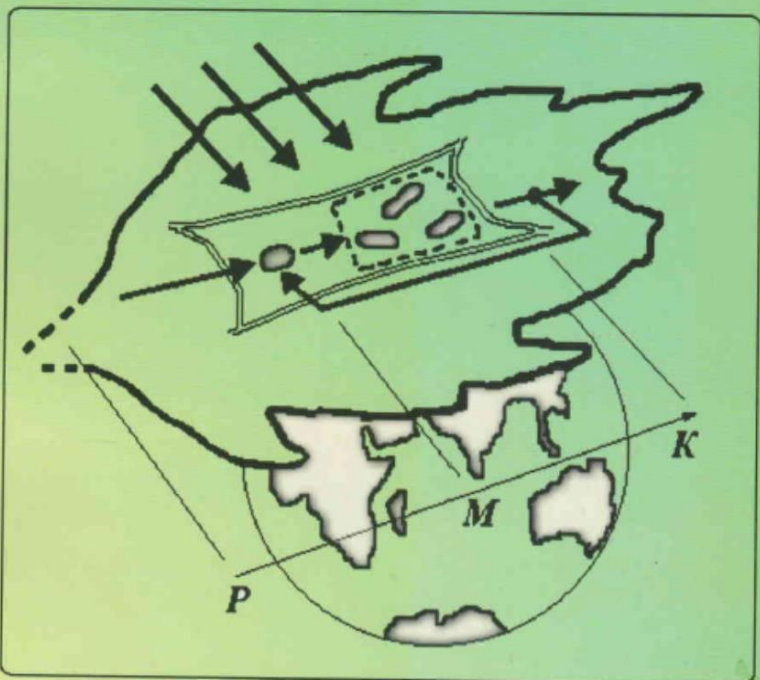


А.Б. Савинов

БИОСИСТЕМОЛОГИЯ



Федеральное агентство по образованию

Нижегородский государственный университет
им. Н.И. Лобачевского

Региональный центр экологического образования
и экспертиз при ННГУ им. Н.И. Лобачевского

А.Б. САВИНОВ

БИОСИСТЕМОЛОГИЯ

(системные основы теории эволюции и экологии)

Учебное пособие

Нижний Новгород
Издательство Нижегородского госуниверситета
2006

УДК 573.22:575.8:574
ББК Е 071.3
С 13

Рецензенты:

доктор биол. наук, профессор В.И. Федоров
(Институт лазерной физики СО РАН, Новосибирск),
доктор биол. наук, чл.-корр. РАН Г.С. Розенберг
(Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти)

Савинов А.Б. Биосистемология (системные основы теории
С13 эволюции и экологии). Учебное пособие. Н. Новгород: Изд-во
ННГУ, 2006. 205 с.

ISBN 5-85746-898-1

Материалы учебного пособия призваны показать, что в современных условиях изучение интегративных дисциплин – теории эволюции и экологии – целесообразно основывать на методологии системно-кибернетического подхода к объектам биосферы. Исходя из этого, предложено развивать новое научное направление – биосистемологию, в рамках которого следует рассматривать вопросы организации, функционирования и эволюции биологических систем разных уровней (субклеточного, клеточного, организменного, популяционного, биоценотического) в группах организмов различных рангов, всех царств живой природы. В пособии подробно излагаются и обобщаются современные представления о биосистемах на примерах реальных видов организмов, их популяций и биоценозов. Рассматриваются прикладные аспекты биосистемологии (системные принципы экологического мониторинга).

Учебное пособие предназначено для студентов, обучающихся по специальностям 013100 – экология, 011600 – биология, 012200 – биофизика, для преподавателей-биологов, а также для студентов и преподавателей физико-математических факультетов, на которых изучаются теория систем и управления, кибернетика.

ISBN 5-85746-898-1

ББК Е 071.3

© А.Б. Савинов, 2006
© Нижегородский государственный университет
им. Н.И. Лобачевского, 2006

THE FEDERAL AGENCY OF EDUCATION
N.I. LOBACHEVSKY NIZHNI NOVGOROD STATE UNIVERSITY

A.B. SAVINOV

BIOSYSTEMOLOGY

(systems bases of evolutionary theory and ecology)

Textbook

NIZHNI NOVGOROD
NIZHNI NOVGOROD UNIVERSITY PRESS

2006

Savinov A.B. Biosystemology (systems bases of evolutionary theory and ecology). The Textbook. N. Novgorod: Nizhni Novgorod University Press, 2006. 205 p.

Materials of the textbook are called to show, that in modern conditions studying integrated disciplines – is expedient for basing theories of evolution and ecology on methodology of the system-cybernetic approach to objects of biosphere. Proceeding from it, it is offered to develop a new scientific direction – biosystemology within the limits of which it is necessary to consider questions of the organization, functioning and evolutions of biological systems of different levels (subcellular, cellular, organismic, populations, biocenosis) in groups of organisms of various ranks, all empires of wildlife. In the grant modern representations about biosystems on examples of real kinds of organisms, their populations and biocenosis are in detail stated and generalized. Applied aspects biosystemology (system principles of ecological monitoring) are considered.

The textbook is intended for the students trained on specialities ecology, biology, biophysics, for teachers-biologists, and also for students and teachers of physical and mathematical faculties on whom are studied the theory of systems and managements, cybernetics

Reviewers:

Dr. Biol. Sci., Professor V.I. Fedorov
(Institute of laser physics of the Siberian Branch
of the Russian Academy of Science (RAS), Novosibirsk),

Dr. Biol. Sci., Corresponding member of RAS G.S. Rozenberg
(Institute of ecology of the Volga pool of RAS, Tolyatti)

ISBN 5-85746-898-1

© A.B. Savinov, 2006
© N.I. Lobachevsky Nizhni Novgorod
State University, 2006

СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	7
Часть 1. Философские, тектологические и кибернетические основы биосистемологии	10
Глава 1. Общие замечания. Из истории развития тектологии, кибернетики и кибернетического подхода в биологии.....	10
Глава 2. Системы, их свойства и классификация. Биосистемы (биологические системы).....	17
Глава 3. Общие принципы организации, функционирования и эволюции самоуправляемых биосистем	32
Часть 2. Биосистемы суборганизменного и параорганизменного уровней.....	50
Глава 4. Субклеточные и внеклеточные биосистемы.....	50
4.1. Субклеточные биомолекулы	50
4.2. Клеточные органеллы	71
4.3. Вирусы и внеклеточные биомолекулы.....	81
Глава 5. Суборганизменные биосистемы клеточного и надклеточного уровней.....	83
5.1. Клетки и ткани.....	83
5.2. Органы и системы органов.....	85
Часть 3. Самоуправляемые биосистемы организменного уровня	88
Глава 6. Самоуправляемые биосистемы клеточного уровня	91
6.1. Биосистема прокариотической клетки	92
6.2. Биосистема эукариотической клетки	93
6.2.1. Биосистемы уровня Protozoa	93
Глава 7. Самоуправляемые биосистемы многоклеточного уровня	98
7.1. Растительный организм как биосистема	99
7.1.1. Принципы и механизмы интеграции растительного организма как биосистемы	107
7.2. Беспозвоночные Metazoa как биосистемы	117
7.3. Позвоночные Metazoa как биосистемы	126

7.3.1. Классификация управляющих систем организма позвоночных	126
7.3.2. Классификация подсистем управляющих систем организма позвоночных	129
7.3.3. Принципиальная организация и свойства элементарной управляющей единицы (ЭУЕ) позвоночных животных	130
7.3.4. Принципы организации и свойства функциональных ансамблей управляющих систем позвоночных животных	134
7.3.5. Мозг высших позвоночных как особая управляющая система живой природы.....	135
7.3.6. Историческое развитие, онтогенез и организация локомоторного аппарата животных	137

Часть 4. Самоуправляемые биосистемы надорганизменного уровня.....

Глава 8. Самоуправляемые биосистемы популяционного уровня	141
8.1. Некоторые представления о популяционных системах, имеющиеся в биологической литературе.....	141
8.2. Симбиотическая парадигма организации, функционирования и эволюции систем популяционного уровня	156
Глава 9. Самоуправляемые системы биоценотического уровня	164
9.1. Некоторые представления о сообществах и биогеоценозах как системах, имеющиеся в биологической литературе.....	164
9.1.1. Использование системного подхода в мониторинговых исследованиях биогеоценозов	173
9.2. Кибернетическая концепция структурно-функциональной организации биоценоза	178
9.3. Проблема эволюции систем биоценотического уровня	185
Заключение	195
Литература	198

В современных условиях любой биологический объект, с одной стороны, важно представлять как систему, состоящую из закономерно взаимосвязанных элементов, а с другой стороны, как компонент системы более высокого уровня. Такой подход актуален прежде всего при изучении интегративных биологических дисциплин – теории эволюции и экологии. При этом важно сознавать, что, как и в любых других областях научной деятельности, эффективность теоретических и прикладных исследований в области биологии обуславливается степенью и качеством формализации накопленных знаний о предмете исследования – биообъектах различного уровня организации. Для формализации свойств биообъектов в последнее время нередко используется системный подход, т.е. представление организмов, популяций, биоценозов и биогеоценозов в виде систем – совокупностей определенным образом взаимосвязанных элементов указанных биообъектов. Это позволяет абстрагироваться от многих частных особенностей биообъектов и сосредоточить внимание на их важных системных категориях (таких, например, как целостность, устойчивость и др.). Однако «чистый» системный подход во многом определяется субъективными взглядами исследователя на структурно-функциональную организацию рассматриваемого биообъекта. Это обусловлено тем, что исследователь, как правило, не учитывает выявляемых кибернетикой закономерностей организации и функционирования адаптирующихся (самоуправляемых) систем, к которым относятся многие биообъекты. Наряду с этим, долгое время не получала должного развития и применения тектология (Богданов, 1989), трактуемая сейчас как учение об универсальных принципах организации, способах и направлениях трансформации разных структурных уровней природных и социальных систем (Тахтаджян, 1998). Поэтому системный подход в отношении организменных и надорганизменных образований должен основываться на тектологических концепциях и кибернетических положениях о самоуправляемых (адаптирующихся) системах, организованных, функционирующих и эволюционирующих на основе особых принципов, присущих только *кибернетическим системам*, т.е. системам с процессами управления. К последним относятся многие биологические, все социальные и некоторые автоматические системы. Одновременно необходимо руководствоваться принципами диалектического материализма, позволяющими занимать позицию гно-

сеологического оптимизма, избегать метафизичности, философского агностицизма в исследованиях (Краткий философский словарь, 2004).

Представляется, что структурно-функциональные модели биообъектов, создаваемые на такой основе, будут объективнее и более значимы в эвристическом плане. Более того, автор полагает, что необходима особая наука – **биосистемология** (Савинов, 1999), *которая с позиций диалектического материализма и на основе тектологического и кибернетического подходов должна изучать вопросы организации, функционирования и эволюции биологических систем разных уровней (субклеточного, клеточного, организменного, популяционного, биоценотического) в группах организмов различного ранга всех царств живой природы, а также принципы строения, функционирования и эволюции экосистем, в том числе и в условиях техногенеза.* Благодаря исследованиям в области биосистемологии, во-первых, будут ставиться и эффективно решаться многие теоретические и прикладные проблемы биологии и смежных областей (теории эволюции, экологии, охраны окружающей среды и безопасности жизнедеятельности, агробиологии, биотехнологии, медицины, валеологии, космической биологии и др.); во-вторых, влияние со стороны биосистемологии будут испытывать науки, изучающие небиологические самоуправляемые (социальные, экономические и автоматические) системы и философия.

В предлагаемой читателям книге свойства биологических систем рассматриваются не только с позиций их структурно-функциональной организации, но и в аспекте информационных явлений – управления и связи, т.е. именно в том самом аспекте, которой был предначертан для кибернетики одним из ее основоположников – Н. Винером (1948) и философски проанализирован Б.С. Украинцевым (1972). Другое понимание кибернетического подхода к изучению технических и биологических объектов как некоторого класса сложных систем было представлено, например, Б.С. Флейшманом (1982) в книге «Основы системологии». Следует отметить, что однозначной трактовки термина «системология» и единого определения этого научного направления нет (Новик, 1965; Кулик, 1971; Мельников, 1978; Клир, 1990; и др.). По мнению Б.С. Флейшмана (1982), системология (теория сложных систем) не должна основываться на исследованиях структурных особенностей сложных систем и определена им как «*фундаментальная инженерная наука* (курсив мой – А.С.), устанавливающая общие законы потенциальной эффективности сложных материальных систем как технической, так и биологической природы» (с. 4). Учитывая вышесказанное, полагаю,

что существенные различия между двумя предлагаемыми подходами к рассмотрению биосистем очевидны.

Таким образом, используемый автором данной книги термин «биосистемология» образован не для обозначения одного из ответвлений системологии (в понимании Б.С. Флейшмана), а происходит от двух слов: биосистема (биологическая система) и *logos* (греч.) – наука, т.е. дословно – наука о биологических системах. Под биосистемами в данном случае предлагается понимать совокупность материальных систем разного уровня организации, представляющих разные царства живой природы, обладающих свойствами, специфичными для живой материи (биополимеры, органеллы, ткани, органы, одно- и многоклеточные организмы разных царств, популяции, образованные этими организмами, другие надорганизменные образования – биоценозы, биомы и т.п.).

В биологии стало традиционным использование уравнений Лотки–Вольтерра и их модификаций («вольтерровская математическая теория конкуренции») в многочисленных математических работах (часто выполняемых под эгидой кибернетического направления), формализующих процессы динамики численности популяций (Управление..., 1974; Вопросы..., 1975; Джефферс, 1981; Косолапова, Ковров, 1988; Филиппов, 1993; и др.). В экологии и эволюционной биологии эти исследования в некоторой степени компенсируют заметное отставание работ по созданию математических моделей контуров регулирования в биосистемах. Пока же биологи, пытающиеся использовать кибернетические концепции самоуправления, вынуждены разрабатывать в основном качественные модели адаптирующихся биосистем, представляющих их различные уровни и крупные таксоны разных царств живой природы. В предлагаемой читателям книге предпринята попытка анализа и систематизации таких моделей (а также создания новых), что может послужить основой для работы по их математической интерпретации.

Поскольку данная книга – первая в своей области, то в ней излагаются преимущественно самые общие положения, а разделы глав раскрыты неравномерно – прежде всего, в соответствии со степенью изученности тех или иных вопросов в свете задач биосистемологии.

Автор признателен рецензентам, а также Ч.М. Нигматуллину, С.С. Пятыгину, В.К. Булановой за содействие в подборе литературы, С.А. Савиновой и Е.А. Савиновой за помощь в оформлении работы, всем, кто способствовал появлению этой книги, и с благодарностью примет отзывы о ней (по адресу: 603950, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, корп. 1, ННГУ, биофак, кафедра экологии; sabcog@mail.ru).

ФИЛОСОФСКИЕ, ТЕКТОЛОГИЧЕСКИЕ И КИБЕРНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БИОСИСТЕМОЛОГИИ

Глава 1. Общие замечания. Из истории развития тектологии, кибернетики и кибернетического подхода в биологии

Некоторые ученые полагают, что предпосылками их исследований не являются какие-либо философские концепции, да и вообще в последних нет никакой необходимости. Такая позиция может быть обусловлена разными причинами. Например, до начала 90-х годов прошлого века в нашей стране десятилетиями практиковалось конъюнктурное или формальное «внедрение» диалектического материализма во все области науки и образования, что привело к дискредитации этого важного философского направления и значения философии вообще. Между тем, «имея дело с отдельным и частным, человеческий ум ищет опоры во всеобщем, вечном. Отсюда неистребимая потребность в философском знании, проливающим свет на связь единичного со всеобщим, конечного и относительного с бесконечным и абсолютным» (Белов, 1970, с. 3). Именно поэтому «философия как наука, занятая проблемами мировоззрения, изучающая самые общие законы развития всего сущего, всегда составляла и будет составлять значительную долю прогрессирующей системы знаний» (Белов, 1970, с. 3). С позиций диалектического материализма окружающий нас мир является совокупностью материальных объектов и процессов, из противоречивого взаимодействия которых складываются объективные (не зависящие ни от чьей воли) законы, ими управляющие (Краткий философский словарь, 2004).

Полагаю, что, говоря о триаде философских, тектологических и кибернетических основ биосистемологии, следует осознавать определенную иерархию этих основ: высший уровень в данной иерархии, несомненно, занимает диалектический материализм как философское направление, ниже находится тектология, преимущественно в трактовке А.А. Богданова (1989) и А.Л. Тахтаджяна (1998), а на первом уровне – кибернетика. Все эти научные области взаимосвязаны между собой

прямыми и обратными связями, т.е. влияют друг на друга. Указанная триада взаимосвязанных научных областей есть фундамент биосистемологии, которая также взаимосвязана с каждой из них. В свою очередь, представляется, что биосистемология может стать методологической основой всех других биологических наук. Разумеется, при этом, во-первых, обязательны обратные связи каждой из биологических наук с биосистемологией и, во-вторых, такие связи не исключаются с каждой научной областью, расположенной иерархически выше биосистемологии. Такой «клубок» взаимосвязей (взаимовлияния) между всеми перечисленными выше научными областями очень сложно изобразить, поэтому на рисунке 1.1 представлена лишь простая схема иерархических отношений научных областей, среди которых биосистемология выступает в роли своеобразного «методологического связующего звена» между блоком «философия – тектология – кибернетика» и другими биологическими науками.

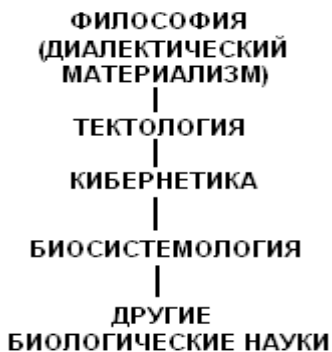


Рис. 1.1. Схема иерархии рассматриваемых научных областей
(пояснения в тексте)

После сделанных пояснений необходим хотя бы краткий экскурс в историю тектологии, кибернетики и кибернетического подхода в биологии, поскольку, в отличие от философии, эти научные области обычно не затрагиваются в курсах, которые преподаются на биологических факультетах высших учебных заведений. Принципы диалектического материализма, основные положения тектологии и кибернетики, необходимые для разработки биосистемологии, будут отражены прежде всего в главах 2, 3 и других разделах книги.

Итак, родоначальником тектологии является выдающийся отечественный ученый-энциклопедист и политический деятель Александр Александрович Малиновский (Богданов) (1873–1928). В начале прошлого века он выдвинул идею и разработал основные положения *тектологии как науки о всеобщих принципах организации систем материального мира* в 3-томной книге «Всеобщая организационная наука (Тектология)» (1913, 1917, 1922), которая после его смерти была переиздана в России только в конце XX в. (Богданов, 1989). В этой книге, поражающей философской глубиной анализа широчайшего круга рассматриваемых явлений, А.А. Богданов изложил и талантливо проиллюстрировал свои концепции об основных организационных механизмах развития материальных систем с диалектических позиций, учитывая, в частности, достижения естественных наук. Политические взгляды А.А. Богданова, приверженность марксизму отражались на его исследовательской деятельности, в определенной степени идеологизировали ее. Несмотря на это, А.А. Богданов критически относился к российской действительности, его учение показывало истинные причины формирования и распада систем различной природы, а потому не соответствовало политической конъюнктуре, на десятилетия сложившейся в России. Тектологические концепции А.А. Богданова были известны российским и зарубежным исследователям (в 20-х годах XX века книга А.А. Богданова в переводе была издана в Германии), однако по упомянутым выше причинам почти не рассматривались отечественными учеными до 60-х годов прошлого века, а создателем общей теории систем (ОТС) Л. фон Берталанфи (30–40-е годы XX века) по неизвестным причинам игнорировались.

В России одним из первых биологов, положительно оценивших значение тектологии А.А. Богданова, был выдающийся ботаник-эволюционист, академик А.Л. Тахтаджян (1964, 1972). Он глубоко проанализировал концепции А.А. Богданова и Л. фон Берталанфи и пришел к выводу о том, что они чрезвычайно близки, однако ОТС менее содержательна, в частности в отношении типологии систем, теории их трансформаций, и не содержит теории регулирования посредством естественного отбора (Тахтаджян, 1998). А.Л. Тахтаджян (1998) развил дальше и модернизировал тектологию, хотя и не с той степенью подробности, как в книге А.А. Богданова, а по некоторым вопросам (например, устойчивости систем) менее удачно. К сожалению, А.Л. Тахтаджян, в отличие от А.А. Богданова, по-видимому, не осознавал значения диалектического

материализма для развития наук, в том числе тектологии. Хотя, как отмечал А.А. Богданов (1989), последняя имеет свои задачи и ее «не следует смешивать с философией» (кн. 1, с. 140). А.Л. Тахтаджян указал также, что по своим предмету и задачам область тектологии значительно шире области кибернетики несмотря на идейную, методологическую близость к ней.

