принцип перехода избыточности в самоограничение". Рассматривая информационные процессы в живых системах, В.И. Корогодин (1991, с. 42) обращается к понятию "поризм", понимая под этим полипотентность информации, включая вероятность заранее непредсказуемых аспектов.

Оценивая качественное своеобразие избыточности, обычно пишут о дополнительных сверх минимально необходимого структурах, функциональных возможностях, информации, т.е. о любых дополнительных средствах и возможностях в организации биосистем, которые обеспечивают их надежное функционирование в вероятных экстраординарных ситуациях. В отличие от искусственных систем естественные биосистемы могут включать в себя и такие признаки, полезность которых исследователю не удастся представить на основе имеющихся знаний даже в самой отдаленной перспективе. Достаточно вспомнить способность гемоглобина присоединять монооксид углерода (угарный газ) – во много раз более интенсивно, чем кислород.

Важнейшие с гносеологических позиций черты избыточности – ее относительность и принципиальная количественная определимость. В теории информации используют две величины информации: реальную –  $I_R$  и потенциальную –  $I_P$  (Gatlin, 1972). Избыточность информации определяют, вычитая из единицы отношение двух этих величин:  $1 - I_R/I_P$ . Подобным образом можно количественно определять любые считающиеся проявления избыточности: количество гамет, зигот, клеток, особей и любых других подсистем, связей, функций или их интенсивности и т.д. Формулу для расчета структурной избыточности физиологических систем приводит В.И. Федоров (1988).

На качественном уровне можно констатировать, что избыточные биосистемы ориентированы на функционирование не только "сегодня", но и "завтра", когда вероятны иные условия жизнедеятельности, чем сегодня. В этом смысле биосистемы – носители избыточности – обладают свойством прогнозировать вероятные изменения условий функционирования в будущем. Ориентированность организации биосистем на выживание в измененном (относительно настоящего) будущем позволяет провести параллель с телеологическим (или телеономическим) пониманием природы живых систем (Л.С. Берг, 1922; Williams, 1966; Goldsmith, 1989; 1996; Wells, 1991; Ичас, 1994; Карташев, 1995). Однако если телеология в течение многих веков была основанием для весьма глубоких разногласий в среде ученых (Л.С. Берг, 1922; Теория номогенеза, 1928; Ламарк, 1955; Завадский, 1973; Фролов, 1981; O'Grady, Brooks, 1988; Шмальгаузен, 1990), то учение об избыточности может быть сформулировано на основе, лишенной столь значительных противоречий (Пучковский, 1996, 1998). Оно вполне совместимо с разнообразными общебиологическими идеями и эволюционными концепциями. Это учение не вступает в непреодолимое противоречие ни с понятием надежной системы, состоящей из избыточного числа ненадежных

элементов (Нейман, 1956), ни с принципом симморфоza, согласно которому ни один орган не бывает развит свыше потребности в нем в моменты максимальных нагрузок (Taylor, Weibel, 1981, по: Шмидт-Ниелсен, 1987).

Само понятие избыточности, видимо, создает достаточное представление о существе проблемы. Труднее с кратким определением избыточности. **Избыточность биосистемы означает сочетание в ее организации различных фрагментов: адаптаций, актуальных в настоящий момент; адаптаций для вероятного будущего (преадаптаций); запасных онтогенетических (биоквантовых: Пучковский, 1994, 1997) потенциалов для выживания в экстраординарных ситуациях; потенциалов для эволюционных новообразований; неадаптивных признаков.** Из приведенного определения следует, что понятие избыточного не является альтернативным понятию адаптивности, но вполне комплементарно таковому.

Некоторые черты организации биосистем на уровне наших знаний могут казаться совершенно бесполезными для ее выживания. Однако у нас не может быть уверенности в том, что со временем эта особенность организации не окажется весьма полезной в будущих ситуациях. Эти последние мы пока можем представить весьма неопределенно, не вправе ожидать, что будущие ситуации могут радикально отличаться от современных. Избыточная организация биосистем схематически отражена на рис. 1. Наряду с эволюционными потенциалами биологической организации здесь названы "депонированные потенциалы биосистемы" (Шилова, 1993). Неадаптивные признаки могут быть нейтральными или даже вредными. Все блоки организации биосистемы объединяются в единое целое корреляциями. Схема имеет универсальный смысл, общий для любых биосистем.