Исходные идеи и положения кибернетики, как и само название этой научной области¹, возникли благодаря деятельности инициативной группы американских ученых во главе с Артуро Розенблютом и Норбертом Винером. Как часто бывает в науке, личные устремления исследователей и выполнение поставленных перед ними обществом научно-практических задач, причудливо сочетаясь, привели к неожиданным результатам. В частности, Н. Винеру во время Второй мировой войны пришлось работать над военным проектом автоматической системы управления огнем зенитной артиллерии. Решение этой задачи способствовало сотрудничеству эрудита-математика Н. Винера с нейрофизиологом А. Розенблютом, который, работая в Гарвардской медицинской школе, ежемесячно устраивал семинары-дискуссии по вопросам методологии науки и взаимодействия специалистов разного профиля. Н. Винер принимал активное участие в этих диспутах и, ведя исследования на стыке научных направлений, выявил глубокие аналогии между процессами в автоматических системах, живых организмах и обществе, функционирующих на основе прямых и обратных связей. В 1948 году он опубликовал книгу «Кибернетика, или управление и связь в животном и машине». Дата выхода книги и считается моментом рождения кибернетики как науки. В нашей стране эта книга была издана спустя десять лет (Винер, 1958). Такая неблагоприятная для отечественной науки задержка была вызвана тем, что у нас в этот период кибернетика (как и генетика) была официально объявлена реакционной лженаукой, новой формой механицизма (Краткий философский словарь, 1954). Однако впоследствии отношение к кибернетике со стороны государства было радикально изменено в лучшую сторону, и кибернетические взгляды стали развивать ученые различных научных направлений.

Важно отметить, что кибернетические идеи Н. Винера были подготовлены эволюцией многих областей науки в течение нескольких веков. Взгляды ученых далекого прошлого (например, идеи древнегреческого

¹ Кибернетика – от древнегреческого κυβερνήτης – кормчий, рулевой на корабле.

философа Платона, который первым использовал термин «кибернетика» в отношении явлений управления, а также размышления об автоматах Р. Декарта, Г.В. Лейбница и др.), предвосхитивших некоторые кибернетические положения, были известны Н. Винеру. Не менее значительные концепции других исследователей, в частности российских, стали анализироваться гораздо позднее. Такова судьба концепции «параллельно-перекрестного взаимодействия» (1911) физиолога Н.А. Белова, по сути, изучавшего живой организм как самоуправляемую систему и предвосхитившего основополагающий кибернетический принцип обратной связи (Петрушенко, 1968). Как уже указывалось, аналогична судьба книги А.А. Богданова «Всеобщая организационная наука (Тектология)», явившейся предвестницей общей теории систем Л. фон Берталанфи.

Книга Н. Винера явилась необычным научным трактатом, в котором органично слились математическая логика, философия, обращения ученого к биологическим объектам и дарвиновской эволюции, к нейрофизиологии, теории информации, лингвистике, психологии и морали. Такое разнообразие аспектов кибернетики и обусловило, по-видимому, необычайный простор для творчества исследователей в самых разных научных областях, которые трудно перечислить (Эшби, 1962; Шеннон, 1963; Ляпунов, 1963, 1964, 1973; Бир, 1964; Берг, 1964; Милсум, 1968; Шмальгаузен, 1968; Атлас и др., 1978; Гельднер, 1983; Джордж, 1984; Редько, 1997, 2001; Турчин, 2000; Бурцев, 2000; Федоров, 2000а, б, 2003; и др.). Уточняя определение В.И. Федорова (2000), можно, по-видимому, считать кибернетику наукой об общих законах и закономерностях процессов управления и связи в адаптирующихся системах (любой природы и сложности) и об организации таких систем.

Использование кибернетических идей в биологии также стало плодотворным. В нашей стране одним из первых (в конце 50-х годов прошлого века) в этом направлении стал работать выдающийся эволюционист академик И.И. Шмальгаузен. В последний период жизни им была написана серия работ, в которых он проанализировал управляющие механизмы эволюционного процесса в надорганизменных системах (популяциях, биоценозах) с позиций кибернетики. На основе этих работ он стал готовить обобщающую монографию по указанной проблеме, но не успел этого сделать. Р.Л. Берг и А.А. Ляпунов, коллеги и единомышленники И.И. Шмальгаузена, опубликовали его статьи вместе с отдельными главами начатой монографии в сборнике «И.И. Шмальгаузен. Кибернетические вопросы биологии» (1968).

Математик академик А.А. Ляпунов разрабатывал вопросы строения и эволюции управляющих систем, с позиций кибернетики рассматривал процессы управления в живой природе, привлекая к таким исследованиям биологов (Ляпунов, 1963, 1973; Ляпунов, Стебаев, 1964). Под его редакцией регулярно публиковались сборники «Проблемы кибернетики», в которых имелись разделы, посвященные кибернетическим вопросам биологии. Под влиянием работ А.А. Ляпунова специалист в области молекулярной биологии профессор В.А. Ратнер (1966, 1975, 1983, 1993, 2002) развивал направление молекулярной кибернетики. В научной группе А.А. Ляпунова работал физиолог В.И. Федоров, использовавший кибернетический подход в моделировании физиологических процессов в организме человека. В настоящее время профессор В.И. Федоров активно пропагандирует методологию и методы кибернетического подхода в физиологии, развивает направление кибернетической физиологии (Федоров, 1999, 2000а, б, 2003; Федоров, Шутова, 2004).

В 60-х годах XX века отечественными исследователями кибернетические идеи развивались в основном в нейрофизиологии и медицине (Брайнес, 1962; Парин, Баевский, 1966; Поляков, 1964, 1965). В 70–80-х годах кибернетические концепции весьма широко использовались в качестве основополагающих в работах многих отечественных биологов. Так, палеознтомолог-эволюционист профессор А.П. Расницын (1971) рассматривал усиление роли регулятора в функционировании живых систем как критерий их прогресса. Большую роль в развитии биокибернетики сыграли книги М.И. Сетрова (1971) и Л.Н. Серавина (1973), в которых рассматривались методологические аспекты исследований принципов организации живых систем и информационных процессов в этих системах. Зоолог-эволюционист академик М.С. Гиляров (1976) использовал кибернетические положения об обратных связях в самоуправляемых системах для объяснения феномена направленности и ускорения филогенетических преобразований в крупных группах организмов. Важный вклад в формирование кибернетических концепций о механизмах управления на клеточном, органном, организменном и надорганизменном уровнях сыграла коллективная монография А.Б. Когана, Н.П. Наумова, Б.Г. Режабека, О.Ч. Чораяна «Биологическая кибернетика» (1977). Зоологом В.М. Эпштейном (1983, 1984, 1988 и др.) сформулирована и развита концепция филогенетической кибернетики – науки, предметом которой является филогенез, методом – математическое моделирование, а ее основные области исследований – организация таксонов как систем, управление филогенетическими преобразованиями

ми, информационные процессы, происходящие в историческом развитии таксонов. Эти идеи В.М. Эпштейн развивал в исследованиях по систематике и филогенезу класса пиявок. Палеонтолог Ю.И. Оноприенко (1984 а, б) исследовал закономерности передачи филогенетической информации на примере ископаемых кишечнорастных. Автор данной книги (Савинов, 1983, 1984) затрагивал проблему кибернетического подхода к организации насекомых с целью исследования ее эволюционных изменений. С 90-х годов XX века биокибернетические исследования в эволюционном аспекте развивает математик В.Г. Редько (1991, 1997, 1999, 2001). Продолжалось изучение надорганизменных систем с кибернетических позиций: А.В. Ивашовым (1987) были проанализированы особенности популяций как кибернетических систем, а группой сотрудников Института географии АН СССР (Л.Л. Россолимо, Т.Н. Покровская, М.А. Ведюшкин, И.В. Миловидова, А.Д. Арманд, Г.В. Кушнарева и др.) – вопросы механизмов регуляции и устойчивости природных экосистем в условиях антропогенного воздействия на них (Экосистемы..., 1989). А.Б. Савинов (1999, 2000) рассматривал возможность использования системно-кибернетического подхода как методологической основы экологических исследований (теоретического и прикладного характера, например, для экологического мониторинга) и преподавания экологии. Словосочетанием «системно-кибернетический» мне хотелось отметить, что вместо широко распространенного методологического приема рассмотрения биообъектов в виде произвольно описываемых систем необходим синтез «чистого» системного подхода с кибернетическим. При этом предполагалось: 1) сохранение положительных сторон созданной другим автором системы и преобразование ее в кибернетическую («кибернетизация») или 2) изначально создание кибернетической схемы с использованием фундаментальных общесистемных категорий (например, целостность системы).

На этом мы завершим краткий, далеко не полный экскурс в историю биологической кибернетики. К работам других исследователей, затрагивающих эту область, мы обратимся в соответствующих главах книги.

Глава 2. Системы, их свойства и классификация. Биологические системы (биосистемы)

Прежде чем перейти к рассмотрению категории биологических систем (биосистем), необходимо сформулировать понятие «система». Это основополагающее понятие является одним из самых общих (применяемых в современной науке) при описании объектов живой и неживой природы. На фоне десятков определений этого понятия, отражающих различные научные подходы, можно дать такое общее определение: система — это совокупность определенным образом взаимосвязанных и взаимодействующих между собой элементов, относительно стабильная в пространстве и времени.

Однако в дальнейшем представляется рациональным использовать ряд определений и концепций, предложенных в некоторых монографиях по кибернетике и теории сложных систем. Особый интерес в этом аспекте представляет монография Е.П. Балашова (1985) «Эволюционный синтез систем», посвященная анализу особенностей организации, функционирования и закономерностям эволюции антропогенных (в частности, биотехнических) систем. Несмотря на то, что основное внимание в этой монографии уделяется техническим системам, в ней сформулированы очень важные общие положения, которые по аналогии и с определенными поправками можно использовать в отношении биосистем организменного и надорганизменного уровней.

По мнению Е.П. Балашова (1985), *система* – это целостный материальный объект в форме закономерно обусловленной совокупности функционально взаимодействующих элементов. Последние представляют собой *относительно обособленные части системы*, не являются системами *данного типа*, но при непосредственном взаимодействии между собой образуют данную систему определенного функционального назначения. Внутри этой системы могут быть выделены *подсистемы* – совокупности взаимосвязанных и взаимодействующих элементов, реализующих *определенную группу функций* данной системы. Принадлежность системы (подсистемы) к тому или иному типу определяется наличием у нее некоторой *совокупности определяющих свойств*. Преобразование систем одного типа в системы другого типа может происходить как в пределах одной формы движения материи, так и при переходе к новой форме.

Для каждой системы основными считаются следующие признаки (Гильманов, 1978; Апостолов, Ивашов, 1981): 1) состав элементов;

2) совокупность связей между ними (внутренние системообразующие связи); 3) состав элементов окружающей среды (представляющей собой систему более высокого уровня, в которую входит рассматриваемая система); 4) совокупность прямых и обратных связей (или воздействий) между элементами системы и элементами окружающей среды (внешние системообразующие связи, см. пункт 3).

Таким образом, *функционально-структурная организация системы и ее внутренние связи являются главными системообразующими факторами*, которые создают интегративные системные качества, не свойственные отдельным элементам системы (Балашов, 1985).

С позиций теоретико-множественного подхода система (S) может быть описана как некоторый класс множеств (Биотехнические..., 1981):

$$S = \{M_s^i \cdot L_s^j \cdot K_s^r\},$$

где M_s^i — подкласс множеств элементов системы S ; L_s^j — подкласс множеств, образованный подэлементами элементов системы S ; K_s^r — подкласс множеств, в которые система S сама входит в качестве элемента.

В процессе функционирования и развития система достигает определенной *цели*, которая для некоторой системы A с позиций системы B (более высокого уровня) может рассматриваться как функция по отношению к системе B (Балашов, 1985). При этом все функции системы условно могут быть подразделены на *макрофункции* – *основные функции системы в целом* и *микрофункции*, выполняемые элементами системы и определяемые макрофункциями.

Исходя из этих положений Е.П. Балашова (1985), главную микрофункцию логично считать целью некоторого элемента по отношению к системе, включающей этот элемент. Соответственно, главную макрофункцию системы A можно рассматривать в качестве ее цели по отношению к системе B , в состав которой в форме подсистемы входит система A . Вообще функции данной системы определяют функции ее подсистем, а они – функции их элементов. Таким образом, функции системы представляют интегративную совокупность функций ее элементов (Балашов, 1985). При этом важно учитывать, что системное понятие «функция» двоякое: 1) роль одного из компонентов (элементов) системы по отношению к другим компонентам (элементам) или системе в целом; 2) коррелятивная зависимость, при которой изменения одних

элементов системы являются производными (функцией) от изменений других элементов.

В сложной системе могут быть условно выделены три категории функций: 1) *целевая*, 2) *основные (базовые)* и 3) *дополнительные функции* (Балашов, 1985). Целевая функция соответствует главному функциональному назначению системы, ее основные функции – это макрофункции, обеспечивающие существование систем определенного класса. Дополнительные функции расширяют возможности системы. Самоуправляемым биосистемам они, очевидно, позволяют осуществлять идиоадаптации (аллогенез).

Функции системы неразрывно связаны с ее структурой. Понятие *структура* отражает организованность, упорядоченность системы. *Организация* системы – это определенная внутренняя упорядоченность, согласованность взаимодействия ее элементов (Балашов, 1985). Форма организации систем, отраженная в единстве *состава и устойчивых взаимосвязей их элементов*, обуславливает структуру систем. Иными словами, структура системы определяется совокупностью ее функций. А свойства структуры определяют тип, количество элементов и связи между ними. Объективный анализ и синтез систем возможен при соблюдении соответствия рассматриваемых функций уровню структурной организации системы. Такой подход обеспечивает диалектико-материалистическая методология взаимосвязи функции и структуры. Напротив, преувеличение, абсолютизация роли функции или структуры обуславливает методологические крайности – функционализм и структурализм, приводящие к ошибочным результатам в исследованиях систем (Балашов, 1985). Наряду с этим важно учитывать, что между функциями и структурой системы нет взаимно-однозначного соответствия: одни и те же функции могут быть реализованы разными совокупностями мультифункциональных и специализированных элементов данной системы.

Для функционально-структурной организации систем характерны специфические свойства, и главными среди них являются *координация* и *субординация* между элементами. Координация отражает характер пространственной упорядоченности элементов системы по «горизонтали», а субординация – организованность системы по «вертикали», иерархичность элементов. Основными взаимосвязанными (взаимозависимыми) показателями качества антропогенных систем являются характеристики производительности, энергетики, надежности, эффективности и экономичности (Балашов, 1985).

Но между ними возникают диалектически противоречивые отношения, поэтому при изменении (улучшении или ухудшении) одной группы показателей качества происходит коррелятивное изменение альтернативного характера другой группы показателей. Очевидно, подобные явления характерны для всех самоуправляемых систем, в том числе и биологической природы.

Е.П. Балашов (1985) указывает, что необходимо различать взаимосвязанные *законы функционирования* и *закономерности (законы) развития систем* определенного класса. *Законы функционирования систем* данного класса характеризуют, например, состав и взаимодействие их элементов, процессы взаимодействия с внешней средой, определяются фундаментальными законами природы и являются предметом изучения естественных наук. *Законы развития систем* отражают механизмы качественного изменения систем данного класса.

Разнообразие систем очень велико, поэтому их изучению должна предшествовать определенная классификация данных образований с учетом их свойств. Однако при этом надо учитывать, что любая классификация систем будет весьма условной.

В литературе существуют разные классификации систем материального мира (Сетров, 1971; Атлас и др., 1978; Биотехнические..., 1981; Михайловский, 1988). Автор использовал (с некоторыми уточнениями) отдельные положения тектологических, общесистемных и кибернетических концепций (Атлас и др., 1978; Балашов, 1985; Богданов, 1989; Тахтаджян, 1998) в своей классификации и характеристиках систем, предпринятых по следующим признакам: 1) структурные типы; 2) сложность; 3) характер изменения во времени; 4) характер взаимосвязи с окружающей средой и устойчивость; 5) характер поведения.

Структурные типы систем. Системы весьма условно могут быть подразделены на *гомогенные*, *гетерогенные* и *смешанного типа* (Тахтаджян, 1998). Гомогенные системы (например, молекула биополимера амилозы, состоящая из остатков α -глюкозы) построены из относительно однородных и взаимозаменяемых элементов. Гетерогенные системы (например, органы многоклеточных животных, лишайники, биоценозы) образованы разнородными, не взаимозаменяемыми элементами. Системы смешанного типа представляют собой совокупности гомо- и гетерогенных элементов. Также условно гомогенные и гетерогенные системы могут быть подразделены на *дискретные* и *непрерывные*. Например, с одной стороны, глубоководное озеро может рассматриваться как непрерывная система, с другой стороны, экосистема озера может быть под-

разделена на несколько экологических зон (подсистем): эпи-, мета-, гипolimнион, эу- и сублитораль, профундаль.

А.А. Богданов (1989) выделял также «четочные» и «слитные» системы (термины им были приняты условно, поскольку не нашлось лучших). «Четочность» характеризуется неравномерностью связей: 1) между элементами в разных частях системы или 2) ее элементов с окружающей средой. Таким образом, чем больше величины этих форм неравномерности, тем больше «четочность», а чем меньше указанные величины, тем больше «слитность» системы. А.Л. Тахтаджян (1998) вместо терминов «четочные» и «слитные» предложил термины «рыхлые» и «компактные» системы.

Сложность систем и эмерджентность. Различие между простыми и сложными системами по существу является сугубо методологическим, т.е. определяется спецификой подхода исследователя к изучению данной системы. Например, есть точка зрения, что сложной надо считать систему, у которой нельзя игнорировать структуру, т.е. подразделение ее на элементы (Атлас и др., 1978). Полагают также, что изучение свойств любой, даже самой сложной системы (например, экосистемы, биосферы) возможно без точного знания ее строения и причинно-следственных взаимосвязей между элементами, поскольку нередко достаточно определить только закономерности поведения системы в целом в ответ на внешние воздействия. Такой способ познания свойств системы путем качественно-количественной регистрации ее входных и выходных параметров получил название метода «черного (засекреченного) ящика» («black box»). Если система представляется в виде «черного ящика», то она уже рассматривается как простая система. Элементы сложной системы также могут быть представлены взаимосвязанными и взаимодействующими между собой «черными ящиками». Структурно-функциональная сложность каждой системы определяется, главным образом, числом ее элементов (чем их больше, тем система сложнее): у системы, состоящей из n элементов, между последними может возникнуть $n(n-1)$ связей, а общее количество состояний системы будет равно $2^{n(n-1)}$; например, при $n = 3$ максимальное число связей равно 6, количество состояний — 64, а при $n = 1000$ число возможных связей возрастает до $99,9 \cdot 10^4$, количество возможных состояний системы — до 2^{999000} (Биотехнические..., 1981)! Сложность функционирования и развития самоуправляемых систем биологической, социальной и технической природы проявляется не только в том, что они состоят из большого числа элементов (подсистем), но и в том, что на отдельных этапах форми-

рования и развития структуры этих систем *возникает и разрешается ряд противоречий* на различных уровнях их организации (см. далее).

По-видимому, гомогенную систему, даже состоящую из большого числа однородных элементов, можно считать относительно простой (например, молекулу амилозы), а гетерогенную систему с числом элементов близкого порядка – сложной (например, молекулы липо- и гликопротеинов).

Вообще, спектр взглядов на критерии определения сложности систем весьма широк. Например, Б.М. Миркин и Г.С. Розенберг (1978, с. 6) указывают, что «сложность для *структуры* системы определяется числом ее элементов и связей между ними, а для *поведения* системы – разнообразием реакций на внешнее воздействие (курсив мой – А.С.)» и полагают, что «определение сложности фитоценоза по его структуре затруднительно, как и для любой большой системы». Данные авторы аргументируют это тем, что «каждый элемент системы (для фитоценоза – особи или популяции некоторых видов растений), в свою очередь, является системой на ином уровне, который также может рассматриваться как система еще более низких уровней физико-биологической иерархии», поэтому «относительность структурного определения сложности делает целесообразным перевод этого критерия на поведенческую основу» (Миркин, Розенберг, 1978, с. 6). Нетрудно видеть, что в данном случае проблематичность структурного определения сложности фитоценоза создается искусственно – в результате совсем не обязательного перехода на другие структурные уровни системы.

Таким образом, относительность понятия «сложность системы» одни исследователи рассматривают как естественное и методологически корректное, а другие отказываются от такого подхода и предлагают считать критерием сложности системы только ее *поведение*, т.е. действие во времени (Fleishman, 1976; Флейшман, 1982; Миркин, Розенберг, 1978; Розенберг, 1984; Розенберг и др., 1999). Инициатор такого подхода Б.С. Флейшман (1982) рассматривает его как обязательную альтернативу определения сложности системы через ее структуру.

Суть концепции Б.С. Флейшмана (1982) заключается в следующем. Прежде всего, априори полагается, что «с возрастом иерархического уровня системы возрастает и *сложность ее поведения* (курсив мой – А.С.) (по крайней мере до уровня особи)» (Флейшман, 1982, с. 18). Заметим, что это не факт: например, легко ли объективно оценить сложность организации оболочников и мшанок, осьминога и хамелеона по характеру их поведения? Еще более проблематично (а чаще вообще не-

возможно) использование «поведенческого критерия» в отношении ископаемых биосистем. Наряду с этим, произвольно введенное Б.С. Флейшманом понятие «сложность поведения» само нуждается в определении. По мнению Б.С. Флейшмана (1982, с. 18), для определения сложности системы через поведение достаточно ввести понятие «*акт решения* как выбор альтернатив, в том числе и с помощью случайного механизма (т.е. при этом вовсе не обязателен интеллектуальный выбор)» (можно ли в этом случае говорить об акте решения в отношении камня, катящегося с горы по неровной поверхности и, следовательно, по некоторой «выбранной» им траектории? – А.С.). *Решающей системой* Б.С. Флейшман называет систему, поведению которой свойственны акты решения. Тогда *сложной системой* по Флейшману является система, включающая хотя бы одну подсистему (систему) решающего типа (последняя также рассматривается как сложная). Соответственно, *простой системой* предлагается считать систему, не способную к акту решения. «В этом случае сложными считаются только целенаправленные системы и системы с еще более сложным поведением», например, «фитоценозы являются таковыми, так как можно предположить, что стратегической целью биологической системы (в том числе и фитоценотической) является стремление к выживанию самой или способствование выживанию систем вышестоящего уровня биологической иерархии» (Розенберг, 1984, с. 13).

Таким образом, можно заметить, что «поведенческий критерий» вряд ли является единственным, абсолютным. Представляется, что он не исключает определение сложности системы через структурные показатели и должен использоваться наряду с ними. В частности, сам Б.С. Флейшман (1982) отмечает, что при типизации биоценозов как сложных систем «приходится полагаться лишь на их структуру, определяемую видом рассматриваемых связей» (с. 208). В этом контексте следует отметить, что структурным особенностям биосистем большое внимание уделял еще В.Н. Беклемишев (1964), и интерес к этому вопросу возобновляется (Капра, 2002; Кирпотин, 2005). В частности, развиваются представления о **паттерне организации** биосистем, под которым понимается *конфигурация взаимоотношений* между компонентами системы, определяющая ее существенные характеристики, в том числе экологические (Кирпотин, 2005).

Поэтому представляется, что развиваемые взгляды о том, что в основу классификации систем достаточно положить выделенные Б.С. Флейшманом (1982) признаки усложняющегося поведения систем (вещественно-

энергетический баланс → гомеостаз → принятие решений → преадаптация → рефлексия) (Розенберг и др., 1999; Шитиков и др., 2005), интересны, но не бесспорны. Важно учитывать, что наряду с динамической сложностью (обусловленной поведением системы во времени) система обладает и структурной (статической) сложностью. «Эти два вида сложности могут быть относительно независимы, иначе говоря, структурно простая система может быть динамически сложной, и наоборот» (Емельянов и др., 2003).

Элементы (подсистемы) каждого уровня и сама система обладают также *эмерджентностью*, т.е. специфичной интегральной характеристикой, совокупностью свойств, характерных только для них, но не для элементов (подсистем) других уровней и систем.

Характер изменения во времени. Системы, характеристики и структура которых неизменны в течение периода исследований, являются *статическими*. Если отдельные характеристики или структура системы изменяются во времени, то такие системы относят к *динамическим*. Эти системы считают *детерминированными*, если для них характерна строго определенная (в количественном и качественном отношении) реакция на внешние или внутренние воздействия, а между причиной и следствием есть функциональная зависимость. У *стохастических* динамических систем характер процессов имеет вероятностный характер.

Учитывая тектологические разработки (Богданов, 1989; Тахтаджян, 1998), внося в них некоторые терминологические и смысловые уточнения и концептуальные дополнения, можно выделить следующие способы и механизмы трансформаций систем.

1. Различные типы *конъюнкции* (объединения) и *дизъюнкции* (разделения) систем. Конъюнкция, приводящая к той или иной структурной дезорганизации или даже к разрушению одной или обеих взаимодействующих систем, является *коллизией*. Конъюнкция, не вызывающая антагонистических отношений взаимодействующих систем, представляет собой *конъюгацию*. Дизъюнкция, в зависимости от обстоятельств, может обуславливать либо размножение, либо распад системы. Указанные типы системных преобразований связаны с изменением количества и качества элементов систем.

2. *Полимеризация* системы – увеличение количества однородных элементов (например, органелл у простейших, сегментов тела у кольчатых червей), *олигомеризация* – их уменьшение (принцип В.А. Догеля).

3. **Перестановка элементов** – очень распространенный способ изменения биосистем (например, изменение последовательностей разных мономеров в биополимерах, размещения компонентов биоценоза в пределах экосистемы).

4. **Коммутация (переключение)**. Многие процессы трансформации систем происходят с помощью механизма переключения с одного пути развития системы на другой. Такой механизм, например, используется в онтогенезе и в эволюции живых организмов (например, переход от арогенеза к аллогенезу или дегенерации).

5. **Триггерный механизм** – возникновение в неравновесной системе подсистемы, действие которой в критический момент развития системы очень быстро (скачкообразно) переводит ее в новое состояние (например, возникновение новых форм организмов путем автополиплоидии).

6. **Дивергенция** – различное структурно-функциональное развитие «дочерних» систем, возникших в результате деления «материнской» (исходной) системы.

7. **Параллельная трансформация систем** – сходное структурно-функциональное развитие «дочерних» («близкородственных») систем в сходных условиях окружающей среды.

8. **Конвергентная трансформация систем** – сходное структурно-функциональное развитие разных по происхождению систем в сходных условиях окружающей среды.

9. **Гетерохрония** – различие в скоростях изменений разных элементов развивающейся системы. Гетерохрония может быть подразделена на положительную (акцелерация развития отдельных элементов системы) и отрицательную (ретардация развития других элементов системы). Следствием гетерохронии является **гетеробатмия** (принцип Тахтаджяна) – разная степень эволюционной «продвинутости» элементов системы.

10. **Селектогенез** – процесс естественного отбора систем и их элементов как основной регулирующей механизм эволюции материальных объектов.

11. **Принцип Ле Шателье** – преобразование системы подвижного равновесия происходит путем минимизации эффекта внешнего воздействия.

12. **Принцип дифференциации и интеграции** – развитие систем происходит путем дифференциации их на новые подсистемы (элементы) и интеграции образующихся компонентов. Для многих биосистем характерна **динамическая интеграция**, при которой устанавливаются

изменчивые связи между элементами и целостность системы обуславливается не столько факторами окружающей среды, сколько внутренней организацией системы. Простейший тип динамической интеграции – *централизация*, т.е. установление в системе неравномерной (асимметричной) взаимозависимости и взаимовлияния элементов системы. Среди них выделяются *центральные элементы*, которые определяют поведение *периферических элементов* и становятся своеобразным структурообразующим центром, обуславливающим единство системы. Крайней, самой сложной и совершенной формой централизации является *иерархический централизм*, выражающийся в сложном соподчинении централистских и периферических структур (например, в многоклеточном организме).

13. **Системный прогресс** (*ароморфоз* – по А.Н. Северцову) – структурно-функциональные усовершенствования системы, имеющие общий характер, не приводящие к потере пластичности системы и к ее специализации (например, возникновение эукариот, многоклеточных организмов).

14. **Системный регресс** (*общая дегенерация* – по А.Н. Северцову) – процесс, обратный системному прогрессу, т.е. структурно-функциональное упрощение самой системы и ее связей с окружающей средой (например, возникновение и эволюция паразитических организмов).

15. **Системная модификация** (*идиоадаптация* – по А.Н. Северцову) – неизбежное следствие системного прогресса и регресса, этап незначительных приспособительных изменений структурно-функциональных признаков системы. Этот процесс может переходить в *специализацию* – крайне неравномерную модификацию элементов системы.

16. **Принцип необратимости эволюции систем** (принцип Долло) – в процессе исторического развития систем необратимо изменяется их структурно-функциональная организация.

17. **Принцип необратимости индивидуального развития (онтогенеза) систем** – в процессе функционирования системы и индивидуального развития происходит необратимое изменение ее элементов. Например, онтогенез живого организма включает по крайней мере три необратимых процесса: 1) морфогенез, включая эмбриональные приспособления (ценогенезы), 2) мутирование структур, несущих наследственную информацию, 3) старение. Вследствие этого онтогенез каждого живого организма уникален.

Среди перечисленных способов преобразований систем нетрудно видеть диалектические пары (например, конъюнкция–дисъюнкция, дивергенция–конвергенция, полимеризация–олигомеризация и т.п.). Эво-

люционная судьба тех или иных биосистем, увеличение или уменьшение их количества и модификаций в биосфере (*биологический прогресс и регресс* – по А.Н. Северцову) определяется спецификой взаимоотношений биосистем и окружающей среды.

Характер взаимосвязей с окружающей средой. Устойчивость систем. Во взаимоотношениях с окружающей средой система выражает свою *целостность*. Последняя характеризует внутреннее единство и определенную автономность системы. В кибернетических системах разной природы (биологических, социальных, технических) целостность обусловлена диалектической взаимосвязью происходящих в них вещественных, энергетических и информационных процессов (Балашов, 1985). Однако для указанных систем характерно не только наличие значительных связей между элементами (т.е. определенная организованность), но и *неразрывное единство с окружающей средой*. По характеру взаимодействия с внешней средой системы делятся на *открытые*, т.е. регулярно обменивающиеся веществом, энергией, информацией с упомянутой средой, и *закрытые* – не осуществляющие такого обмена.

В процессе функционирования и развития системы она испытывает влияние разнообразных внутренних процессов и внешних факторов дезорганизующего характера, т.е. отрицательно сказывающихся на поддержании ее целостности и структурно-функциональных свойств. Вследствие этого каждая система обладает определенной *устойчивостью* – способностью сохранять свои характерные свойства в пределах некоторого диапазона возмущающих воздействий со стороны отдельных процессов, происходящих внутри и вне системы. А.А. Богданов (1989, кн. 1, с. 217) предложил *закон относительных сопротивлений (закон наименьших)*, согласно которому «устойчивость целого зависит от наименьших относительных сопротивлений всех его частей во всякий момент». При этом он также указал, что структурную устойчивость системы следует рассматривать, образно говоря, в зависимости от «величины соприкосновений» системы с окружающей средой. Так, компактные («слитные») системы, т.е. те, которые имеют (в тектологическом аспекте) меньше взаимодействий (соприкосновений) с окружающей средой, будут устойчивее, чем рыхлые («четочные») системы. Наряду с этим, меньшая равномерность и сила связей между элементами рыхлых систем делает их менее устойчивыми (по сравнению с компактными системами) к негативным процессам внутри системы и отрицательным воздействиям внешней среды. Представляется, однако, что эти правила не абсолютны.

Характер поведения. По данному признаку системы можно подразделить на: 1) *неадаптирующиеся* (например, почва, биополимеры, вирусы, органоиды клетки, органы и системы органов Metazoa), которые сами по себе (или вне системы более высокого уровня организации) пассивны к воздействиям окружающей среды или не способны самостоятельно, адекватно реагировать на ее изменения, и 2) *адаптирующиеся (самоуправляемые)*, самостоятельно приспосабливающиеся к изменениям упомянутой среды. Высшей категорией адаптирующихся систем являются *гомеостатические* системы (живые организмы – прокариоты, одноклеточные и многоклеточные эукариоты, а также надорганизменные образования – популяции, биоценозы, биота биосферы), которые при изменениях окружающей среды осуществляют саморегуляцию своих параметров в определенных допустимых пределах. Вообще, *гомеостаз* – это способность самоуправляемой системы поддерживать параметры своих элементов и процессов на относительно постоянных уровнях независимо от условий внешней среды. Гомеостатические состояния являются частью колебательных процессов, совершающихся в биосистемах, и поэтому модулируются в некоторых пределах. Авторегулируемая модуляция гомеостатических состояний системы есть *гомеокинез* (Швитра, 1989).

Свойство саморегуляции обусловлено внутренними преобразованиями структуры системы, которые не выходят за ее границы, реализуются элементами структуры на основе обратных связей и направлены на сохранение жизнеспособности системы (Балашов, 1985). При этом в наиболее совершенных самоуправляемых системах возможна компенсация утраченных элементов и функций за счет передачи последних сохранившимся элементам.

Функционирование самоуправляемых систем и их подсистем представляет собой процессы взаимодействия элементов этих систем, изменяющие состояние элементов и самих систем. Самоуправляемые системы функционируют с различной скоростью, т.е. обладают разным *быстродействием*. Его можно характеризовать средним интервалом времени, в течение которого система (элемент) изменяет свое состояние в результате действия на нее некоторого сигнала (Ратнер, 1966).

Предметом кибернетики служат абстрактные адаптирующиеся (самоуправляемые) системы. Предметом биосистемологии являются реальные биологические системы (биосистемы). В этой связи следует дать определение такой категории систем, поскольку в литературе существуют различные толкования понятия «биосистема» («биологические

системы») (см., например, Биологический..., 1986; Дедю, 1989; Снакин, 2000). Причем считается, что это понятие приложимо к биообъектам начиная с клеточного уровня. Автор (Савинов, 2000) ранее придерживался такого же мнения. Однако представляется, что к биологическим системам следует относить и биообъекты субклеточного уровня – биополимеры и органоиды, построенные на их основе, а также вирусы и функционально аналогичные им биосистемы. Тогда можно дать следующее определение: **биосистема – это система, обладающая свойствами, специфичными для живой природы.** Элементами такой системы могут быть материальные образования, как специфичные, так и не обязательно специфичные для живого. Так, например, биосистемой является и популяция живых организмов, и молекула любого белка, хотя аминокислоты, из которых состоит эта молекула, не являются элементами, характерными только для живой природы. В связи с этим, нами предлагается схема классификации биосистем (рис. 1.2).

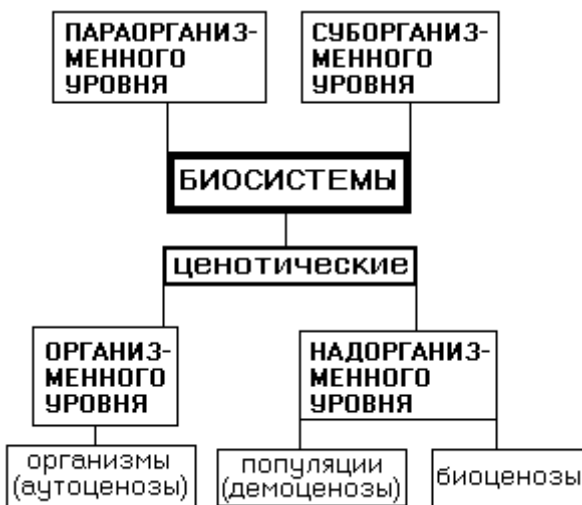


Рис. 1.2. Общая схема классификации биосистем
(пояснения в тексте)

Согласно ей выделены биосистемы четырех уровней (типов): 1) *параорганизменные*, 2) *суборганизменные*, 3) *организменные* и 4) *надорган-*

низменные. К биосистемам первого типа отнесены вирусы и внеклеточные биомолекулы, т.е. биогенные соединения, специфичные для живой природы, оказавшиеся вне организмов, их синтезировавших, как а) экзометаболиты или б) продукты распада клеток. Биосистемами второго типа являются: а) локализованные в про- и эукариотических клетках биополимеры, клеточные органеллы; б) клетки тканей, отдельные органы, их системы и другие относительно структурно-функционально обособленные образования многоклеточных организмов, имеющие собственные относительно автономные управляющие элементы (геномы клеток, комплексы генерирующих нервных клеток). К биосистемам третьего типа отнесены особи клеточного (прокариоты и Protozoa) и многоклеточного (грибы, растения, Metazoa) уровней, к биосистемам четвертого типа – популяции и биоценозы. Два последних типа биосистем выделены в категорию ценотических систем в связи с предложенной автором (Савинов, 2005а, б) концепцией о симбиотической природе организмов и надорганизменных систем популяционного уровня (см. раздел 8.2). В соответствии с этим, организмы про- и эукариотической организации рассматриваются в качестве *аутоценозов*, т.е. систем «хозяин – симбионты», а системы популяционного уровня – как *демоценозы*, т.е. системы аутоценозов. В этом контексте биоценозы есть системы демоценозов. Представления о перечисленных биосистемах развиты крайне неравномерно, что и отразилось на структуре и содержании данной книги.

Для всех самоуправляемых систем биологической, социальной и технической природы характерны функции обработки, передачи, хранения информации и управления информационными, энергетическими и технологическими процессами (Балашов, 1985). В качестве особых, абстрактных биосистем могут рассматриваться таксоны различного ранга – виды, роды, отряды, семейства, классы, типы и аналогичные им категории.

Следует также отметить, что в условиях техногенеза активно создаются разнообразные **биотехнические системы** – совокупности биологических и технических элементов, объединенных в единую функциональную систему целенаправленного поведения (Биотехнические..., 1981; Балашов, 1985). К биотехническим системам относятся все интегральные системы типа *человек–машина* (в том числе *компьютер*), *живой организм–технические (электронные) устройства* (в том числе вживляемые в разные организмы, увеличивающие их функциональные возможности и/или частично функционально-структурно замещающие

отдельные поврежденные элементы биосистем). Антропогенное интегрирование биосистем (разного уровня организации) с микроэлектронными системами осуществляется вследствие единой электромагнитной природы многих управляющих процессов в живых и электронных системах (см., например, Борисов и др., 1999).

Несомненна огромная важность создания и изучения данной категории систем в условиях происходящего техногенного преобразования биосферы в *биотехносферу* и освоения Вселенной человечеством.

По-видимому, *биотехносфера* будет представлять собой предельно допустимых масштабов (в рамках сохраненных к тому времени жизненно необходимых квазибиосферных экосистем) совокупность биотехнических систем разного уровня организации: техноорганизменного, технопопуляционного, техноценотического (последние составят основу техноэкосистем). Ноосфера, о которой писал В.И. Вернадский, останется абстрактным, но очень важным понятием, идеалом, к которому человеческое общество будет стремиться в течение всей своей истории.

Такое видение будущего определяется перманентными противоречиями, порождаемыми диалектическим единством альтернативных человеческих качеств каждого индивидуума (добро–зло, честность–бесчестность, милосердие–жестокость) и всей социальной системы (властная управляющая элита – управляемое общество) человеческой цивилизации. Приближение к ноосфере будет максимальным при рациональном изменении существующей социальной парадигмы. Наши социально-экологические исследования показали, что для большей части молодежи (студенчества) важными остаются такие соотношения между составляющими жизненного успеха, которые будут воспроизводить серьезные социальные противоречия (Ахметова и др., 2003). В частности, для молодых людей, которые в будущем желают выполнять властные функции, такие качества, как доброта, общая культура, взаимопомощь имеют весьма небольшую долю среди составляющих жизненного успеха (26–32%). Однако вселяет надежду то, что около половины молодых респондентов важнейшими качествами для себя считают честность, порядочность, а около 70–80% желают быть не только здоровыми и образованными людьми, но и коммуникабельными, умеющими наладить контакт с людьми, иметь хорошую семью и детей. Несомненно, такие приоритеты будут способствовать интеграции общества и в значительной степени препятствовать антигуманным тенденциям, порождающим социальные конфликты и войны, преступность, экологический кризис.

Глава 3. Общие принципы организации, функционирования и эволюции самоуправляемых биосистем

У каждой самоуправляемой биосистемы могут быть выявлены входы и выходы, состав, форма организации (структура), совокупность параметров, характеризующих внутреннее состояние биосистемы, а также закон ее поведения, описывающий связь выходных сигналов (реакций, ответов, эффектов) с входными (воздействиями, стимулами, причинами) (рис. 1.3). В общем случае этот закон поведения выражается системой нелинейных уравнений вида (Биотехнические системы..., 1981):

$$Y_j = f_j(x_1, x_2, \dots, x_n, u_1, u_2, \dots, u_r),$$

где Y_j – величина выходного сигнала на j -м выходе биосистемы, $j = 1, m$; x_1, x_2, \dots, x_n , – величины входных сигналов; u_1, u_2, \dots, u_r – определяющие (ведущие) параметры биосистемы; f_j – функционал, связывающий величину сигнала на j -м выходе с величинами входных сигналов и определяющими (ведущими) параметрами.