Избыточность – эмерджентное свойство целостной биосистемы. Согласно развиваемой концепции, избыток видовой разнообразия в экосистеме есть экосистемная, а не видовая избыточность (Ghilarov, 1997). Иерархия уровней избыточности в таком понимании согласована с иерархией адаптаций (Пучковский, 1991, 1994).

## ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ ИЗБЫТОЧНОСТИ БИОСИСТЕМ

Избыточность биосистем разнопланова, ее основные аспекты предстоит еще выявлять и уточнять в ходе дальнейшего накопления знаний и развития представлений об этом понятии. Названный мною ниже перечень форм избыточности – это вариант классификации, пригодный для использования и совершенствования (рис. 2). Избыточность подразделяется на две основные формы: **m-избыточность** понимается как фактор микроэволюции, **phy-избыточность** – фактор филогенеза (phylogenesis) (Пучковский, 1998). Как фактор филогенеза, избыточность обеспечивает возникновение новообразований: эволюционно новых форм, структур и функций. **Конкурентная** избыточность может быть только фактором микроэволюции, тогда как остальные формы избыточности могут выступать в качестве phy- и m-избыточности. Конкурентная избыточность означает наличие в биосистеме запасных подсистем, которые могут полностью или частично замещать друг друга при выходе из строя части подсистем. Конкурентная избыточность делает возможным и эволюционно эффективным естественный отбор (Пучковский, 1995; 1998). **Качественная** избыточность не требует пояснений, ее примеры – наследственное разнообразие особей в природных популяциях или наличие во многих популяциях разных способов размножения. Так, популяции с различными вариантами полового размножения могут существенно отличаться генетическим разнообразием, долговечностью и эволюционными возможностями (Мэйнард Смит, 1981; Даревский, 1993; 1995; Кайданов, 1996). **Количественная** избыточность может проявляться в некотором превышении запасных питательных веществ в организмах над обычно расходуемым количеством, в избытке возможной продукции яйцеклеток и т.д. Количественная избыточность частично совпадает с конкурентной избыточностью. Отличие состоит в том, что



Рис. 1. Основные компоненты организации биосистемы

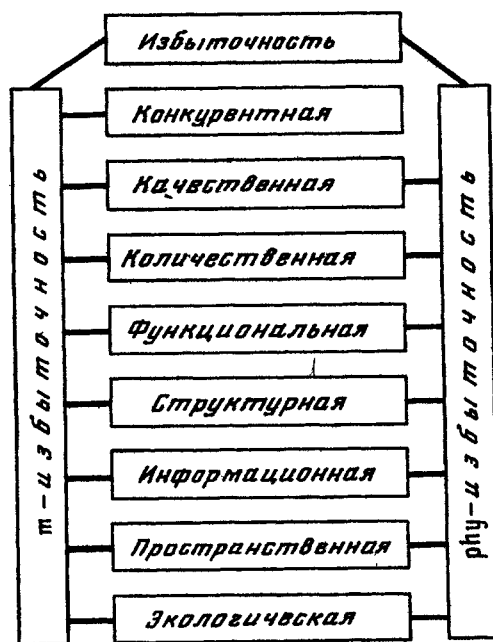


Рис. 2. Основные формы избыточности биосистем

количественная избыточность может и не быть условием для действия естественного отбора. **Функциональная** избыточность есть способность подсистемы выполнять не одну, а две и более функции (известный принцип мультифункциональности: А.Н. Северцов, 1949), иметь в резерве протофункции (Пучковский, 1994) либо перейти к выполнению принципиально новой функции (принцип смены функций: А.Н. Северцов, 1949). Наличие у подсистемы резервных связей (внутрисистемных отношений) может пониматься как **структурная** избыточность, которая, видимо, частично совпадает с функциональной избыточностью. **Информационная** избыточность для биосистем означает наличие резервных возможностей (двойная спираль ДНК, разные способы воспроизводства и т.д.), обеспечивающих надежность в хранении и передаче информации и соответствующее воспроизведение биологической информации из поколения в поколение или ее копирование при росте численности подсистем. **Пространственная** избыточность проявляет себя в экспансивности жизни (Вернадский, 1967), которая потенциально способна занять своими подсистемами любые пригодные для обитания сферы и их подразделения.