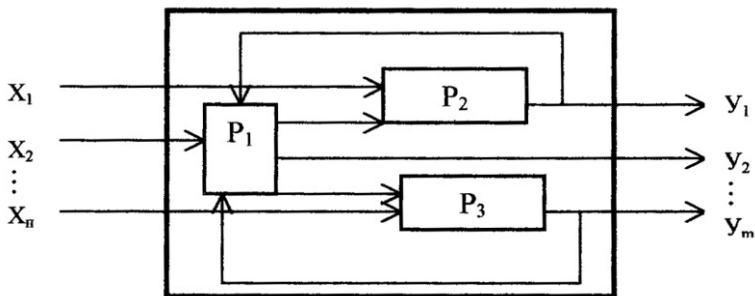


Рис. 1.3. Блок-схема некоторой биосистемы: P_1 – P_3 — подсистемы (элементы), x_1, x_2, \dots, x_n — входы, y_1, y_2, \dots, y_m — выходы

Самоуправляемые биологические системы являются открытыми неравновесными системами, которые функционируют и воспроизводятся на основе обмена с окружающей средой потоками вещества, энергии

и информации (Колчанов, Матушкин, 1997). В самоуправляемой биосистеме связи между ее элементами являются взаимодействиями между последними, при этом от одних элементов к другим передаются вещества, энергия и информация. В данном случае передача веществ и энергии в самом общем виде осуществляется на основе действия и противодействия, вследствие чего энергетическое состояние одного элемента изменяется пропорционально и синхронно изменению энергии другого элемента, взаимодействующего с первым, и эти вещественно-энергетические взаимодействия между элементами биосистем сопровождаются взаимодействиями информационными (Сетров, 1971).

В этой связи необходимо отметить, что понятие «информация» трактуется двояко. С одной стороны, под информацией обычно понимается сообщение (сигнал) о состоянии какого-либо объекта или процесса. С другой стороны, для кибернетических исследований К.Э. Шенноном предложено вероятностное определение информации, согласно которому информация представляется как снятие неопределенности состояния системы: если сообщение (сигнал) не снимает неопределенности, то оно не содержит информации (Атлас и др., 1978). Информационные и вещественно-энергетические процессы взаимосвязаны и взаимообусловлены. Однако информация существенно отличается от вещества и энергии, превращения которых подчиняются закону сохранения. К информации этот закон неприменим (Балашов, 1985): информацию можно размножать и уничтожать. Полностью утраченную информацию восстановить нельзя. Можно также полагать, что *информация* – это *свойство* материальных объектов и процессов оказывать относительно небольшие по величине *воздействия* (разной природы) на адаптирующиеся системы (или их отдельные элементы), обуславливающие поддержание или изменение *состояния* этих систем.

В качестве меры неопределенности системы используется специальная характеристика – энтропия (H), которая равна математическому ожиданию случайной величины:

$$H = - \sum_{i=1}^n P_i \log_a P_i,$$

где P_i – вероятность данного i -го события по отношению к вероятности n событий.

В приведенной формуле, предложенной К.Э. Шенноном, за основание логарифма обычно принимается число 2. В этом случае единицей

измерения неопределенности (информации) является двоичная единица – бит (bit – сокращение от английского binary digit – двоичная единица). По формуле К.Э. Шеннона определяется среднее количество информации (H), содержащееся в данном сигнале (в этом случае в указанной формуле n – число возможных сигналов, P_i – вероятность того, что из общего числа возможных сигналов до адресата дойдет i -й сигнал).

Энтропия выступает в качестве универсального понятия. «Родившись в физике, *понятие энтропии в общем случае физическим не является...*», поэтому «энтропией может быть описано все, что обладает энергией, включая физические, химические, биологические и социальные *материальные системы*» (Хайтун, 2001).

Однако высказываются сомнения по поводу корректности использования информационной энтропии (ИЭ) по Шеннону (H) в биологических исследованиях ввиду неоднозначности ее интерпретации. Наряду с этим, отмечается (Левич, 1980; Розенберг, 1984; Алимов, 2000) необходимость определенных ограничений в применении ИЭ (что, очевидно, справедливо в отношении и других индексов, используемых биологами). Например, по мнению А.Ф. Алимова (2000), для оценки сложности экосистем использование ИЭ должно основываться не на данных о численности конкретных видов биоценоза (поскольку нельзя учесть все виды), а на сведениях о биомассах (B_i) *отдельных групп* организмов:

$$H = \sum (B_i / B) \lg_2 (B_i / B).$$

Такой подход принципиально не будет отличаться от определения H с учетом данных о плотностях популяций доминирующих (легко выявляемых) видов биоценоза, т.е. для вычисления H реальнее и удобнее использовать относительные экосистемные характеристики.

Показатель ИЭ нашел чрезвычайно широкое применение при изучении экологических и эволюционных явлений (см. Левич, 1980, 2004; Оноприенко, 1984; Brooks et al., 1984; Brooks, Wiley, 1985; Ермаков, Мухоморов, 2001; Горшков и др., 2002; Булгаков и др., 2003; Гелашвили и др., 2004; Савинов, 2000, 2004, 2005в). Недавно А.Я. Моничевым и Д.Б. Гелашвили (2001) специально анализировались экологические аспекты понятий энтропия, информация, а также сопоставлялись формулы вычисления информации по Шеннону, энтропии по Больцману, показателя видового разнообразия по Одуму. Авторы пришли к выводу о возможности логического сопоставления перечисленных показателей между собой, а также использовали показатель ИЭ для обоснования гипотезы эволюционного развития экологического сообщества путем

сменяющих друг друга неустойчивых структурообразующих и устойчивых преобразующих периодов. Ранее аналогичные взгляды в отношении эволюции биосистем организменного уровня высказывали М.И. Сетров (1975) и Ю.И. Оноприенко (1984).

Конечно, справедливо мнение о том, что «формальное определение количества информации, содержащейся в том или ином сообществе, без качественного анализа или построения дедуктивных моделей информационных процессов вряд ли может рассматриваться как полнокровное приложение теории информации к экологическим... исследованиям» (Розенберг, 1984, с. 21). Однако пока все еще очень мало сделано для разработки подходов к оценке качества информации.

Величина H рассматривается в качестве меры неупорядоченности системы. Если H возрастает до максимального значения (H_{\max}), соответствующего равновероятности всех возможных состояний системы (состояние предельного хаоса), то последняя перестает существовать. Разность $H_{\max} - H$ названа мерой упорядоченности системы, а выражение $F = H / (H_{\max} - H)$ рассматривается как характеристика ее гармоничности; при этом показано, что для оптимально организованной (гармоничной) системы $F = 1 - H / H_{\max} = 0,618$, а $K = H / H_{\max} = 0,382$ (Колков, 1989), где $H_{\max} = \log_2 N$.

Нам представляется, что эти характеристики, видимо, можно использовать для оценки организованности (адаптированности, гармоничности) био- и экосистем в аспекте определения их адаптивных и инадаптивных составляющих и реактивности (см. Савинов, 1998, 2004). В этом случае F может рассматриваться в качестве меры адаптивности (A) признака, а параметр K – в качестве меры инадаптивности (I) данного признака биосистемы (или самой биосистемы в целом). Мы приняли, что $A + I = 1$, $F = A$, $K = I$ (Савинов, 1998, 2000, 2003), поскольку у оптимально развитого признака (системы) $A > I$. Нами были введены понятия реактивности признака (P), реактивности популяции (биосистемы) (PI) адаптивного (AI) и инадаптивного (II) потенциалов популяции (биосистемы) (Савинов, 1998, 2000, 2004):

$$P = A/I; \quad AP = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n A_i; \quad ИП = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n I_i;$$

$$РП = AP / ИП = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (A_i / I_i),$$

где A_i, I_i – адаптивная и инадаптивная составляющие i -го признака (части биосистемы) соответственно, n – число оцениваемых признаков (частей биосистемы).

Реактивность характеризует способность отражения внешних воздействий в свойствах признака, популяции или любой другой биосистемы (Дедю, 1989). Исходя из вышеизложенного, можно ввести понятие реактивности биоценоза ($РБ$):

$$РБ = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m РП_j,$$

где $РП_j$ – реактивность j -той популяции биоценоза, m – число рассматриваемых популяций.

Для оптимально (идеально) организованной и развивающейся биосистемы, в том числе популяции, $A/I = 1,618$, т.е. $РП = 1,618$ (Савинов, 2000). Это же значение будет определять и оптимально организованный и функционирующий биоценоз, т.е. его $РБ = 1,618$ (Савинов, 2004). Чем больше значение реактивности биосистемы (популяции, биоценоза) будет отстоять от указанной оптимальной величины, тем дисгармоничнее организация и развитие данной биосистемы. Таким образом, с помощью $РП, РБ$ можно оценивать состояние популяций, биоценозов, а следовательно, и экосистем (Савинов, 2004). Представляется, что данное условие, очевидно, можно считать одним из критериев «нормы» и «патологии» биосистемы (и экосистемы), столь значимых для биоиндикационных и мониторинговых исследований (Савинов, 2000). Поскольку H дает представление о количестве информации в биосистеме (или на ее отдельных уровнях), то соотношение A и I , очевидно, может в определенной степени характеризовать качество этой информации (Савинов, 2003).

Каждый элемент биосистемы через ее входные каналы подвержен информационному и вещественно-энергетическому воздействию извне,

т.е. со стороны внешней среды и других элементов данной биосистемы, а через выходные каналы сам влияет на материальное окружение (внутри- и внесистемное). Передача выходного (управляющего) воздействия одного (первого) элемента на вход другого (второго) элемента данной системы является **прямой связью** между элементами. Обратная передача части выходного сигнала второго элемента на вход первого элемента называется **обратной связью** (рис. 1.4). Обратная связь может быть либо положительной, т.е. приводящей к усилению воздействия на вход первого элемента, либо отрицательной, т.е. обуславливающей ослабление этого воздействия. Следовательно, прямая связь обуславливает передачу управляющих воздействий от управляющего (первого) к исполнительному (второму) элементу для изменения его состояния таким образом, чтобы обеспечить приспособление (адаптацию) рассматриваемой системы в целом к той или иной ситуации. Для этой же цели с помощью обратной связи передается информация о состоянии исполнительного элемента и о результате воздействия на него управляющего элемента.

Таким образом, система из управляющего и исполнительного элементов представляет собой **контур регулирования**. Контур регулирования является **элементарной кибернетической системой**, т.е. системой, в которой происходит управление (Федоров, 2000). Данный контур может быть также представлен в виде совокупности управляющей и управляемой систем (подсистем), между которыми существуют каналы прямой и обратной связи (рис. 1.4, 1.5). Интерпретируя положения В.И. Федорова (2000), *управляющую систему можно определить как особый объект, способный воспринимать, перерабатывать, хранить и передавать информацию по каналам связи кибернетической системы*. В соответствии с этим, управляющая система имеет 1) входные, 2) перерабатывающие, 3) хранящие информацию и 4) выходные элементы (Федоров, 2000; Федоров, Шутова, 2004). *Входные элементы (рецепторы)* воспринимают информацию и перекодируют ее на язык, характерный для данной управляющей системы. *Элементы, перерабатывающие информацию*, выделяют существенные признаки сигнала, интегрируют выделенную информацию и направляют ее потоки к другим элементам управляющей системы. *Элементы, хранящие информацию*, – это *память управляющей системы*. Она подразделяется на *долгосрочную память*, в которой информация хранится неопределенно долгое время, и *кратковременную память*, сохраняющую информацию лишь некоторое время. Долгосрочная память содержит информацию, позволяющую си-

стеме формировать стратегию поведения, кратковременная память создается лишь на период существования некоторой ситуации. *Выходные элементы* формируют выходной сигнал управляющей системы, т.е. управляющий сигнал, поступающий в канал прямой связи.

Справедливо мнение о том, что понятие об управляющей системе относительно (Федоров, 2000; Федоров, Шутова, 2004), поскольку вследствие системной иерархии один и тот же *управляющий* (но не каждый) *элемент* сложной кибернетической системы (например, живого организма) по отношению к одним процессам выступает как управляющая система, а по отношению к другим – как объект управления (исполнительная, управляемая подсистема).

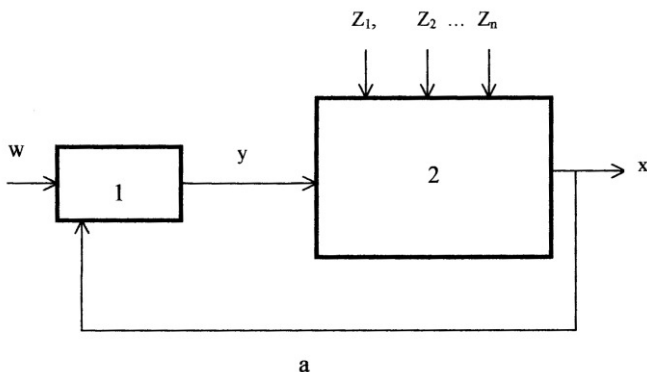


Рис. 1.4. Структурная схема контура регулирования — элементарной кибернетической системы (по Гельднеру, 1983):

- 1 — регулирующий (управляющий) элемент,
- 2 — исполнительный элемент (объект регулирования),
- w — задающее воздействие, y — регулирующее воздействие,
- a — обратная связь (информация о выходном сигнале «x»),
- $Z_1, Z_2... Z_n$ — возмущающие воздействия («шум»)

Объект управления имеет *параметр управления (ПУ)*, т.е. некоторую физическую, химическую или биологическую величину, подлежащую управлению.

В живых системах ПУ на организменном уровне являются, например, артериальное давление, температура тела, активность фермента, на популяционном уровне – численность особей, рождаемость, смертность и

т.п. Предлагается выделять среди ПУ *существенные* (т.е. имеющие первостепенное значение для кибернетической системы), с очень малым диапазоном изменений, и *несущественные* – с относительно большим диапазоном изменений (Федоров, 2000). В соответствии с этим в организме млекопитающего, например, к существенным ПУ могут быть отнесены кислотно-щелочной баланс крови, температура основной части тела, а к несущественным – температура кожи.

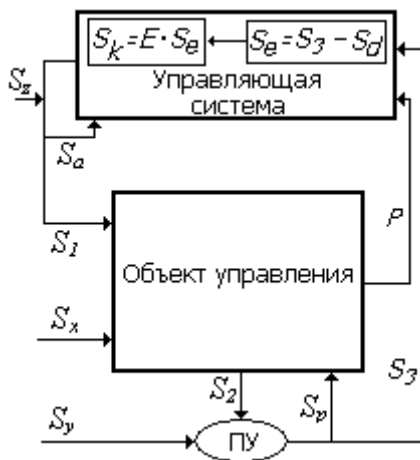


Рис. 1.5. Схема взаимодействия управляющей системы и объекта управления в контуре регулирования (по Федорову, 2000): S_1 – S_3 – выходные сигналы, S_a – внутренняя обратная связь, S_d – заданное значение параметра управления (ПУ), S_e – сигнал ошибки, S_k – компенсаторный сигнал, S_p – параметрическая обратная связь, S_x – S_z – возмущающие воздействия, E – коэффициент преобразования S_e в S_k , P – коэффициент преобразования S_1 в S_2

Отклонение ПУ от первоначально заданного значения называют *рассогласованием* связей элементов системы. Рассогласование возникает по разным причинам: из-за целенаправленных воздействий управляющего элемента на объект управления для перехода кибернетической системы на новый режим функционирования; вследствие нарушений в работе объекта управления или в силу возмущающих воздействий внешней среды на кибернетическую систему (Федоров, 2000). Рассогласование в системе усиливает положительная обратная связь. В этой свя-

зи важно отметить, что *отклонение ПУ от заданного значения является стимулом для функционирования кибернетической системы, и это составляет основополагающий принцип саморегуляции.*

Элементы контура регулирования время от времени могут подвергаться возмущающим воздействиям (помехам). Если их сила не слишком велика, то система элементов может нивелировать их влияние благодаря обратной связи. Отрицательная обратная связь позволяет системе сопоставлять результат своих действий с намеченной целью, своевременно корректировать свое поведение (или поведение отдельных своих элементов) в случае большой разницы между целью и результатом. Напротив, положительная обратная связь возникает при необходимости не корректировки, а интенсификации действий (функций) системы. Считается, что существуют два типа положительных обратных связей: 1) с взаимным усилением и 2) с взаимным ослаблением (Федоров, 2000). При первом типе положительное воздействие управляющей подсистемы на исполнительную подсистему усиливается и режим функционирования всей кибернетической системы становится интенсивнее, а при втором – происходит взаимное угнетение деятельности данных подсистем и кибернетической системы в целом (рис. 1.6).



Рис. 1.6. Типы обратных связей: 1 – положительная обратная связь с взаимным усилением (знаком «+» обозначено усиление воздействия), 2 – положительная обратная связь с взаимным ослаблением (знаком «-» обозначено ослабление воздействия), 3 – отрицательная обратная связь (по Федорову, 2000)

Эффект взаимного усиления в живых системах характерен, например, для процессов эмбриогенеза, стрессорных реакций, а явление взаимного ослабления наблюдается при восстановительных процессах, при переходе организма в состояние покоя и т.п.

В рассматриваемой модели (рис. 1.5) выделяются дополнительные обратные связи: 1) *внутренняя обратная связь* от канала прямой связи к управляющей системе, предназначенная для контроля уровня ее выходного сигнала и 2) *параметрическая обратная связь* от ПУ к объекту управления. Первая связь обуславливает оперативную коррекцию и поддержание заданной величины выходного сигнала системы. Вторая связь позволяет оперативно корректировать состояние объекта управления.

В общем виде математическое описание корректирующих воздействий обратной связи на уровень выходного сигнала управляющей системы может быть следующим (Федоров, 2000).

В процессе управления выходной сигнал S_1 преобразуется в S_2 – выходной сигнал объекта управления (рис. 1.5). При этом $S_2 = P \cdot S_1$, где P – коэффициент преобразования. При возмущающем воздействии S_y на параметр управления величина последнего (S_3) составит:

$$S_3 = S_2 + S_y.$$

В управляющей системе непрерывно сравнивается реальное значение ПУ с заданным – S_d . Если $S_3 \neq S_d$, то возникает сигнал ошибки – S_e . Его величина составляет разность:

$$S_e = S_3 - S_d.$$

Вследствие этого в управляющей системе формируется компенсаторный сигнал S_k с коэффициентом преобразования E :

$$S_k = E \cdot S_e.$$

Если принять, что заданному значению S_d соответствует некоторая величина выходного сигнала S_b , то текущее значение этого сигнала S_l представит сумму заданного и компенсаторного сигналов:

$$S_l = S_b + S_k.$$

При отсутствии обратной связи в рассматриваемой системе выходные сигналы имели бы следующие значения: $S_1 = S_i$, $S_2 = P \cdot S_i$. В такой ситуации возникнет соответствующий сигнал ошибки (S_{eo}):

$$S_{eo} = S_3 - S_d = S_2 + S_y - S_d.$$

Отсюда $S_{eo} = P \cdot S_i + S_y - S_d$, т.е. в отсутствие обратной связи сигнал ошибки возникает, но компенсаторный сигнал не формируется. При наличии обратной связи в системе имеем:

$$S_1 = S_i + S_k, S_2 = P \cdot S_i + P \cdot S_k, S_e = P \cdot S_i + P \cdot S_k + S_y - S_d.$$

Отсюда $S_e = S_{eo} + P \cdot S_k = S_{eo} + P \cdot E \cdot S_e$ или после преобразования:

$$S_e = (1/1 - P \cdot E) \cdot S_{eo}.$$

Из данного уравнения следует, что при наличии отрицательной обратной связи, т.е. если $E < 0$, сигнал ошибки будет меньше ($S_e < S_{eo}$), чем при отсутствии этой связи. При положительной обратной связи ($E > 0$) $S_e > S_{eo}$, т.е. рассогласование в системе усиливается.

Описанные явления присущи процессу самоуправления адаптирующихся систем, в частности самоуправляемых биосистем. В последних в зависимости от уровня их организации существует то или иное количество управляющих и управляемых элементов, которые, в свою очередь, могут объединяться в управляющие (УПС) и исполнительные (управляемые) подсистемы (ИПС) по принципу иерархии (соподчинения). В частности, в живых организмах имеется множество иерархически соподчиненных управляющих систем и объектов управления. Например, в регуляции артериального давления млекопитающего животного участвуют несколько управляющих систем (нервная, эндокринная, внутрисердечная регуляторная система, локальные внутрисосудистые управляющие структуры) и множество объектов управления: сердце, система кровеносных сосудов, легкие, печень, почки и др. (Федоров, 2000). По каналам связи между указанными системами и объектами передается информация в виде сигналов химической (молекулы гормонов и т.п.) или физической природы (нервный импульс, волна мышечного сокращения).