**Экологическая** форма избыточности обнаруживает себя в разнообразных понятиях, широко применяемых в экологии и биогеографии: пластичность, эврибионтность, эвритопность, толерантность и т.д. Очень вероятны были бы такие аспекты избыточности, как **вещественный, энергетический и временной**. Их обсуждение еще предстоит осуществить биологам-теоретикам. **Гиосеологическая** избыточность биосистем объясняется комплексной природой живых систем и необходимостью для их изучения разнообразных методических подходов (Ичас, 1994; Пучковский, 1994). Избыточность может быть "кажущейся" (Рубцова, 1979; Федоров, 1988), в чем проявляет себя неполнота наших знаний и оценок.

Вероятны расхождения в понимании и названиях разных форм избыточности. Так, "мерой функциональной избыточности сообщества служит количество видов, выполняющих в нем сходные функции" (Харуэлл и др., 1988, с. 298). В моем понимании, это пример конкурентной избыточности. Как и другие формы избыточности, она по-

вышает надежность функционирования сообщества. Видимо, предстоит уточнить понимание структурной избыточности, ибо имеющиеся примеры ее толкования (Майр, 1968; Федоров, 1988; А.С. Северцов, 1990) более соответствуют конкурентной избыточности. Дело, видимо, в нестрогом использовании конкурентной избыточности. Дело, видимо, в нестрогом использовании понятия "структура" (Энгельгардт, 1984), которое в научном обиходе нередко смешивается элементом или подсистемой. Я предпочитаю следовать пониманию структуры, которое сложилось в ОТС: как устойчивой связи, отношения между элементами (подсистемами) системы (Урманцев, 1988а; Медоуз и др., 1994; Карташев, 1995).

## ОРГАНИЗАЦИЯ БИОСИСТЕМ И ЕЕ ИЗБЫТОЧНОСТЬ

В научном понимании биологической организации (Л.С. Берг, 1922; А.Н. Северцов, 1949; Любищев, 1973; Gould, 1977; Вокс, 1980; Шмальгаузен, 1983; Георгиевский, 1989; Лима-де-Фариа, 1991; Иорданский, 1994) можно выделить с некоторой долей упрощения две существенно различающиеся позиции: адапционизма и структурализма. В своем крайнем выражении первая позиция означает, что в биологической организации все понимается адаптивным. Структуралистское толкование ставит на первое место форму (O'Grady, Brooks, 1988; Lambert, Newcomb, 1989; Apáthy, 1990), которая может иметь в некоторой степени адаптивные черты.

Структуралистские толкования, где относительно редко используются термины из учения об адаптации, но в ходу такие понятия, как структура, функция, в значительной мере свойственны молекулярной биологии (Уотсон, 1978; Кимура, 1985; Альбертс и др., 1994; Werner et al., 1996). Современные концепции, утверждающие неравномерный, скачкообразный темп эволюционных преобразований биологической организации (мутационизм, сальтационизм, пунктуализм, идея квантовой эволюции: Симпсон, 1948; Гулд, 1986; Татарinov, 1987; Лима-де-Фариа, 1991; Грант, 1991; Кайданов, 1996), хорошо согласуются с позицией структурализма. Как правило, ученые проявляют не слишком крайние варианты понимания названной проблемы, признавая в организации живых систем сочетание адаптивных, нейтральных и даже слабо вредных фрагментов (Любищев, 1982; Шмальгаузен, 1983). Соотношение адаптивной и неадаптивной частей биологической организации, видимо, может сильно меняться в разных фазах биологического кванта (Пучковский, 1994; 1997): акцептивной и стабильной.

Организация любой биосистемы представляет собой сложную мозаику из адаптивных и неадаптивных ингредиентов. Каждая биосистема включает в себя адаптации к самой себе, и в этом смысле она внутренне адаптивна (Кювье, 1937; А.Н. Северцов, 1949; Apáthy, 1990). Внутренние адаптации обеспечивают целостное функционирование биосистемы. Видимо, это наиболее примитивная и консервативная часть биологической организации. Ее познание породило такие понятия, как единый план строения и универсальные типы организации по Жоффруа Сент-Илеру, архетип по Р. Оуэну (Шмальгаузен, 1935; Мирзоян, 1974; Воробьева и др., 1991), учение о внутрисистемных корреляциях и координациях.