Анализ имеющихся кибернетических концепций (Ляпунов, 1963, 1973; Цетлин, 1969; Украинцев, 1972; Биотехнические..., 1981; Федоров,

2000) дает основание считать, что в целом для процесса самоуправления, возникающего при взаимодействии УПС и ИПС, в норме характерны следующие признаки.

1) УПС контролируют функционирование ИПС, оказывая влияние на последние, следствием чего является изменение отдельных параметров УПС, обуславливающее целенаправленное поведение всей системы; при этом УПС также испытывает определенное воздействие со стороны ИПС (прямая и обратная связь).

2) Целенаправленное воздействие УПС на состояние ИПС, приводящее к изменениям, выгодным для системы в целом, представляет собой процесс управления; его результаты значительно превосходят по масштабам средства (в вещественном и энергетическом выражениях), затраченные на акт управления; при этом масса (объем) УПС всегда значительно меньше таковой ИПС.

3) Поведение самоуправляемой системы в большей степени определяется ее внутренними законами, нежели факторами внешней среды; изменения состояния самоуправляемой системы опосредованно зависят от внешней среды, при этом структурно-функциональная целостность самоуправляемой системы сохраняется в определенном диапазоне величин внешних факторов, вне которого самоуправляемая система погибает.

4) Процессы самоуправления сопровождаются циклическими по характеру переходами самой самоуправляемой системы и отдельных ее элементов, подсистем от менее вероятных их состояний к более вероятным, а затем вновь к менее вероятным состояниям и т.д. Обязательное воспроизведение маловероятных состояний осуществляется за счет извлекаемых самоуправляемой системой из внешней среды энергии, веществ, информации.

5) Для поведения самоуправляемой системы характерна направленность на достижение определенной цели, т.е. **функциональный инвариант**, являющийся продуктом взаимодействия функциональных инвариантов элементов (подсистем) самоуправляемой системы.

6) Чем выше ранг УПС, тем большее влияние она оказывает на деятельность других подсистем и самоуправляемой системы в целом, вследствие чего медленнее и надежнее функционирует, медленнее изменяется; в противном случае быстрые, резкие изменения УПС приводят к нарушению сложившихся структурно-функциональных адаптаций элементов и в результате — к гибели системы.

7) Для взаимодействия самоуправляемой системы с внешней средой и ее элементов (подсистем) друг с другом характерен принцип минимизации взаимодействия, суть которого в том, что в нормальных условиях (т.е. при отсутствии сильных внешних воздействий и отрицательных изменений внутри самоуправляемой системы) сила взаимодействий системы с внешней средой и ее элементов (подсистем) друг с другом уменьшается, а степень их автономности и системы от внешней среды возрастает до некоторых допустимых пределов; напротив, сильное возмущающее влияние внешней среды на систему и негативные изменения внутри нее стимулируют противоположные тенденции.

8) Самоуправляемая система специфически отображает внешние и свои собственные процессы — путем трансформации результатов взаимодействий системы с внешней средой и взаимодействий ее элементов в информацию об этих процессах; используя данную информацию, система оптимально организует свой процесс самоуправления и приспосабливается к флуктуациям окружающей среды.

Согласно взглядам Н.А. Колчанова и Ю.Г. Матушкина (1997), любая биологическая самоуправляемая система – это самовоспроизводящаяся система (СВ-система), т.е. способная к воспроизведению своих копий на основе содержащейся в ней наследственной информации. По мнению этих исследователей, можно выделить разные категории СВ-систем. Простейшей (несамоуправляемой – А.С.) СВ-системой является вирус или фаг, воспроизводящий свои копии на основе информации своего генома, но с использованием молекулярно-генетического аппарата клетки-хозяина. Одноклеточный про- или эукариотический организм – СВ-система минимального уровня сложности, способная к полностью автономному воспроизведению своих копий. Более сложными СВ-системами являются растения и животные, размножающиеся бесполом (вегетативным) способом. У животных и растений с половым процессом минимальной самовоспроизводящейся единицей служит пара разнополых особей. Популяция может рассматриваться как СВ-система более высокого уровня организации. Еще более высокий ранг в иерархии СВ-систем занимает биоценоз – совокупность популяций разных видов, существующих на одной территории и объединенных иерархией трофических связей. Биосфера Земли и ее ноосфера (в понимании Вернадского) рассматриваются в качестве глобальных СВ-систем иерархически более высоких уровней. В пределах глобальных СВ-систем существуют социально-биологические, социальные и социально-технологические СВ-системы, порожденные современной цивилизацией.

Для всех СВ-систем, независимо от особенностей их организации, характерно наличие ряда инвариантных подсистем (Колчанов, Матушкин, 1997), выполняющих одни и те же абсолютно необходимые функции (рис. 1.7).

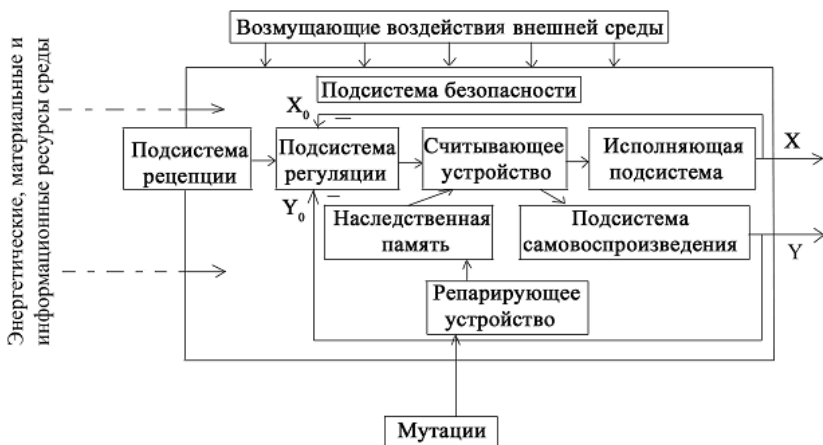


Рис. 1.7. Инвариантные компоненты самоуправляемых СВ-систем (по Колчанову, Матушкину, 1997)

Центральным блоком любой СВ-системы является подсистема наследственной памяти. В сложноорганизованных СВ-системах она подразделяется на память соматических и генеративных элементов. Считается (Колчанов, Матушкин, 1997), что в примитивных несамоуправляемых СВ-системах (вирусах, фагах) такое деление отсутствует. Генеративные элементы обеспечивают хранение и реализацию наследственной информации, необходимой для воспроизведения копии СВ-системы. Соматические элементы обеспечивают функционирование и поддержание структурной организации СВ-систем.

Наследственная память необходима СВ-системе для: 1) воспроизведения ее копий; 2) обеспечения функционирования СВ-системы в типичных для нее условиях среды; 3) адаптации к изменяющимся условиям среды; 4) замены старых или поврежденных соматических элементов на новые и выполнения ряда других функций (Колчанов, Матушкин, 1997). В биологических СВ-системах материальными носителями наследственной памяти являются нуклеиновые кислоты. По мере по-

вышения ранга СВ-систем все большую роль играют различные виды динамической наследственной памяти – сигнальной наследственности.

К инвариантным блокам СВ-систем Н.А. Колчанов и Ю.Г. Матушкин (1997) относят следующие подсистемы (ПС):

1. **ПС наследственной памяти** – совокупность структур и механизмов, обеспечивающих хранение и реализацию наследственной информации.

2. **ПС рецепции** – совокупность элементов, воспринимающих и оценивающих величины параметров внешней и внутренней среды, значимых для функционирования и воспроизведения СВ-системы.

3. **ПС регуляции**. Первой из ее важнейших функций является управление процессом самовоспроизведения, второй – управление процессами адаптации СВ-системы к изменяющимся условиям среды.

4. **ПС считывания информации** – совокупность структур и механизмов, обеспечивающих считывание информации из наследственной памяти СВ-системы. В биологических СВ-системах на стадии воспроизведения наследственной памяти ключевую роль играет ДНК-полимераза, а на стадии функционирования – РНК-полимераза, обеспечивающая синтез РНК, и рибосома, осуществляющая синтез полипептидной цепи.

5. **ПС самовоспроизведения** – совокупность структур и механизмов, обеспечивающих воспроизведение копий СВ-системы.

6. **ПС репарации**. Обеспечивает исправление дефектов наследственной памяти, возникающих в ходе воспроизведения наследственной памяти и при ее оперативном функционировании. В биологических СВ-системах эту функцию обеспечивают ферментные комплексы репарации ДНК.

7. **ПС безопасности**. Обеспечивает защиту от проникновения в СВ-систему чужеродной наследственной информации, предотвращает развитие в пределах СВ-системы паразитических и эгоистических подсистем. Например, у сложноорганизованных СВ-систем уровня высших животных важнейшим компонентом блока безопасности является иммунная система.

8. **ПС исполняющая** – совокупность структур и механизмов, обеспечивающих жизнедеятельность СВ-системы.

Функция каждой из этих подсистем инструктируется информацией, содержащейся в наследственной памяти СВ-системы.

В самоуправляемых системах эволюционные взаимоотношения функции и структуры (в том числе и онтогенетические их отношения –

в биосистемах организменного уровня – А.С.) характеризуются не только диалектическим единством, но и противоречиями между ними (Балашов, 1985). Потому что это единство относительно, преходяще. Изменения среды, окружающей систему, обуславливают необходимость для нее новых функций, которые могут быть выполнены только с помощью адекватных структур. Вследствие этого в процессе развития системы между ее структурой и функциями неизбежно возникают противоречия из-за некоторого несоответствия существующих структур новым функциям. Согласно концепции диалектического материализма, эти противоречия и являются источником развития системы. В самоуправляемой системе данные противоречия могут разрешиться путем: 1) частичного устранения старых структур; 2) некоторых изменений (приспособлений, адаптации) старых структур в соответствии с новыми функциями; 3) появления (формирования) новых структур; 4) сочетания предыдущих вариантов. В связи с этим следует отметить, что Е.П. Балашов (1985) не исключает также ситуаций полного устранения старых структур. Это вряд ли справедливо в отношении биосистем организменного уровня, поскольку всегда необходима и наблюдается определенная преемственность между старой и новой структурами системы, параллельное функционирование старых и новых структур. Безусловно, самоуправляемая биосистема не может каждый новый этап своего развития начинать заново. В частности, об этом свидетельствуют факты эволюции живых организмов, строение которых на протяжении всей истории живого подчиняется принципу гетеробатмии.

Эволюция антропогенных технических и самоуправляемых систем происходит на основе диалектических законов и принципов (перехода количества в качество, закона отрицания отрицания и др.). В соответствии с этим, в процессе эволюции таких систем происходят диалектические явления расширения или сужения, совмещения или разделения спектров функций, реализуемых их элементами и подсистемами. Вследствие этого одни элементы расширяют свои функциональные возможности, другие – специализируются. Из представлений Е.П. Балашова (1985) следует, что данное явление порождает *основное, перманентное противоречие в антропогенных технических и, несомненно, в организменных и надорганизменных живых системах – противоречие между многофункциональностью (мультифункциональностью) и специализацией элементов. Это противоречие – основной источник развития указанных систем.* Основное диалектическое противоречие порождает сеть противоречий системы. При этом противоречия на разных уровнях си-

стемы – это противоречия между функциями, которые должны быть реализованы на данном уровне, и структурной организацией этого уровня.

Глубокая специализация элементов делает систему нежизнеспособной при быстрых и существенных изменениях внешней среды, требующих реализации новых функций. Слишком большое количество специализированных элементов чрезмерно усложняет систему и снижает ее эффективность (Балашов, 1985). Максимально эффективной, гармоничной и жизнеспособной система является лишь при условии полного соответствия ее структуры необходимым функциям. Анализ эволюции антропогенных технических систем показал, что «наиболее эффективными и жизнеспособными являются системы, в которых расширение функциональных возможностей элементов, находящихся на различных уровнях иерархии системы, опережает рост их сложности» (Балашов, 1985, с. 95). Наряду с этим было отмечено, во-первых, что темпы эволюции функций в указанных системах опережают темпы эволюции технологий, т.е. способов реализации этих функций. Во-вторых, в начале каждого этапа развития системы (которому соответствует определенный виток диалектической эволюционной спирали) в ее составе преобладают многофункциональные объекты, а в конце – специализированные. В-третьих, повышение уровня организации системы сопровождается увеличением количества многофункциональных элементов (подсистем) в ее составе. Можно предполагать наличие аналогичных явлений и во всех самоуправляемых системах, в том числе организменного и надорганизменного уровней в живой природе.

Развитие самоуправляемых систем подчиняется *закону динамического уравнивания* (Денисов, Колесников, 1982), т.е. изменения системы в направлении уменьшения количественных характеристик ее противоречий и достижения некоторого равновесного состояния (например, адаптация, гомеостаз) с минимальными затратами (разного характера). Однако развитие материального мира диалектично и равновесное состояние самоуправляемой системы преходяще: оно относительно постепенно и неизбежно сменяется неравновесным, а затем – снова равновесным и т.д., поскольку противоречия развиваются и разрешаются в системе непрерывно. Несомненно, каждые новые равновесные и неравновесные состояния самоуправляемой системы качественно и количественно отличаются от предыдущих аналогичных состояний, т.к. диалектическое развитие, эволюция совершаются по спирали. При этом общими закономерностями эволюции систем являются *постепенное*

сжатие по временной оси этой спирали и взаимное влияние эволюционных процессов, протекающих на различных уровнях иерархии системы (Балашов, 1985).

«Эволюционный процесс (в биосфере – А.С.) охватывает сложные системы с иерархической структурой и протекает на различных организационных уровнях, каждый из которых обладает известной автономией, но в то же время связан как с низшими, так и с высшими. Направленность (эволюционного процесса – А.С.) возникает в результате влияния системы на эволюцию ее компонентов (которые сами являются системами и направляют эволюцию своих компонентов)» (Красилов, 1986, с. 73).

В биологии сложились представления о необходимости подразделения эволюции биосистем на микро- и макроэволюцию. При этом обычно учитываются лишь генетические изменения у таксонов того или иного ранга. Используя диалектический подход в этом вопросе, будем называть **микроэволюцией** процессы *необратимого исторического преобразования гено- и эпигенофондов¹ таксонов не выше видового ранга (например, популяций, рас, подвидов, видов)*. Соответственно **макроэволюцией** являются исторические изменения гено- и эпигенофондов таксонов *надвидового уровня*. Вслед за В.А. Ратнером (1975), но с учетом данных нами эволюционных определений, будем полагать следующее. Во-первых, микро- и макроэволюция взаимосвязаны и основаны на единых молекулярно-генетических процессах в популяциях. Во-вторых, каждый завершённый акт микроэволюции есть элементарное событие макроэволюции. В-третьих, число этих элементарных событий количественно определяет масштабы макроэволюции биосистем.

¹ Эпигенофондом будем называть совокупность фенотипов данного таксона в отличие от *фенофона*, под которым понимается только совокупность фенотипов (качественных признаков) таксона.

БИОСИСТЕМЫ СУБОРГАНИЗМЕННОГО И ПАРАОРГАНИЗМЕННОГО УРОВНЕЙ

Глава 4. Субклеточные и внеклеточные биосистемы

4.1. Субклеточные биомолекулы

Эти биосистемы являются высокомолекулярными продуктами биосинтеза на клеточном уровне (молекулярная масса рассматриваемых объектов находится в пределах 10^3 – 10^{10}). Элементами биополимеров (нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов и т.п.) как биосистем являются многочисленные, связанные друг с другом, повторяющиеся группы атомов или звеньев одинакового или различного химического строения. По-видимому, биополимеры можно назвать *элементарными биосистемами*, поскольку считается, что многие органические мономеры (например, различные аминокислоты, нуклеотиды) могли образоваться абиогенным путем в условиях Земли на заре возникновения жизни, и такой синтез – распространенный космический процесс (Рутген, 1973). Рассмотрение биополимеров как биосистем начнем с нуклеиновых кислот ввиду их особой роли в управлении биологическими процессами.

Нуклеиновые кислоты (полинуклеотиды) – фосфорсодержащие биополимеры с молекулярной массой 10^5 – 10^{10} , линейные молекулы которых содержат от нескольких десятков до сотен миллионов остатков дезокси- или рибонуклеотидов (первичная структура молекулы). В соответствии с этим, в живой природе существуют дезоксирибонуклеиновые (ДНК) и рибонуклеиновые (РНК) кислоты. Молекулы ДНК обычно представлены двумя цепочками нуклеотидных остатков (рис. 2.1), а РНК – в основном одной. Вторичной структурой нуклеиновых кислот является пространственная ориентация нуклеотидных звеньев, возникающая вследствие их межплоскостных взаимодействий внутри цепочек и водородных связей между комплементарными основаниями в параллельных цепях молекулы. Нуклеиновые кислоты как биосистемы

хранят, реализуют и передают генетическую информацию, определяющую аспекты реагирования живой материи на воздействия внешней среды. В строении молекулы ДНК содержится информация, кодирующая структуру необходимых белков и способов их биосинтеза управляемыми биосистемами: специализированными РНК, рибосомами и соответствующими ферментами.

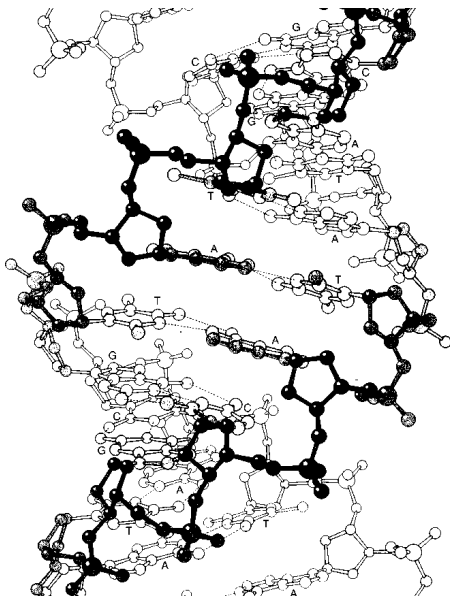


Рис. 2.1. Фрагмент молекулы ДНК: компьютерная модель (по Дикерсону, 1984)

Перенос генетической информации при транскрипции и трансляции обычно отражают схемой, получившей название «центральной догмы» молекулярной биологии (рис. 2.2 А). Такая схема была предложена без учета концепций диалектического материализма и кибернетики, поэтому долгое время закрывала пути многих теоретических и прикладных исследований в биологии.

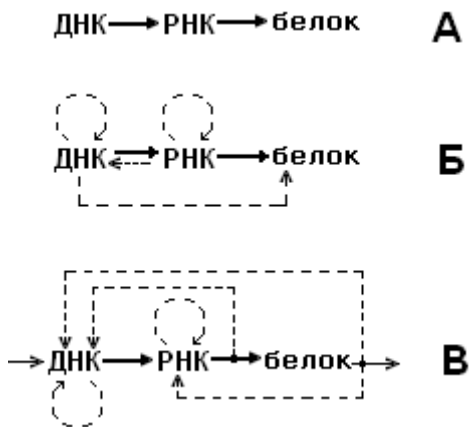


Рис. 2.2. Схемы, отражающие разные представления об информационных взаимодействиях в системе ДНК–РНК–белок: А – «центральная догма» молекулярной биологии, сформулированная при становлении этой науки; Б – схема, принятая в современной молекулярной биологии (по Инге–Вечтомов, 1989); В – кибернетическая схема, которую можно предложить, рассматривая живую клетку в качестве самоуправляемой биосистемы

В этой связи следует отметить, что еще более четверти века тому назад немецкий философ К. Фукс-Киттовский (1980), говоря о необходимости исследований кибернетических механизмов управления жизнедеятельностью клетки, указывал, что «центральная догма» молекулярной биологии заводит ученых в тупик. К. Фукс-Киттовский отмечал, что, руководствуясь «догмой», исследователь оказывается перед дилеммой: либо следует считать, что регуляторная функция фиксирована в ДНК во всех подробностях, т.е. абсолютно детерминирована, либо метаболизм клетки регулируется еще и нематериальными факторами. К. Фукс-Киттовский заключил, что «центральная догма» обусловила схему, которая отражает управление метаболизмом односторонне, и ее абсолютизация ведет к статическому, а не динамическому описанию процессов жизнедеятельности клетки. Поэтому схема «догмы» должна быть преобразована из линейной в циклическую, замкнутую обратной связью. По мнению К. Фукс-Киттовского, одними из первых на этот путь встали известные биологи Жакоб, Моно и Волльман, исследуя регуляцию функций гена, в этом же направлении работал и Дельбрюкк,

полагавший, что схема «догмы» будет все больше дополняться обратными связями, идущими от фермента к геному, и это расширит границы генетики и биохимии. Таким образом, «связь между ДНК и фенотипом должна быть понята именно как кибернетическая связь» (Фукс-Киттовский, 1980, с. 182).