Существует мнение, что многие признаки биосистем индивидуального и популяционного уровней не имеют явного адаптивного значения и, видимо, прямо не контролируются отбором (Darwin, 1886; А.Н. Северцов, 1949; Dobzhansky, 1968; Кимура, 1985; Альбертс и др., 1994; Кайданов, 1996). Такова в основном "чистая" избыточность биосистем, которая вряд ли может составлять значительную долю их организации. Впрочем, желательность количественных оценок адаптивной и неадаптивной части биологической организации очевидна. Можно допустить, что неадаптивная часть биологической организации представлена в живых системах любого уровня. Само предполагаемое участие в эволюции биосистем таких факторов, как катастрофогены (Пучковский, 1992; 1994) и отбор, косвенно подтверждает эту

гипотезу. Катастрофогены нарушают комплементарность биосистем, а отбор ее восстанавливает. Эти факторы всегда в той или иной мере сопутствуют потокам жизни (Пучковский, 1994, 1998). Кроме того, в потоках жизни может быть представлена неадаптивная часть биологической организации, не контролируемая отбором.

Развивая концепцию естественных технологий биологических систем, А.М. Уголев (1987) называет несколько общих принципов организации биосистем, которые, на мой взгляд, все в той или иной степени взаимодействуют с идеей избыточности. В более явной форме проявления избыточности биосистем обнаруживают принципы эффективности, сохранения, множественности, мультиэссенциальности, компромисса, которые отражают множественность эволюционных эффектов, отсутствие идеально организованных биосистем, наличие побочных функций и "случайных" эволюционных следствий и т.д.

Теоретически состав организации биосистемы включая ее неадаптивные ингредиенты, можно выразить, используя понятие структурной информации (Кастлер, 1967; Gatlin, 1972; Banerjee et al., 1990). Сюда не включается информация, накапливаемая биосистемой в процессе ее индивидуальной жизнедеятельности. Представим модельный многоклеточный организм (Пучковский, 1994), который имеет биосистемные адаптации следующих уровней: макромолекулярного ( $Mm$ ), клеточного ( $C$ ), организменного ( $I$ ); кроме того, организм должен быть приспособлен как часть популяции ( $P$ ) и биоценоза ( $Bc$ ). Наряду с этим модельный организм имеет экоадаптации следующих уровней: макромолекулярного ( $MmE$ ), клеточного ( $CE$ ) и организменного ( $IE$ ). Каждому уровню адаптации соответствует число  $H$ , определяющее количество структурной информации, а также случайная величина  $h$ , отражающая эволюционный результат случайности в формировании биологической организации. Тогда суммарную информацию и случайные элементы, отраженные в организации особи, можно выразить в следующем виде:

$$\Sigma_{H,h} = (H+h)_{Mm} + (H+h)_C + (H+h)_I + (H+h)_P + (H+h)_{Bc} + \\ + (H+h)_{MmE} + (H+h)_{CE} + (H+h)_{IE}.$$

Это выражение представляет структурную информацию, заключенную в организации индивидуума, а также элементы, отразившие случайные эволюционные события; названные элементы, видимо, соответствуют информационному шуму (Кастлер, 1967; Винер, 1968). Подобным образом в принципе можно выразить информационное (плюс шум) содержание любой биосистемы. Адаптивные фрагменты биологической организации отражают действие в эволюции естественного отбора. Неадаптивные (случайные) фрагменты, видимо, отражают роль катастрофогенов и дрейфа подсистем в эволюции биосистем, в современной же биологической организации это – проявление ее избыточности.

## ИЗБЫТОЧНОСТЬ И АДАПТИВНОСТЬ БИОСИСТЕМ

Можно ожидать, что кроме избыточных существуют биосистемы "недостаточные" и вполне "достаточные", т.е. жизнеспособные, не лишенные резервных излишеств (Ghilarov, 1997). По признаку избыточности, достаточности и недостаточности организации биосистем их множество (совокупность), видимо, могло бы соответствовать закону нормального распределения. Фактически же отмечается диссимметрия живых систем по многим показателям, симметричным в косных системах (Вернадский, 1967, 1994; Урманцев, 1988б). Таков результат неслучайного формирования признаков биологической организации, что может пониматься как эволюционное следствие естественного отбора. Видимо, в ходе эволюции живой материи появлялись биосистемы всех категорий: избыточные, достаточные и недостаточные. Однако выживали именно избыточные, т.е. биосистемы, готовые к непостоянству условий обитания в надсистеме.