Прогнозы отказа от «догмы» постепенно сбываются (рис. 2.2 Б), хотя и не в полной мере. Все большее число исследователей, представляющих разные области биологии, приходят к необходимости признания обратных связей в системе ДНК–РНК–белок. Так, палеоботаник-эволюционист В.А. Красилов (1986) полагает, что функционирование генов должно определенным образом корректироваться биохимическими особенностями цитоплазмы, которые, в свою очередь, определяются регулярно и длительно воздействующими эктогенетическими факторами (химическими, физическими, биоценологическими). В результате, потребности клетки в работе одних генов будут больше, а в функциях других генов – меньше. Вследствие этого, как полагает В.А. Красилов (1986), неактивные гены оказываются позднеплигирующимися и постепенно могут деградировать. Напротив, в активных генах усиливается функциональная интеграция частей и чувствительность промоторов, и они включаются быстрее. По мнению В.А. Красиловой (1986), механизм «упражнения–неупражнения» какой-либо структуры, в том числе генетической, объясняет, как воздействия внешней среды сначала модифицируют режим работы гена, а затем его ультраструктуру, т.е. постепенно создают наследственные изменения генотипа. В этой связи следует отметить, что данная гипотеза подтверждается в отношении генома бактерий. Обнаружено, что у них в условиях дефицита питательных веществ повышается уровень транскрипции генов, имеющих отношение к ситуациям голодания, а это повышает частоту мутаций указанных генов и обуславливает появление мутантов, способных использовать «непривычные» питательные субстраты (Wright, 2000; Бабынин, 2001). Это явление было названо «адаптивным мутагенезом». Сложнее обнаружить подобные явления у многоклеточных эукариот. Несмотря на это, Л.А. Животовский (2002, 2003) полагает, что Ж.Б. Ламарк был прав, говоря о передаче от родителей к потомкам признаков, приобретенных под влиянием условий окружающей среды. По мнению Л.А. Животовского (2003, с. 25), под влиянием факторов внешней среды «новый признак может возникнуть через образование регулирующих комплексов «белок / ДНК / РНК», модификацию хроматина или через изменения в ДНК соматических клеток и затем передаться потомству», хотя, вероятно,

«частота возникновения приобретенного адаптивного признака с устойчивой передачей потомству невелика (...на уровне частоты генных мутаций)».

Представляется, что генотипические изменения различного характера, возникающие опосредованно через соответствующие фенотипические изменения (в ответ на эволюционно длительные, регулярные воздействия определенных экологических факторов окружающей среды), могут стать наследственными («таксонспецифичными») и «закрепить» адекватные особенности фенотипа (морфологические, физиологические, биохимические, этологические и др.) только в результате естественного отбора особей, у которых возникают оптимальные сочетания и масштабы указанных генотипических и фенотипических изменений. В связи с этим можно предложить кибернетическую модель информационных взаимодействий в системе ДНК–РНК–белок (рис. 2.2 В). Представляется, что такая модель может сыграть значительную эвристическую роль в теоретических и прикладных исследованиях, касающихся разных областей биологии.

Хотя молекулы ДНК как хранители очень важной информации являются достаточно стабильными и защищенными биосистемами, все же они подвержены редким мутациям и содержат некоторое количество мобильных генетических элементов, не только модифицирующих экспрессию генов, но и создающих мутационные эффекты (рис. 2.3). Предполагается, что это служит одним из способов поддержания генетической изменчивости организмов (Федорофф, 1984). Представляется, что, в отличие от спонтанных мутаций, функциональные и структурные генетические изменения, обусловленные мобильными элементами ДНК, носят сравнительно упорядоченный характер. Можно предполагать, что они являются неслучайными реакциями в ответ на некоторые воздействия внешней среды.

Концепция молекулярно-генетических систем управления (МГСУ). Молекулярный генетик В.А. Ратнер (1966, 1975, 1993, 2002), исследовавший вопросы строения, функционирования и эволюции генома с кибернетических позиций, под влиянием концепций С.В. Яблонского (1959) и А.А. Ляпунова (1963) об управляющих системах создал учение о молекулярно-генетической системе управления живой природы.

Первоначально В.А. Ратнер (1966) определил МГСУ как совокупность клеточных и молекулярных структур и механизмов, участвующих в записи, передаче, реализации и преобразовании *генетической информации (ГИИ)* – молекулярных свойств, отношений, функций, отражен-

ных в строении генов, РНК, белков. Позднее под этой системой В.А. Ратнер (2002) понимал систему фундаментальных генетических процессов (репликация, транскрипция, трансляция, репарация, рекомбинация, деградация, сегрегация и др.), выполняемых устройствами на основе кодирующих биополимеров (семантидов). Представляется, что эти определения необходимо рассматривать в единстве.

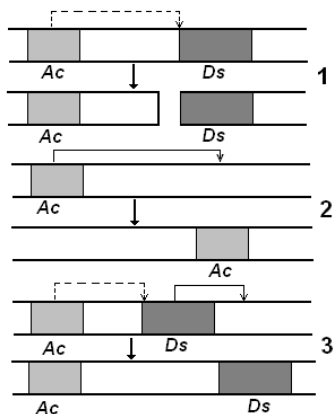


Рис. 2.3. Мобильные элементы ДНК и схема их взаимодействия (по Федорофф, 1984): 1 – активация Ac (локус *Activator*) разрыва хромосомы в области Ds (локус *Dissociation*); 2 – транспозиция Ac; 3 – транспозиция Ds, обусловленная Ac

Важное значение имеет созданная В.А. Ратнером и В.В. Шаминам (1980) концепция *сайзера* (*syser* – сокращение от слов «system of self-reproduction») – самовоспроизводящаяся система). Сайзер является простейшей молекулярно-генетической системой управления, включающей 1) полинуклеотидную матрицу (I), 2) фермент репликации (E1), 3) фермент трансляции (E2), 4) дополнительные белки-ферменты (E3, ..., En) (рис. 2.4). Позднее В.Г. Редько (1999, 2001) сформулировал положение об элементарной форме сайзера – *мини-сайзере*, состоящем всего лишь из динуклеотидной матрицы, фермента репликации и фермента трансляции (рис. 2.5).

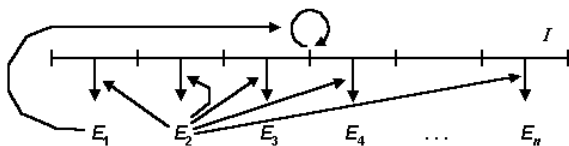


Рис. 2.4. Общая схема организации сайзера (в интерпретации В.Г. Редько, 1999).
Пояснения в тексте

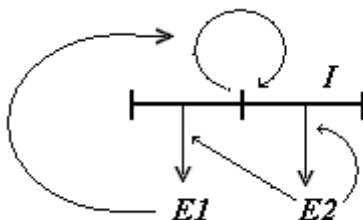


Рис. 2.5. Схема организации мини-сайзера (по Редько, 1999):
I – полинуклеотидная матрица, E1 – фермент репликации,
E2 – фермент трансляции

Свою теорию В.А. Ратнер (1966, 1975) создавал, опираясь прежде всего на экспериментальные данные о наличии в геноме иерархии линейно упорядоченных генетических единиц. Последние выделяются в соответствии с генетическими процессами, в которых они участвуют как целое. Таковыми единицами являются: 1) *кодон* – тройка нуклеотидов ДНК, определяющая на м-РНК включение отдельной аминокислоты в биосинтезе белка; 2) *цистрон* – линейно упорядоченная группа кодонов, определяющая первичную структуру молекулы белка; 3) *оперон* – группа цистронов, обеспечивающих синтез м-РНК на ДНК; 4) *репликон* – последовательность оперонов, обеспечивающих редупликацию ДНК; 5) *сегрегон* – совокупность репликонов (группа сцепления), морфологически соответствующая хромосоме; 6) *генотип* – совокупность всех генетических единиц клетки. В.А. Ратнер (1975) также полагал, что: 1) каждый фермент с энергетической и иных физических точек зрения является лимитирующим звеном в определенной биохимической реакции, т.е. может рассматриваться в качестве элементарного метаболиче-

ского регулятора; 2) функциональные свойства белков и нуклеиновых кислот строго зависят от их первичной структуры, которая у полипептидов и полинуклеотидов определенных фракций имеет взаимно количественное кодовое соответствие; 3) разнообразие первичных структур рассматриваемых полимеров сводится к разнообразию их длин, состава и порядка мономеров; 4) существует координация функционирования генов во времени и пространстве на основе прямых и обратных связей между подсистемами генетических систем организма; 5) существует многоярусное размножение материальных носителей генетических свойств.

В.А. Ратнер (1966) выделил несколько иерархически соподчиненных МГСУ. На *молекулярном* уровне в МГСУ входят молекулы ДНК, РНК и некоторых белков (аминоацил-РНК-синтетаз, ДНК- и РНК-полимераз и т.д., выполняющие основные генетические процессы), а также синтезируемые белки различных типов и вспомогательные агрегаты типа рибосом и т.п. При этом метаболиты (эписемантиды), вступающие во взаимодействие с белками, рассматриваются не в качестве элементов МГСУ, а как внешние сигналы. МГСУ *клеточного уровня* включает агрегаты молекулярных генетических элементов: хромосомы, эписомы, центриоли, пластиды и им подобные образования, либо обеспечивающих передачу наследственных свойств, либо участвующих в этом процессе. МГСУ *организма* – это совокупность клеточных МГСУ и обеспечивающих их взаимодействие агентов-биополимеров (например, гормонов, плазматических белков и т.д.). МГСУ *популяции* – совокупность МГСУ ее особей (индивидуумов) и структур, осуществляющих их дистанционное генетическое взаимодействие: гамет, некоторых экзогормонов, фрагментов нуклеиновых кислот, переносимых вирусами, и т.д. МГСУ непрерывно взаимодействуют с негенетическими компонентами клетки и организма (участвующими, например, в управлении ферментативным катализом, транспортом веществ и т.д.), а также с инородными МГСУ (при инфицировании вирусами и микроорганизмами, при паразитических и симбиотических взаимодействиях) (Ратнер, 1966).

Расчленяя генетические системы до самых низших структурных и информационных звеньев, играющих генетическую роль, В.А. Ратнер (1975) выделял: 1) *элементарные генетические структуры* – мономеры полинуклеотидов и полипептидов, как свободные, так и входящие в нерегулярные полимеры; 2) *элементарные генетические события* – операции над отдельными элементарными генетическими структурами: присоединение к полимеру, освобождение, изменение, замену, вставку,

обмен и т.д. При этом В.А. Ратнер полагал, что любые процессы, происходящие с нерегулярными полимерами, можно свести к элементарным генетическим событиям.

В.А. Ратнер (1975) рассматривал: а) места прикрепления азотистых оснований в полинуклеотидных цепях как *ячейки памяти*, способные находиться в четырех состояниях: *A, T(U), G, C*, обозначенных названиями азотистых оснований; б) места прикрепления боковых радикалов аминокислот в полипептидных цепях как ячейки памяти, способные находиться в 20 состояниях, обозначенных по названиям аминокислот. При этом упорядоченная совокупность ячеек обоих типов рассматривалась в качестве *памяти генетической системы*.

В.А. Ратнер (1975) разделял **материальные носители памяти (МНП)** на три класса в соответствии с физическими различиями их алфавитов: ДНК, РНК и полипептиды, в пределах которых для каждой генетической системы существуют множества состояний памяти – *сообщения*. При этом предполагается, что если между множествами сообщений существует некоторое взаимное соответствие (хотя бы и не однозначное в обе стороны), то в этом случае подразумевается, что некоторое сообщение одного множества содержит *пассивную ГИН* о соответствующих ему сообщениях другого множества. Когда существует взаимное соответствие между сообщениями и функциями биополимера, тогда каждое отдельное сообщение содержит *активную ГИН (информацию по смыслу)* о соответствующих ему функциях, а эти функции записаны в *генетической памяти*. В.А. Ратнер (1975) предложил рассматривать процессы матричного синтеза МНП в качестве *процессов перекодирования пассивной ГИН*. По его мнению, процессы, сопровождающиеся размножением МНП, соответствуют *усилению* генетической информации, альтернативные процессы деградации МНП – *ослаблению* информации, а в крайнем случае – *организованному стиранию* ГИН из памяти. В этом контексте мутационную изменчивость В.А. Ратнер (1975) рассматривает как *случайное* изменение или утрату ГИН из памяти. Активное противодействие этому оказывают репарационные процессы, в значительной степени защищающие ГИН от искажений и утрат.

По мнению В.А. Ратнера (1975), для разных фракций МНП характерны определенные *периоды* (время) *полураспада* (ПП). По этому свойству он подразделил генетическую память на *долговременную*, ПП которой составляет не менее времени клеточного цикла, и *оперативную*, ПП которой много меньше указанного цикла. Наряду с этим, В.А. Рат-

нер (1975) выделил также *наследственную память* как совокупность сообщений от материальных носителей долговременной генетической памяти (ДНК, редко – РНК вирусов и фагов) и *рабочую память* – совокупность остальных сообщений МНП, не способных к редупликации (сравнительно короткоживущих м-РНК оперонов, белков и некоторых долгоживущих носителей). К процессам *переработки ГИН* В.А. Ратнер (1975) отнес явления прямого или опосредованного взаимодействия нерегулярных полимеров при выполнении своих функций. Миграцию МНП в пространстве (перемещение м-РНК, фрагментов ДНК, гамет и т.п.) и сегрегацию он назвал процессами *передачи информации*, а сообщения МНП, в той или иной степени изменяющие функции МГСУ, – *кодирующими сообщениями* (т.е. несущими ГИН, имеющую смысл, или активную информацию). Здесь следует отметить, что наряду с наследственной в клетке передается и *оперативно регулирующая и управляющая (гормональная) информация*, при этом общим принципом передачи и той и другой информации является обязательность ее преобразования (трандукции) на каждом из этапов передачи (Кулинский, 1997). Например, трандукция наследственной информации происходит на следующих этапах: транскрипция – процессинг про-мРНК – трансляция – посттрансляционная модификация белка.

В.А. Ратнер (2002) указывал, что при кибернетическом описании МГСУ ее структурные, физико-химические свойства отступают на второй план и в этом случае мономеры можно считать *символами базового алфавита*, биополимеры и их фрагменты (гены, РНК, белки) – *генетическими текстами*, правила и закономерности записи ГИН в генетических текстах – *генетическим языком*, геном – *архивом ГИН*. В.А. Ратнер (1975) назвал 1) *воспроизведением (копированием)* системы совокупность процессов повторного формирования всех ее элементов и отношений между ними (с помощью внутри- или внесистемных устройств либо без них, спонтанно) с последующим разделением копии и оригинала в пространстве, 2) *самовоспроизведением (самокопированием)* системы – совокупность ее внутренних процессов (спонтанных или выполняемых внутренними устройствами), воспроизводящих систему как целое и разделяющих копию и оригинал в пространстве. Исходя из этого, *элементарными самовоспроизводящимися биологическими системами* (состоящими из несамовоспроизводящихся элементов – моно- и полимеров) являются МГСУ клеток, поскольку клеточные мономеры воспроизводятся только с участием внутрисистемных или внешних устройств, полимеры – с участием внутрисистемных устройств, но и

моно- и полимеры (за исключением полинуклеотидов) воспроизводятся без собственного их матричного участия (Ратнер, 1975) и при обязательном взаимодействии с биомолекулами других классов. По мнению В.А. Ратнера (1975), МГСУ – это простейшие системы, сочетающие практически неограниченные возможности структурного разнообразия и разнообразия функций со способностью к самовоспроизведению, т.к. полимеры обладают только неограниченным структурным и функциональным разнообразием, а у мономеров отсутствует и то, и другое.

Организация МГСУ. Эти образования являются сложными системами: МГСУ клеток содержат 500–100 000 генов, примерно такое же количество белков, управляют тысячами метаболических процессов, дифференцировкой и развитием организма, его иммунитетом и другими процессами; поэтому клетки, организмы и их МГСУ имеют *иерархическое блочно-модульное строение*, возникшее эволюционно (Ратнер, 2002). Каждый блок (модуль) МГСУ представляет собой автономную подсистему с определенной совокупностью функций. Иерархичность МГСУ состоит в том, что блоки (модули) более высоких ярусов являются комбинациями модулей предыдущих ярусов и элементов, связывающих данные модули; при этом выделяемые ярусы, модули и подсистемы функционируют на основе информационных взаимодействий составляющих их элементов и между собой (Ратнер, 2002). По мнению В.А. Ратнера (2002), МГСУ может быть подразделена на *центральную* и *периферическую подсистемы МГСУ*. Центральная подсистема МГСУ (ЦПС-МГСУ) является блоком, который содержит гены всех фундаментальных (универсальных) генетических процессов, обслуживающих МГСУ в целом. Ядром ЦПС-МГСУ является *сайзер* – группа взаимодействующих между собой модулей репликации, транскрипции, трансляции и сегрегации, обеспечивающих самовоспроизведение МГСУ. Второй универсальный модуль ЦПС-МГСУ, ответственный за хранение, дублирование, коррекцию, помехоустойчивость, изменчивость генетической информации, В.А. Ратнер назвал *архивом генетической информации*. Он содержит частично перекрывающиеся универсальные блоки процессов репарации, общей рекомбинации, репликации, а также неуниверсальные блоки процессов транспозиции мобильных генетических элементов, обратной транскрипции, хромосомных перестроек, упаковки хроматина и некоторых других. К периферической подсистеме МГСУ (ППС-МГСУ) В.А. Ратнер отнес неуниверсальные модули МГСУ: модули контроля метаболизма и контроля онтогенеза

клетки, обеспечивающие жизнедеятельность, энергетику и материальную автономность клетки.

В.И. Федоров (2003) у Metazoa выделил *генетическую управляющую систему организма*, представленную его геномом, и *генетическую управляющую систему отдельной клетки* (ГУСК), обеспечивающую синтез белков, необходимых организму. ГУСК определена как совокупность клеточных структур (в том числе молекулярного уровня), участвующих в записи, хранении, передаче, преобразовании и реализации генетической информации на уровне клетки. По мнению В.И. Федорова (2003), во-первых, ГУСК включает два типа элементов: нуклеиновые (хранящие генетическую информацию) и белковые (обслуживающие нуклеиновые). Во-вторых, связь нуклеиновых элементов с другими управляющими системами и объектами управления организма происходит только с помощью белковых элементов. Поэтому для функционирования ГУСК необходимо перекодирование входной информации с помощью входных белковых элементов для последующего восприятия указанной информации нуклеиновыми элементами. Можно полагать, что этим защищается память ГУСК от непосредственного воздействия на нее входных сигналов.

В.И. Федоров (2003) в ГУСК выделил элементарную управляющую единицу – *элементарную генную единицу (ЭГЕ)*. В состав ЭГЕ входит, во-первых, участок ДНК, который соответствует одному гену, кодирует первичную структуру отдельного полипептида и содержит часть регуляторов этого гена; во-вторых, комплекс регуляторов данного гена, находящихся за его пределами; в-третьих, совокупность м-, т-, рРНК, обеспечивающих реализацию генетической информации; в-четвертых, молекулы специфических белков, участвующих в управлении биосинтезом белка. Таким образом, ЭГЕ может быть подразделена на структурную и регуляторную подсистемы: структурная подсистема содержит информацию о структуре синтезируемого полипептида, а регуляторная обеспечивает необходимую степень активности структурной подсистемы (Федоров, 2003). Общая схема структурно-функциональной организации ЭГЕ представлена на рисунке 2.6.