Абсолютизация адаптивности подсистем живой материи нередко встречается в трудах биологов, к такому выводу приходили авторы обзоров (Любищев, 1982; Георгиевский, 1989; Лима-де-Фариа, 1991; Alexander, 1991; Henle, 1991; Goldsmith, 1996). Признание избыточной организации биосистем означает более объективное ее понимание без такой абсолютизации. Например, эволюционисты и таксономисты традиционно понимают изолирующие барьеры как адаптации, а нарушения межвидовой изоляции и явления гибридизации – как некие аномалии. В то же время в явлениях гибридизации можно видеть адаптивные моменты, обогащающие изменчивость и полезные для выживания особей, популяций и видов (Панов, 1989).

Некоторые мутации обнаруживают свою полезность только в катастрофических ситуациях (Р.Л. Берг, 1993). Кроме того, можно допустить наличие таких черт организации, которые в существующей биосфере не будут реализованы никогда. Однако они могут воспроизводиться неопределенно долго в поколениях биосистем (при условии безвредности этих фрагментов биологической организации) как результат коррелятивной изменчивости (Дарвин, 1935; А.Н. Северцов, 1949; Шмальгаузен, 1968; Gould, 1977).

Адаптация принадлежит к числу наиболее универсальных междисциплинарных понятий (Шкорбатов, 1986; Георгиевский, 1989). В биологии адаптация традиционно понималась как свойство организма (Darwin, 1886; Дарвин, 1941). Со временем это понятие было распространено на биосистемы всех уровней организации, возникло представление об иерархии адаптаций в биосфере (Levins, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Conrad, 1983; Пучковский, 1991, 1994). На каждом из этих уровней могут быть обнаружены и проявления избыточности (Пучковский, 1998).

Избыточность является свойством, повышающим шансы на выживание биосистем. Поэтому она может пониматься как универсальная и, видимо, древнейшая адаптация. После изложенных выше рассуждений такой вывод может показаться парадоксальным. Однако он имеет достаточно веские основания. Избыточность есть предельно генерализованная адаптация, подлинно универсальная, обеспечивающая выживание биосистем, невзирая на флюктуации условий существования и катастрофические события, вплоть до глобальных катаклизмов. Избыточность представляет собой причину и результат работы в течение миллиардов лет естественного отбора, имеющего роль фактора, адаптирующего биосистемы к условиям надсистемы, склонным к динамике. Предполагается, что избыточность была уже свойством самых ранних форм жизни (Пучковский, 1996, 1998), как необходимое условие для отбора соответствующих подсистем (Опарин, 1957; Fox, 1989). Столь древняя и универсальная адаптация соответствует категории ароморфозов (= арогенезов).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Свойство избыточности может пониматься как один из наиболее ранних (возможно – самый ранний) ароморфозов, который столь же древен, как и сама жизнь, если следовать идее В.И. Вернадского о вечности жизни. Если разделить взгляд А.И. Опарина на происхождение земной жизни от предбиологических систем при участии добиологического отбора, то придется признать, что избыточность древнее жизни.

Принципиально важное достоинство этого понятия – возможность количественного изучения, применения экспериментальных приемов и натуральных исследований явлений избыточности. В то же время именно в свойствах избыточности перспективны поиски, могущие дать объяснение тем чертам глубокого своеобразия живых систем, которые традиционно служили основанием для идеалистических толкований. В отличие от телеологических понятий, понятия из учения об избыточности ни в чем не расходятся с традиционным научным мировоззрением, научной методологией и соответствующими критериями.

Многочисленные современные публикации на темы будущего биосферы и человечества очень часто рисуют апокалиптически мрачные картины. Для таких

настроенный, к сожалению, есть значительные основания. Но живые системы склонны не только разрушаться и вымирать под напором антропогенных сдвигов в среде обитания: биосфере и ее подразделениям свойственна избыточность. Это фундаментальное свойство, имеющее разнообразные формы, обеспечивающее надежное функционирование, выживание и самовоспроизведение живых систем в меняющихся условиях, должно явиться объектом значительно большего внимания ученых.

Рукопись статьи явилась предметом внимательного рассмотрения и породила многие полезные замечания А.М. Гилярова, которому я высказываю свою искреннюю благодарность.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж. и др.* Молекулярная биология клетки. В 3-х томах. М.: Мир, 1994. 504 с. 517 с. 539 с.
- Арманд А.Д.* Самоорганизация и саморегулирование географических систем. М.: Наука, 1988. 264 с.
- Бауэр Э.С.* Теоретическая биология. М.; Л.: ВИЭМ, 1935. 206 с.
- Берг Л.С.* Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петербург: Гос. изд-во, 1922. 306 с.
- Берг Р.Л.* Генетика и эволюция. Избр. тр. Новосибирск: Наука, 1993. 284 с.
- Богданов А.А.* Тектология. Всеобщая организационная наука. Кн. 1, 2. М.: Экономика, 1989. 304 с. 351 с.
- Вернадский В.И.* Биосфера. М.: Мысль, 1967. 376 с.
- Вернадский В.И.* труды по геохимии. М.: Наука, 1994. 496 с.
- Винер Н.* Кибернетика или управление и связь в животном и машине. М.: Сов. радио, 1968. 326 с.
- Воробьева Э.И., Мирзоян Э.И., Мамкаев Ю.В. и др.* Современная эволюционная морфология. Киев: Наук. думка, 1991. 312 с.
- Георгиевский А.Б.* Эволюция адаптаций (историко-методологическое исследование). Л.: Наука, 1989. 189 с.
- Грант В.* Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с.
- Гродзинский Д.М.* Надежность растительных систем. Киев: Наук. думка, 1983. 368 с.
- Гулд С.Дж.* В защиту концепции прерывистого изменения // Катастрофы и история Земли. Новый униформизм. М.: Мир, 1986. С. 13–41.
- Гурвич А.Г.* Принципы аналитической биологии и теории клеточных полей. М.: Наука, 1991. 287 с.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 630 с.
- Дарвин Ч.* Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.: Л.: Огиз-Сельхозгиз, 1941. 619 с.
- Даревский И.С.* Эволюция и экология партеногенетического размножения у пресмыкающихся // Современные проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1993. С. 89–109.
- Даревский И.С.* Эпистандартная эволюция и гибридогенное видообразование у пресмыкающихся // Журн. общ. биологии. 1995. Т. 56. № 3. С. 310–316.
- Завадский К.М.* Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920 гг.). Л.: Наука, 1973. 423 с.
- Иорданский Н.Н.* Макроэволюция: Системная теория. М.: Наука, 1994. 112 с.
- Ичас М.О.* О природе живого: механизмы и смысл. М.: Мир, 1994. 496 с.
- Кайданов Л.З.* Генетика популяций. Учебник. М.: Высш. шк., 1996. 320 с.
- Карташев В.А.* Система систем. Очерки общей теории и методологии. М.: Прогресс-Академия, 1995. 325 с.
- Кастлер Г.* Возникновение биологической организации. М.: Мир, 1967. 90 с.
- Кимура М.* Нетривиальная теория молекулярной эволюции. М.: Наука, 1985. 394 с.