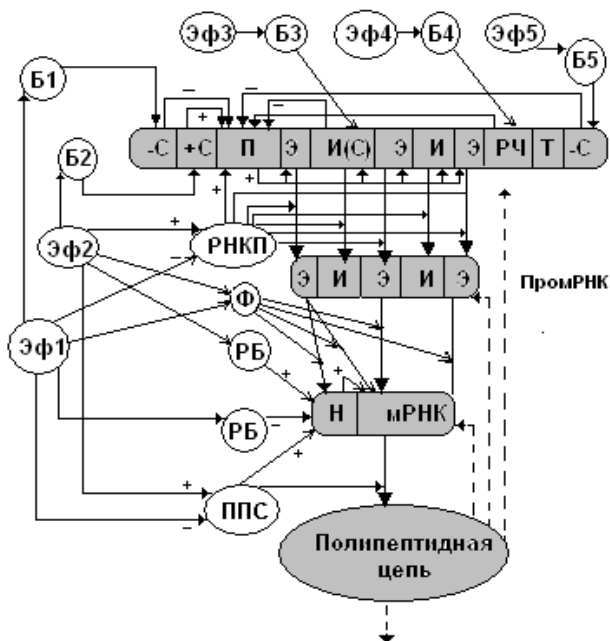


Рис. 2.6. Схема организации элементарной генной единицы (ЭГЕ) (по Федорову, 2003 с дополнениями, обозначенными пунктирными линиями):

Б1–Б5 – белки-агенты внутреннего управления; И – интрон;

И(С) – сайт в интроне; Н – начало считывания мРНК;

ППС – полипептид-синтаза; П – промотор; ПромРНК – проматричная РНК;

РБ – регуляторный белок; РНКП – РНК-полимераза; РЧ – регуляторная часть;

+С – индуцирующий (усиливающий) сайт; -С – репрессирующий

(ослабляющий) сайт; Т – терминатор; Ф – фермент, регулирующий сплайсинг;

Э – экзон (совокупность кодонов); Эф1–Эф5 – эффекторы

В последнее время некоторые биологи уделяют большое внимание гипотезе эпигенетического механизма наследственности (Гродницкий, 2002; Чураев, 2005), который должна изучать *эпигенетика* (хотя область задач этой науки и само понимание этого термина трактуются по-разному). В связи с этим, в противовес каноническим представлениям о гене, выдвинута гипотеза об *эпигене* – как особой наследственной единице, «в которой часть наследственной информации хранится, кодируется и передается потомству вне первичной структуры молекул ДНК

генома», или как системе генов, имеющей «не менее двух устойчивых режимов функционирования подчиненных ей генов» и способной «сохранять каждый из режимов в последовательном ряду генераций» (Чураев, 2005, с. 99, 107). Наряду с этим, введено абстрактное понятие «*ячейка функциональной наследственной памяти*», а сама функциональная наследственная память определена как «множество функционально эквивалентных молекулярных механизмов, обеспечивающих кодирование, хранение и передачу в ряду генераций функциональной информации» (Чураев, 2005, с. 107, 108). По мнению Р.Н. Чураева (2005, с. 115), «между управляющими сетями соматических клеток и клеток зародышевого пути существуют межклеточные каналы связи, по которым посредством молекулярных сигналов может передаваться информация», становящаяся в дальнейшем наследственной. Параллельно вводится понятие «*эпимутация*», призванное обозначить наследуемое изменение состояния гена без преобразования первичной последовательности ДНК.

Представляется, что указанные гипотезы, отличающиеся большой сложностью и абстрактностью, не опровергают высказанного кибернетического положения о существовании контура регулирования «гено-тип—фенотип» (см. часть 3, с. 88—90 и рис. 3.1—3.3, а также рис. 2.2Б, 2.6) и аналогичных элементарных контуров регулирования типа «ген—белок» и др. Кибернетические модели проще объясняют явления регулирования экспрессии (блокировки, модификации функций) генов продуктами метаболизма, а также возникновение эктогенетически обусловленных наследственных изменений.

Белки как биосистемы. Разнообразие белков чрезвычайно велико, по форме белковой молекулы различают фибриллярные и глобулярные белки, по составу – простые белки (протеины, состоящие только из аминокислот) и сложные (протеиды), в состав которых наряду с аминокислотами могут входить углеводы (гликопротеиды), липиды (липопротеиды), нуклеиновые кислоты (нуклеопротеиды), металлы (металлопротеиды); при этом выделяют несколько уровней организации белковой молекулы: 1) *первичную структуру* (порядок аминокислотных остатков в полипептидной цепи); 2) *вторичную структуру* (порядок укладки полипептидной цепи в α -спиральные и β -спиральные образования); 3) *третичную структуру* (трехмерная пространственная упаковка полипептидной цепи); 4) *четвертичную структуру* (ассоциация нескольких отдельных полипептидных цепей в единой структуре) (Биологический..., 1986).

Давно известно, что, во-первых, пространственная структура глобулярных белков определяет, например, их биохимические функции, поскольку для взаимодействия белка с лигандом, фермента с субстратом необходима соответствующая пространственная ориентация функциональных групп белковой молекулы в области ее активного центра. Во-вторых, информация о пространственной структуре (конформационном состоянии) молекул глобулярных белков закодирована в их аминокислотной последовательности (Колчанов, 1976). При этом было рассчитано, что в крупных белковых молекулах (например, из 100 аминокислот) количество конформационных состояний аминокислотных остатков равно 10^{100} степеней и среднее время полного перебора этих состояний составляет примерно 10^{85} степеней секунд. Поэтому считается, что самоорганизация сложной белковой молекулы не может осуществляться путем перебора всех возможных конформационных состояний, длительного выбора энергетически наиболее выгодного из них. Как следствие, возникли представления о том, что самоорганизация глобулярных белков является строго детерминированным процессом, который инициируется особым участком (ядром) полипептидной цепочки, задающим порядок самосборки белковой глобулы (Колчанов, 1976). Видимо, вследствие способности к самоорганизации, вообще к активности по отношению к молекулам других веществ нуклеиновые кислоты и белки и послужили основой для формирования управляющих систем биологических объектов.

Среди белков выделяется группа многочисленных и разнообразных ферментов. Их можно считать биосистемами, с одной стороны, оказывающими управляющее воздействие на другие биомолекулы и биосистемы (рис. 2.8), а, с другой стороны, их функции регулируются либо другими ферментами, либо простыми внешними факторами (например, ионами металлов, присутствующими в цитозоле). Благодаря такой двоякой регуляции управляется (координируется) работа всего ферментного пула и всей клетки как элементарной биосистемы надмолекулярного уровня. Таким образом, ферменты являются посредниками реализации генетической информации и всех процессов обмена веществ и энергии в биосистемах клеточного и надклеточного уровней (Биологический..., 1986).

Как известно, ферменты представлены простыми или сложными белками. В последнем случае наряду с белковым компонентом (*апоферментом*) энзим содержит и небелковую часть – *кофермент*. Свойства фермента обусловлены наличием в структуре его молекулы актив-

ного, *каталитического (изостерического) центра*, обеспечивающего присоединение сугубо специфического субстрата. Этим достигается высокая избирательность (специфичность) действия фермента. У некоторых энзимов, наряду с каталитическими (изостерическими) центрами, есть и *аллостерические* (т.е. расположенные в других местах молекулы), или *рецепторные (регуляторные) центры* (Биологический..., 1986; Полевой, 1997; Гусев, 2000) (рис. 2.7).

В этом случае такой аллостерический фермент обычно состоит из *каталитической и регуляторной субъединиц*. В последней аллостерические центры служат для связывания эффекторов (регуляторов), которыми могут служить некоторые метаболиты, гормоны или молекулы субстрата. Эффекторы либо инициируют, либо тормозят активность каталитического центра, обуславливая конформацию всей структуры фермента.

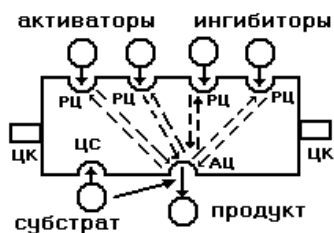


Рис. 2.7. Схема структурно-функциональной организации фермента (по Федорову, 2003): ЦК – центр комплементарности, РЦ – регуляторные центры, ЦС – центр стабилизации, АЦ – активный центр. Пунктирными стрелками показано взаимодействие РЦ и АЦ

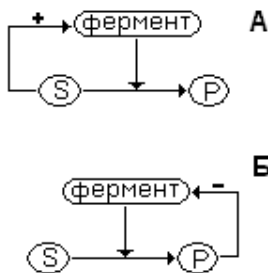


Рис. 2.8. Схема активации (А) и угнетения (Б) активности фермента субстратом (S) и продуктом (P) биосинтеза (по Федорову, 2003)

Кроме такой аллостерической регуляции функций ферментов известны и другие способы изменения их активности: ликвидация некоторых ковалентных связей в молекуле энзима протеазами, компартиментация (локализация) ферментов в лизосомах, а также связывание со специальными белками-ингибиторами или полное разрушение протеазами (Полевой, 1997).

Нередко функционально взаимосвязанные ферменты образуют более сложные биосистемы – *полиферментные комплексы*, многие из которых (так же как и отдельные ферменты) структурно связаны с мембранами клетки или ее органоидов (митохондрий, лизосом, пластид и др.) (Биологический..., 1986). Проиллюстрировать управляющее воздействие энзимов на другие биосистемы макромолекулярного уровня можно на примере большой группы ферментов-протеинкиназ, катализирующих перенос последнего остатка фосфата с АТФ на различные группы в других белках, т.е. осуществляющих их фосфорилирование (Гусев, 2000). Этот процесс является настоящим актом управления: в данном случае очень малое по энергетическим и материальным затратам информационное воздействие в форме переноса всего лишь одного остатка фосфата ($-PO_3H_2$) на макромолекулу белка-мишени (в десятки тысяч раз большего по молекулярной массе) обычно сопровождается значительными структурными перестройками молекулы этого белка, сильно изменяющими его активность (последняя восстанавливается фосфатазами – ферментами-антагонистами, оказывающими регулирующее воздействие на сами протеинкиназы).

Разделение функций между полинуклеотидами и полипептидами. Учитывая накопленные данные о биохимических и генетических процессах в клетке, В.А. Ратнер (1975, с. 22–23) сформулировал постулат, характеризующий полипептидные элементы МГСУ: *«потенциально среди возможных полипептидов или их агрегатов существуют фракции, специфически катализирующие любой (или почти любой) биохимический процесс и специфичные к любому (или почти любому) метаболиту, участку нерегулярного полимера или другому молекулярно-биологическому объекту».*

Такая неограниченность функциональных характеристик белков обусловлена огромным разнообразием вариантов состава и перестановок аминокислотных остатков в третичной и четвертичной структурах полипептидов. При этом специфические и иные свойства белков, как правило, являются результатом кооперативного эффекта, возникающего на уровнях указанных структур. Но именно поэтому маловероятна воз-

возможность матричных функций полипептидов в процессах синтеза нерегулярных полимеров (Ратнер, 1975). Напротив, цепи нерегулярных полинуклеотидов на уровне первичных структур обладают комплементарностью, дающей им матричные функции в синтезе полинуклеотидов и косвенно – в синтезе полипептидов. При этом свойства нуклеотидов не ограничивают возможности дополнительных функций полинуклеотидов (в некоторых случаях – опознавание полипептидов или, наоборот, опознавание самих полинуклеотидов ферментами и вспомогательными белками), обусловленных не только их первичной, но и вторичной и третичной структурами. Таким образом, 1) полипептиды способны выполнять любые каталитические операции над метаболитами, полинуклеотидами, полипептидами, опознавать любые из этих объектов, но не обладают матричными функциями; 2) полинуклеотиды осуществляют матричные функции и специфическое опознавание других биомолекул, но, как правило (за исключением РНКзимов), не обладают каталитической активностью (Ратнер, 1975; Дымшиц, 2000). Данная система отношений между полинуклеотидами (НК), белками (Б) и другими метаболитами (М) может быть отражена схемой (рис. 2.9).

Возникновение и эволюция биополимеров и их систем. Существуют разные представления об этом. Например, согласно классической концепции А.И. Опарина (1968), биополимеры возникали вследствие полимеризации органических мономеров, а затем интегрировались в коацерватные капли. В последних биополимеры (полипептиды, полинуклеотиды и др.) эволюционировали, подвергаясь естественному отбору, формировали комплексы, позволявшие осуществлять коацерватам усложняющийся обмен веществ с окружающим «первичным бульоном». Так постепенно возникала клеточная организация жизни.

Некоторые исследователи полагают, что концепция А.И. Опарина не объясняет ключевых моментов происхождения важнейших биополимеров и клеточных органелл. В частности, предполагается, что аминокислоты и основания, вошедшие в состав нуклеиновых кислот и белков, на ранних этапах органической эволюции существовали в виде жидкокристаллических агрегатов. С этого момента, а не с образования полимеров предлагается исчислять стадии биологической эволюции (Суходолец, 1985). Считается, что в этом случае легче представить спонтанные рекомбинационные явления при взаимодействии таких кристаллических агрегатов и оснований, а не полимеров типа нуклеиновых кислот, по-

сколькx рекомбинации последних обеспечиваются специальными ферментами.

По мнению В.А. Ратнера (2002), непосредственно в процессе возникновения и расширения ранней Вселенной сложные формы материи, очевидно, были невозможны и относительно простые объекты реального мира свойствами управления не обладали: для формирования систем управления нужны определенные особенности составляющих их компонентов и минимальная сложность организации. Поэтому, полагает В.А. Ратнер, системы управления могли возникнуть только в процессе эволюции природы. Как он считает, наиболее ранними системами управления явились молекулярно-генетические системы управления (МГСУ), составившие основу биологической организации. Базисными компонентами МГСУ явились кодирующие биополимеры – ДНК, РНК, белки, обладающие фундаментальным свойством: их функции определяются порядком входящих в них мономеров.

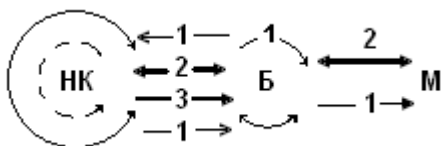


Рис. 2.9. Схема взаимоотношений между полинуклеотидами (НК), белками (Б) и другими метаболитами (М) в клетке:

1 – катализ, 2 – взаимная специфичность, 3 – матричная функция
(по Ратнеру, 1975)

При этом из весьма небольшого алфавита (4 типа нуклеотидов и 20 типов аминокислот) посредством комбинаторики линейных последовательностей мономеров создается фактически неограниченное разнообразие элементарных биосистем (текстов – по используемой В.А. Ратнером аналогии с лингвистическими объектами), кодирующих различные молекулярные функции.

По мнению В.А. Ратнера (2002), в физическом мире ранней Вселенной, по-видимому, такого класса молекул не было с самого начала. Он полагает, что они должны были сформироваться путем физико-химической комбинаторики. Как следует из рассуждений В.А. Ратнера, этому предшествовала диалектическая ситуация выбора эволюционного пути: с одной стороны, поле для поиска функциональных вариантов было фактически бесконечное, с другой стороны, такой путь случайного пе-

ребора последовательностей был бы бесконечно долгим и не мог привести, по выражению В.А. Ратнера, к появлению достаточной «элементной базы». Говоря иначе, путь случайного перебора последовательностей органических мономеров не мог быть направлением эволюции земной материи – «земного варианта» фундаментального вселенского явления: сгущения и рассеяния материи, отражающего общий процесс взаимодействия Земли с материей космического пространства (Савинов, 2003). По мнению В.А. Ратнера (2002), разрешение возникшего противоречия на стадии формирования биополимеров предполагало три фактора: 1) блочно-модульный перебор вариантов последовательностей мономеров из уже имеющихся функциональных фрагментов (тинкеринг), 2) отбор вариантов молекулярных систем с наивысшей вероятностью воспроизведения и 3) запоминание отобранных вариантов (наследование). Благодаря этим факторам добиологическая эволюция могла завершиться формированием молекулярных систем самовоспроизведения – сайзеров, образующих ядро МГСУ, при этом виртуальный мир кодирующих последовательностей макромолекул возникает совместно с данным ядром (Ратнер, 2002). Ключевым свойством МГСУ, по мнению В.А. Ратнера (2002), явилась их ароморфная способность к самовоспроизведению.

Таким образом, МГСУ стали наиболее ранними по происхождению системами управления в природе: их появление ознаменовало возникновение земной жизни (протоклеток) примерно 3,5–4 млрд лет назад (Ратнер, 2002). Принципиально важным является утверждение В.А. Ратнера (2002) о том, что появление МГСУ и их виртуального мира произошло **самопроизвольно**, без внешнего «архитектора и строителя».

В 70-х годах прошлого века М. Эйген (1973) также представил модель возникновения на Земле первичных молекулярно-генетических систем: *квазивидов* – небольших последовательностей нуклеотидов (малых цепочек РНК), способных к саморепликации. По предположению М. Эйгена, в совокупностях («популяциях») квазивидов (среди которых должны были быть и мутанты) естественный отбор сохранял полинуклеотидные цепочки, обладавшие наибольшей скоростью репликации. Развивая эту гипотезу, М. Эйген и П. Шустер (1982) полагали, что точность копирования первых РНК была невелика, что обуславливало малую длину их цепочек и, соответственно, небольшой объем сохраняемой генетической информации. По мнению указанных исследователей (Эйген, Шустер, 1982), в процессе эволюции первичных полинуклеоти-

дов могли возникнуть *гиперциклы* – своеобразные объединения цепочек РНК и полипептидов, выполнявших в этих системах каталитические функции (рис 2.10). Это должно было повысить точность копирования полинуклеотидов и существенно увеличить объем генетической информации в системе, а ее циклическая организация могла обеспечить структурную стабильность кооперации полинуклеотидов и полипептидов.

Математическое моделирование эволюции гиперциклов (Файстель и др., 1980; Редько, 1999) показало, что для эффективной конкуренции между собой различные гиперциклы должны были быть достаточно надежно обособлены, т.е. размещены в особых компартментах, в частности аналогичных коацерватам А.И. Опарина (1968). Это условие обеспечивает отбор гиперциклов с более эффективными полипептидами-катализаторами («ферментами»), позволяющими быстрее осуществлять самовоспроизведение гиперциклов. При этом коацерваты, содержащие гиперциклы, должны иметь внешнюю мембрану с избирательной проницаемостью, обеспечивающей проникновение в коацерват сравнительно небольших молекул (например, АТФ) и предотвращающей поступление в него макромолекул (полинуклеотидов и полипептидов). Несмотря на определенную кооперацию, матрицы и ферменты в гиперциклах значительно структурно-функционально разобщены, и это не могло способствовать дальнейшему совершенствованию гиперциклов как предбиологических систем. Поэтому, видимо, в процессе предбиологической эволюции должны были сформироваться молекулярно-генетические системы, организованные по типу сайзера. В.Г. Редько (1999) математически моделировал две эволюционные ситуации, предполагающие конкуренцию сайзеров 1) в гомогенной среде, без обособления в компартментах, и 2) внутри коацерватов. В первом случае моделирование показало эволюционный «застой» организации сайзеров, во втором случае наблюдался их прогресс. Обобщая данные по моделированию эволюции предбиологических систем, В.Г. Редько (1999) дал схему эволюции их этапов: квазивиды – гиперциклы – сайзеры – прото-клетки – простейшие организмы (прокариоты).

При этом МГСУ обусловила самовоспроизведение базиса молекулярно-генетической организации клеток, всех других типов систем управления и их виртуальных миров. Дальнейшая эволюция МГСУ и биологической организации обуславливалась блочно-модульным принципом и естественным отбором и приводила к формированию иерархической организации разнообразных биосистем с все возрастающими и усложняющимися функциями, а вершиной этой иерархии стал мозг Metazoa – специализированная и быстродействующая система управле-

ния многоклеточной организацией, накопления опыта и анализа условий существования (Ратнер, 2002).

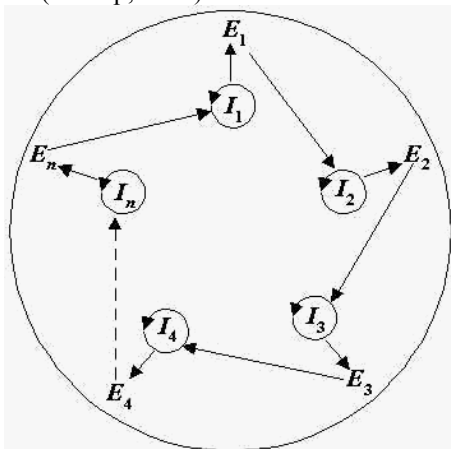


Рис. 2.10. Схема структурно-функциональной организации гиперцикла (по Эйгену, Шустеру, 1982): I_1-I_n – РНК-матрицы, E_1-E_n – ферменты репликации

Остановимся теперь на других биосистемах (подсистемах) клетки и попытаемся рассмотреть их с кибернетических позиций, т.е. не уделяя особого внимания вещественно-энергетическим аспектам клеточной жизнедеятельности, а выявляя особенности организации процессов управления на клеточном уровне, протекающих путем информационных взаимодействий между клеточными биосистемами (подсистемами).

4.2. Клеточные органеллы

Биомембраны. Эти органеллы мультифункциональны и являются одними из важнейших биосистем (подсистем) клетки (рис. 2.11). Все их функции (барьерная, транспортная, рецепторная, каталитическая, межклеточной коммуникации у многоклеточных, опорная для цитоскелета) прямо или косвенно обуславливают специфический обмен информацией между подсистемами (биосистемами) клетки и целыми клетками в многоклеточном организме (межклеточный обмен информацией). При

этом материальными носителями информации являются субстанции разного уровня сложности (от ионов до биополимеров).