- Корогодин В.И.* Информация и феномен жизни. Пушино: Объединенный ин-т ядерных исследований, 1991. 202 с.
- Кювье Ж.* Рассуждения о переворотах на поверхности земного шара. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. 368 с.
- Ламарк Ж.Б.* Избранные произведения в двух томах. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 968 с.
- Левченко В.Ф.* Модели в теории биологической эволюции. СПб.: Наука, 1993. 384 с.
- Лима-де-Фариа А.* Эволюция без отбора: автоэволюция формы и функции. М.: Мир, 1991. 455 с.
- Любичев А.А.* О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск: Наука, 1973. С. 31–56.
- Любичев А.А.* Проблема целесообразности // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 149–196.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Малиновский А.А.* Общая теория систем в биологии и медицине // Природа. 1987. № 7. С. 5–15.
- Математический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1988. 847 с.
- Медоуз Д.Х., Медоуз Д.Л., Рандерс И.* За пределами роста. Уч. пособие. М.: Прогресс, Пангея, 1994. 304 с.
- Мейен С.В.* Логико-методологические и теоретические стереотипы в биологии // Природа биологического познания. М.: Наука, 1991. С. 21–23.
- Меншуткин В.В., Ащенкова Л.Я.* Моделирование процесса эволюции байкальских гаммарид // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. Новосибирск: Наука, 1988. С. 198–214.
- Мирзоян Э.Н.* Развитие учения о рекапитуляции. М.: Наука, 1974. 368 с.
- Мэйнард Смит Дж.* Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 271 с.
- Надежность систем энергетики. Терминология. Вып. 95. М.: Наука, 1980. 42 с.
- Нейман Дж.* Автоматы. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 68 с.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 140 с.
- Оно С.* Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973. 227 с.
- Опарин А.И.* Возникновение жизни на Земле. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 457 с.
- Панов Е.Н.* Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука, 1978. 306 с.
- Панов Е.Н.* Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука, 1989. 512 с.
- Пантелеев П.А.* Правило Бергмана: Концептуальный и эмпирический аспекты // Успехи соврем. биологии. 1994. Т. 114. Вып. 1. С. 42–51.
- Поппер К.* Логика и рост научного знания. М.: Прогресс, 1983. 605 с.
- Пригожин И.* От существующего к возникающему: Время и сложность в физических науках. М.: 1985. 327 с.
- Пучковский С.В.* Адаптации как системные дополнения в иерархии биосистем. Классификация адаптаций и ее критерии // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52. № 3. С. 381–390.
- Пучковский С.В.* Вымирание и элиминация биосистем. Факторы элиминации // Вестн. Удмуртского ун-та. 1992. Вып. 3. С. 3–16.
- Пучковский С.В.* Эволюция биосистем: Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. Ижевск: Изд-во УдГУ, 1994. 340 с.
- Пучковский С.В.* Механизм, единицы и адаптивная точка естественного отбора // Вестн. Удм. ун-та. 1995. Вып. 3. С. 3–12.
- Пучковский С.В.* Избыточность – универсальное свойство биосистем и фактор их эволюции // Вестн. Удм. ун-та. 1996. Вып. 3. С. 119–130.
- Пучковский С.В.* Дискретность потоков жизни во времени: эволюционное значение биоквантов // Сиб. экол. журн. 1997. Т. 4. № 6. С. 553–558.
- Пучковский С.В.* Избыточность жизни. Ижевск: Удм. ун-т, 1998. 376 с.
- Реймерс Н.Ф.* Экология (теории, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия молодая, 1994. 367 с.
- Рубцова З.М.* Об эволюционной роли апомиксиса // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л.: Наука, 1979. С. 12–22.
- Руттен М.* Происхождение жизни (естественным путем). М.: Мир, 1973. 411 с.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 536 с.

- Северцов А.Н.* Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.
- Симпсон Дж.Г.* Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Татаринов Л.П.* Очерки по теории эволюции. М.: Наука, 1987. 251 с.
- Теория номогенеза / Под ред. Козо-Полянского Б.М. М.: Изд-во гос. Тимирязевского НИИ, 1928. 159 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Уголев А.М.* Естественные технологии биологических систем. Л.: Наука, 1987. 317 с.
- Уотсон Дж.* Молекулярная биология гена. М.: Мир, 1978. 720 с.
- Урманцев Ю.А.* Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы развития // Система. Симметрия. Гармония. М.: Мысль, 1988а. С. 38–123.
- Урманцев Ю.А.* Симметрия и асимметрия как категории ОТС: их природа и соотношение // Система. Симметрия. Гармония. М.: Мысль, 1988б. С. 191–226.
- Федоров В.И.* Избыточность функционирующих структур – фундаментальный фактор надежности физиологических систем // Успехи соврем. биологии. 1988. Т. 105. № 2. С. 231–251.
- Фролов И.Т.* Жизнь и познание: О диалектике в современной биологии. М.: Мысль, 1981. 268 с.
- Харуэлла М., Хатчинсон Т., Креппер-младший У. и др.* Последствия ядерной войны. Воздействия на экологию и сельское хозяйство. М.: Мир, 1988. 551 с.
- Черносвитов П.Ю.* Избыточность как главный фактор эволюции // Природа. 1992. № 4. С. 19–25.
- Шилова С.А.* Популяционная экология как основа численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 201 с.
- Шкорбатов Г.Л.* Этюды общей теории адаптации // Эколого-физиологические и эколого-фаунистические аспекты адаптации животных. Межвуз. сборник науч. трудов. Иваново: Ивановский гос. ун-т, 1986. С. 3–24.
- Шмальгаузен И.И.* Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М.: Биомедгиз, 1935. 924 с.
- Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 451 с.
- Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. Избр. тр. М.: Наука, 1983. 360 с.
- Шмальгаузен И.И.* Вопросы дарвинизма. Неопубликованные работы. М.: Наука, 1990. 160 с.
- Шмидт-Нильсен К.* Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
- Шнайдер Х.* (Ред.) Надежность электронных элементов и систем. М.: Мир, 1977. 258 с.
- Энгельгардт В.А.* Познание явлений жизни. М.: Наука, 1984. 303 с.
- Энциклопедия кибернетики. Т. 1. Киев: Главн. ред. Укр. Сов. энциклопедии, 1975. 607 с.
- Alexander R.McN.* Apparent adaptation and actual performance // Ecol. Biol. 1991. V. 25. P. 357–374.
- Apáthy Z.* System dynamics. The link between physics, chemistry and biology // Biol. Forum. 1990. V. 83. № 1. P. 129–144.
- Banerjee S., Sibbald P.R., Maze J.* Quantifying the dynamics of order and organization biological system // J. Theor. Biol. 1990. V. 143. № 1. P. 91–111.
- Bertalanffy L., von.* General system theory. Foundation, development, applications. N.Y.: G. Brasillier, 1969. 289 p.
- Boch W.J.* The definition and recognition of biological adaptation // Amer. Zool. 1980. V. 20. № 1. P. 217–227.
- Brooks D.R., Wiley E.O.* Evolution as entropy (toward a unified theory of biology). Chicago: Chicago Univ. Press, 1986. 335 p.
- Conrad M.* Adaptability: the significance of variability from molecule to ecosystem. N.Y.: L.: Plenum Press, 1983. 383 p.
- Darwin Ch.* The origin of species by means of natural selection, on the preservation of favoured races in the struggle for life. Sixth edition. L.: J. Murray, 1886. 458 p.
- Dobzhansky Th.* Adaptedness and fitness // Population biology and evolution. Syracuse: Syracuse Univ. Press, 1968. P. 109–121.
- Fox S.W.* The changing face of natural selection // Gaia and evolution. The second WEC Symposium. Bodmin: Abbey Press, 1989. P. 41–54.

- Gatlin L.* Information theory and the living system. N.Y., L.: Columbia Univ. Press, 1972. 210 p.
- Ghilarov A.M.* Species redundancy versus non-redundancy: is it worth further discussion? // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58. № 2. С. 100–105.
- Goldsmith Ed.* Gaia and evolution // Gaia and evolution. The second WEC Symposium. Bodmin: Abbey Press, 1989. P. 1–13.
- Goldsmith Ed.* The way: An ecological world-view. Dartington: Themis Books, 1996. 553 p.
- Gould S.J.* Ontogeny and phylogeny. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.
- Henle K.* Some reflections on evolutionary theories, with a classification of fitness // Acta Biotheoretica. 1991. V. 39. № 2. P. 91–106.
- Lambert D., Newcomb R.* Gaia, and organisms: A structuralist view of nature // Gaia and evolution. Bodmin: Abbey Press, 1989. P. 72–82.
- Levins R.* Evolution in changing environments. Princeton: Princeton Univ. Press, 1968. 120 p.
- O'Grady R.T., Brooks D.R.* Teleology and biology // Entropy, information, and evolution. L.: The MIT Press, 1988. P. 285–316.
- Wells J.* Charles Darwin on the teleology of evolution // Int. J. Unity Sci. 1991. V. 4. № 2. P. 133–156.
- Werner M.H., Gronenborn A.M., Clore G.M.* Intercalation, DNA kinking, and the control of transcription // Science. 1996. V. 271. № 5250. P. 778–788.
- Williams G.* Natural selection. A critique of some current evolutionary thought. Princeton; New Jersey: Princeton Univ. Press, 1966. 307 p.

Удмуртский государственный университет  
426034 Ижевск, ул. Университетская, 1

Поступила в редакцию  
19.II.1998

**S.V. PUSHKOVSKY**

**REDUNDANCY OF ALIVE SYSTEM: NOTION, DEFINITION, FORMS,  
ADAPTIVITY**

*Udmurt State University, Universitetskaya 1, Izhevsk 426034, Russia*

The author discusses the idea of redundancy as a universal feature of alive systems. Redundancy of biosystem means a combination of different fragments in its structure: adaptation that are actual in the current moment, preadaptations, reserve potentials for survival in extraordinary situation, potentials for evolution changes, non adaptive characters. Among various forms of redundancy the author discerns microevolutional, phylogenetic, competitive, qualitative, quantitative, functional, structural, informative, spatial and ecological. The idea of redundancy does not contradict the concepts of adaptability, catastrophism, structuralism and neutralism. The redundancy is considered as one of the oldest aromorphosis. Redundancy, as adaptation, is a universal idea that is very perspective for studying.