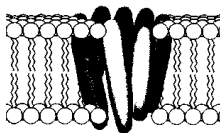


Рис. 2.11. Схема строения биомембраны со встроенной молекулой белка (бактериородопсина) (по Ануину и Хендерсону, 1984)

Биомембраны клетки рассматриваются биохимиками в качестве элементов *системы мембранной регуляции*, которая осуществляется несколькими способами: 1) изменениями в процессах мембранного транспорта, приводящими к изменениям проницаемости мембран; 2) связыванием и освобождением ферментов и регуляторных белков; 3) изменениями активности мембранных ферментов (Полевой, 1997). Эти механизмы осуществляются благодаря деятельности системы мембранных хемо-, фото- и механорецепторов, с помощью которых биосистема клетки воспринимает и оценивает информацию о качественных и количественных изменениях во внешней и внутренней средах и адекватно реагирует на них собственными структурно-функциональными изменениями. Информационные процессы восприятия, трансдукции (преобразования) и усиления внешнего сигнала биомембранами принципиально сходны у разных организмов (Полевой, 1997). Они начинаются с того, что биологически важный сигнал (ион, молекула) связывается с α -субъединицей соответствующего (специфического) мембранного белка-рецептора, β -субъединица которого при этом переводится в конформационно активное состояние (например, вследствие аутофосфорилирования). Это обуславливает возможность взаимодействия рецептора с мембранным G-белком, который обеспечивает активацию мембранных ферментов-эффекторов. Последние индуцируют возникновение большого количества цитоплазматических мессенджеров (посредников), в качестве которых могут выступать, например, ионы кальция или молекулы некоторых веществ. Появление многочисленных мессенджеров многократно усиливает проводимый сигнал и обуславливает активацию внутриклеточных протеинкиназ, которые, в свою очередь, фосфорилируют определенные цитоплазматические ферменты, активируя их, что приводит к адекватному метаболическому ответу биосистемы клетки на исходный сигнал. Наряду с мембранными белками в трансдукции исходного сигнала участвуют и мембранные

липиды, претерпевающие фосфорилирование, дефосфорилирование, метилирование и т.п. (Полевой, 1997). При перегрузке биомембраны внешними сигналами, по-видимому, происходит блокирование механизма их рецепции по принципу отрицательной обратной связи.

Эволюция живой материи в огромной степени основывается на исторических преобразованиях биомембран и ярко в них отражается. В ходе эволюции не только происходили ароматные изменения биомембран (принципиально совершенствовались структурно-функциональные параметры), но и шли их идиоадаптивные изменения, которые особенно заметны у разных типов клеток многоклеточных организмов. Например, возникли многочисленные структурно-функциональные модификации биомембран у клеток (нейронов, эритроцитов, гепатоцитов и др.) систем органов Metazoa, проявляющиеся, в частности, в неодинаковых соотношениях различных классов и видов мембранных биомолекул (фосфолипидов, гликолипидов, холестерина) (Геннис, 1997; Кольман, Рем, 2000). Различные формы биомембран компартиментализуют органеллы клетки (ядро, митохондрии, пластиды, лизосомы и др.) и тем самым непосредственно участвуют в регуляции взаимодействий этих подсистем.

Ядро – особая биосистема (подсистема) клетки, в которой сосредоточены почти все ее главные генетические управляющие компоненты (ДНК) – носители наследственной информации (программы), на основе которой осуществляется управление большинством процессов индивидуального развития клетки. Регуляторные (информационные) воздействия ядра на цитоплазму и ее органеллы (прямая связь) обусловлены биосинтезом в ядре большинства клеточных РНК (многих р-, м-, т-РНК) и НАД+ (кофермента некоторых дегидрогеназ, участвующего в начальных этапах биологического окисления жиров, белков и углеводов) (Кольман, Рем, 2000) (рис. 2.12).

Обратные информационные воздействия цитоплазмы и органелл на ядро (обратная связь) основаны на процессах: а) транспорта в ядро из цитоплазмы нуклеотидных блоков для репликации и транскрипции, а также импорт из цитозоля других ядерных белков (гистонов, негистоновых, рибосомных белков и полимераз кроме факторов транскрипции и гормональных рецепторов) (Кольман, Рем, 2000); б) трансдукции (преобразовании) внеядерных (внеклеточных) сигналов во внутриядерные в специальных *сигнал-трансдукторных (сигнальных) системах*. При этом, судя по имеющимся данным (Кулинский, 1997; Тарчевский, 2000), возможны варианты 1) относительно упрощенной и 2) усложненной трансдукции сигнала. В первом случае носители сигнала (некоторые

моны и др.) образуют комплексы с рецепторами плазматической мембраны, что активирует ее ферменты-эффекторы, которые, в свою очередь, индуцируют появление мессенджеров. Последние активируют особые цитоплазматические протеинкиназы, управляющие фосфорилированием-дефосфорилированием определенных белковых факторов регуляции транскрипции соответствующих генов ядерной ДНК. В частности, у растений такие процессы осуществляют несколько разных сигнальных систем, взаимодействующих между собой и объединенных в скоординированную *сигнальную сеть* (Гарчевский, 2000).

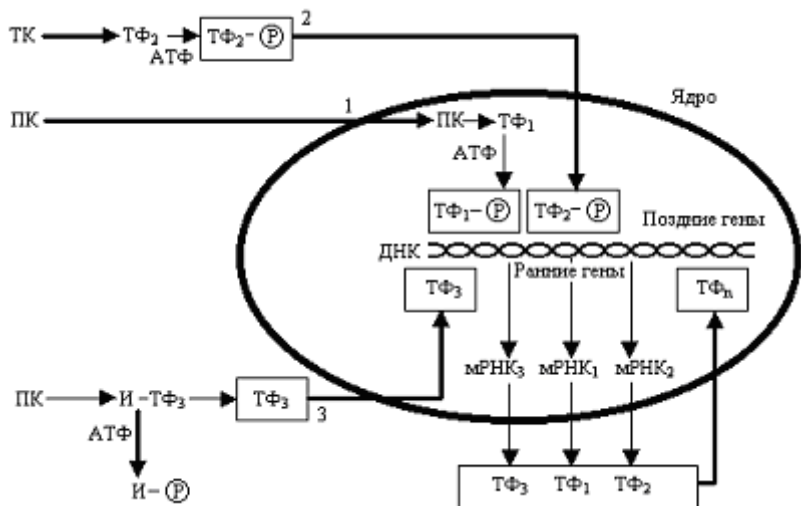


Рис. 2.13. Схема основных путей передачи гормональных сигналов в ядро (по Кулинскому, 1997): ТФ – транскрипционный фактор, Р – остаток фосфата, И – ингибитор

У животных многие гормоны и другие внеклеточные факторы (например, отдельные витамины, вещества сыворотки крови) оказывают регулирующее воздействие на процессы матричного синтеза, деление и дифференцировку клеток и другие процессы, определяемые клеточным ядром. При этом небольшая группа гормонов (стероиды, иодтиронины) проникает непосредственно в ядро, большая же часть гормонов воздействует на функционирование ядра опосредованно, путем трансдукции

гормонального сигнала сначала во внутриклеточный, а потом и во внутриядерный (Кулинский, 1997).

Рибосомы – это биосистемы, которые осуществляют синтез белка в про- и эукариотических клетках. Рибосома состоит из двух неравных субъединиц (подсистем) – малой (МС) и большой (БС) (рис. 2.14). Рибосомы митохондрий и хлоропластов имеют константу седиментации 55–70S, прокариотических клеток – 70S, эукариотических – 80S, т.е. рибосомы последних – самые крупные и обладают большей массой. Соответственно, разные константы седиментации имеют МС и БС рибосом про- и эукариотических клеток и органоидов последних. Рибосома сложно организована. Например, в состав рибосомы прокариот входят 52 различных белка и 3 разные РНК, но информация о структуре этих белков и РНК закодирована в ДНК прокариотической клетки (Номура, 1984). При этом биосинтез рибосом в клетке осуществляется по принципу обратной связи (рис. 2.15).

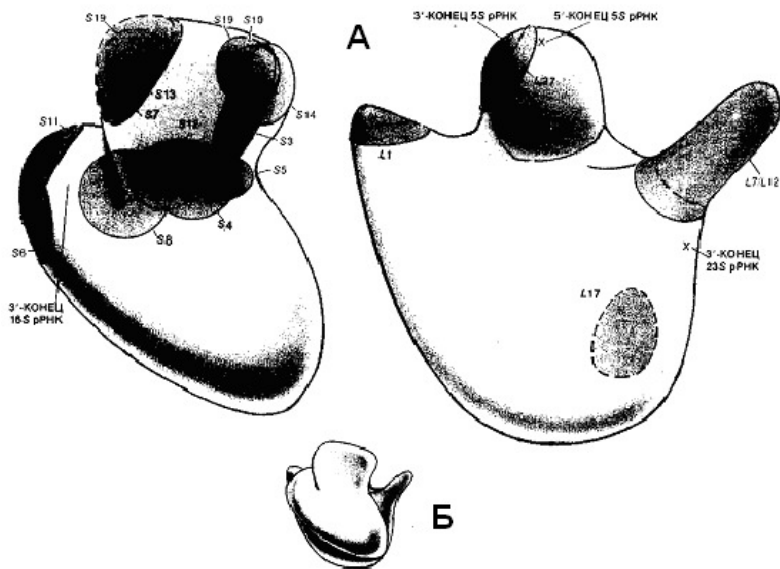


Рис. 2.14. Схемы строения субъединиц (А) рибосомы прокариот и рибосомы (Б) в целом (по Номура, 1984)

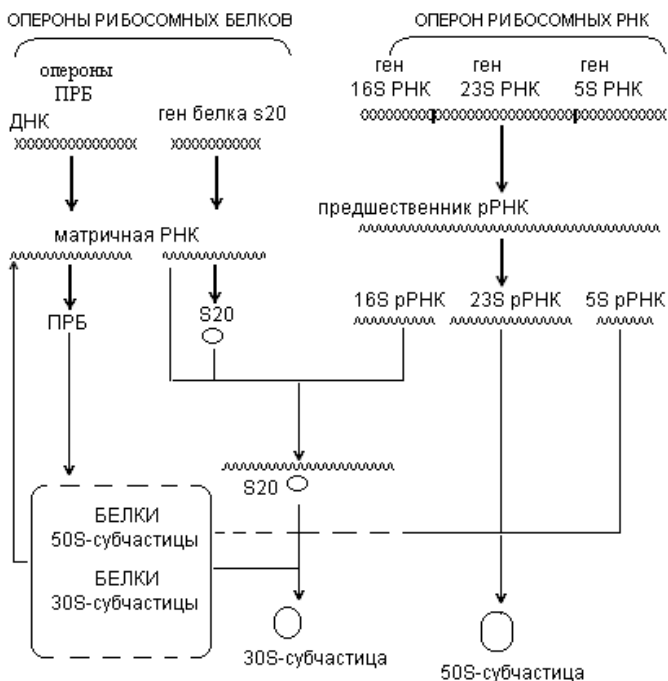


Рис. 2.15. Система обратной регуляции синтеза рибосомных белков (по Номура, 1984). PRB – прочие рибосомные белки

Митохондрии являются полуавтономными биосистемами (элементами) эукариотных клеток и играют важную роль в их метаболизме (осуществляют процессы запасания энергии в виде АТФ, инициируют явление апоптоза (PCD) – генетически программированную смерть клетки и др.) (рис. 2.16). В современной биологии все большее распространение получает гипотеза, согласно которой митохондрии произошли от группы прокариот, вступивших в симбиоз с эукариотической клеткой (Маргелис, 1983; Кузнецов, Лебкова, 2002). Деятельность митохондрий управляется ядром. Однако митохондрии имеют собственный геном (митохондриальную ДНК – мтДНК) и образуют в клетке своеобразную подсистему (сеть), в которой отдельные митохондрии

(элементы сети) претерпевают непрерывные деления и слияния. МтДНК, являясь главным управляющим компонентом митохондрии, однако находясь под контролем ядерной ДНК (ядНК), эволюционирует в 5–10 раз быстрее последней, но почти на два порядка медленнее, чем некоторые гены тРНК и белки (Корниенко и др., 2004).

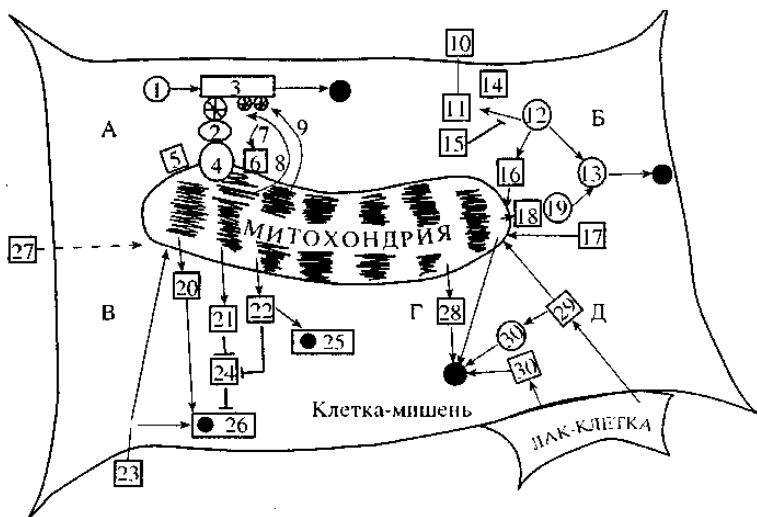


Рис. 2.16. Схемы основных путей PCD, регулируемой митохондриями (по Попову и Корочкину, 2004). А: 1 – сигнал каспаз FLICE или RAIDD; 2 – белок CED-4; 3 – семейство каспаз CED-3 и большого домена; 4 – белки CED-9, BCL-2 и BCL-X; 5 – белок BAX; 6 – белок BAD; 7 – киназа RAF-i; 8 – цитохром С (СУТ С); 9 – фактор, индуцирующий смерть клеток (AIF). Б: 10 – рецептор смерти FAS; 11 – адаптерный белок FADD; 12 – каспаза-8; 13 – каспазы-3, -6, -7; 14 – сигнальный комплекс, индуцирующий смерть (DISC); 15 – CASPER/c-FLIP; 16 – белки BID и tBID; 17 – белки «только BH3» (BID и BIM); 18 – адаптерный белок APAF-1; 19 – каспаза-9. В: 20 – цитохром С; 21 – белок SMAC / DIABLO; 22 – белок OMI; 23 – рецептор смерти; 24 – белки IAPs; 25 – каспаза-независимый путь смерти клеток; 26 – каспаза-зависимый путь смерти клеток; 27 – стрессовый сигнал. Г – фактор, индуцирующий смерть клеток (AIF). Д: 29 – секреция цитотоксических белков в ЛАК-клетках; 30 – каспаза-1; 31 – FasL-рецептор смерти.

Обозначения: ⊕ – возможные сайты активации каспаз

(домены большие и малые), ○ – каспазы, □ – другие белки, ● – смерть клеток

Несмотря на контроль со стороны яДНК, митохондрии инициируют апоптоз. В частности, считается, что митохондрии высвобождают апоптотические факторы (белки), активирующие ферменты-каспазы, которые осуществляют протеолиз ключевых клеточных субстратов и тем самым умерщвляют клетку (Попов, Корочкин, 2004).

Хлоропласты являются полуавтономными фотосинтетическими биосистемами (элементами) растительных клеток, обладают собственным управляющим компонентом – хлоропластной ДНК (х-ДНК) и аппаратом реализации генетической информации путем синтеза хлоропластной РНК (х-РНК) и белка. При этом управление ростом, делением, развитием тилакоидной системы и формированием ферментных комплексов темновых реакций фотосинтеза осуществляют геномы ядра и хлоропласта (Кулаева, 1997) (рис. 2.17).

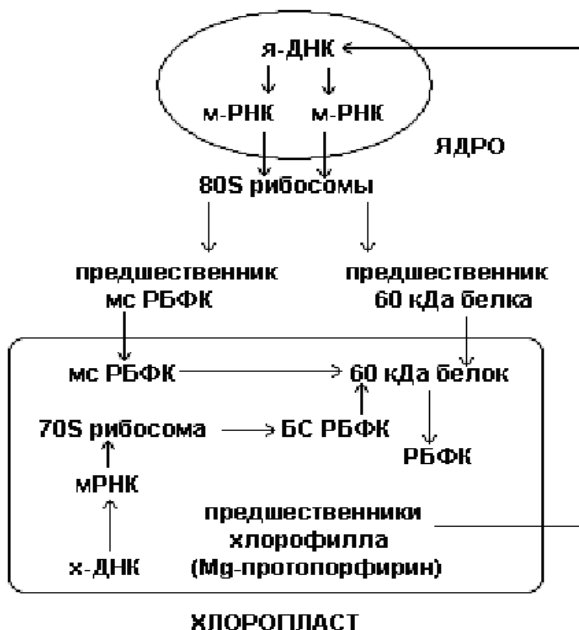


Рис. 2.17. Схема взаимодействий ядра и хлоропласта (составлено по Кулаевой, 1997; Suprin et al., 2002): РБФК – рибулезобифосфаткарбоксилаза, БС – большая субъединица РБФК, МС – малая субъединица РБФК, 60 кДа белок – шаперон; остальные обозначения см. в тексте

Вследствие этого, с одной стороны, часть структурных белков и ферментов хлоропласта кодируется и синтезируется в нем самом, а часть кодируется в ядре, синтезируется в цитоплазме и поступает в хлоропласт. С другой стороны, обратная связь между хлоропластом и ядром выражается, в частности, в воздействии Mg-порфиринов на ядерные гены, кодирующие хлоропластные белки (Suprin et al., 2002). Прямые и обратные связи между ядром и хлоропластом отражены на схеме (рис. 2.17). В ядерных генах, кодирующих хлоропластные белки, содержится информация об их структуре и локализации в хлоропласте (Кулаева, 1997). Хлоропласты взаимодействуют с митохондриями и цитозолем через **пероксисомы**. Они являются первыми энергетическими органеллами примитивных эукариот, но у современных организмов стали выполнять функцию интеграторов метаболических процессов (Игамбердиев, 2000).

В общем виде информационные взаимодействия рассмотренных органелл клетки высшего растения представлены на рисунке 2.18.

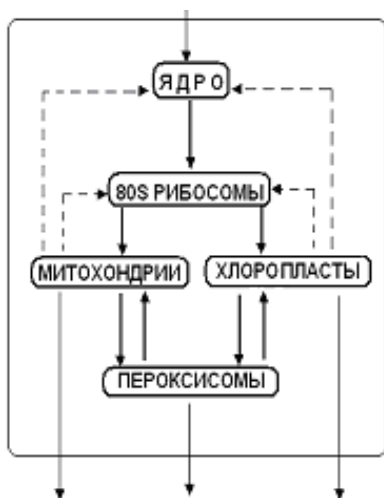


Рис. 2.18. Общая схема информационных взаимодействий органелл клетки высшего растения

4.3. Вирусы и внеклеточные биомолекулы

Вирусы – это особые, неклеточные биосистемы параорганизменного уровня, способные проникать в клетки про- и эукариот и размножаться только там. Биосистема вируса включает две подсистемы: 1) *наследственную (генетическую)*, состоящую из нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК), и 2) *ненаследственную (сопутствующую)*, в основном образующую оболочку (капсид) из структурных белков вокруг генетической подсистемы – у простых вирусов (рис. 2.19). У сложных вирусов сопутствующая подсистема наряду со структурными белками может включать липопротеиновую мембрану, углеводы и ферменты.



Рис. 2.19. Схема строения вируса-фага (по Уотсону, 1967)

Вирусы являются облигатными микросистемами биосферы и выполняют в ней важные и разноплановые функции: осуществляют горизонтальный перенос генетической информации между живыми организмами, принимают участие в регуляции их численности и, возможно, онтогенеза (Цилинский, 1988).

Происхождение вирусов неизвестно. Поскольку они не могут размножаться, следовательно, и существовать вне клеток про- и эукариот, можно предполагать что формирование вирусов и клеточных форм жизни происходило одновременно.

Наряду с вирусами к параорганизменным биосистемам можно отнести и внеклеточные биомолекулы, т.е. биогенные соединения, специфичные для живой природы (ферменты, гормоны, вторичные метаболиты растений и т.п., оказавшиеся вне организмов, их синтезировавших, как экзометаболиты или продукты распада клеток).

Глава 5. Суборганизменные биосистемы клеточного и надклеточного уровней

5.1. Клетки и ткани

Клетки многоклеточных организмов утратили не только функциональную, но и, как правило, структурную автономность и объединены в ткани. Опираясь на имеющиеся представления о тканях растительных и животных организмов, межклеточных взаимодействиях (Биологический..., 1986; Рейвн и др., 1990; Полевой, 1997, 2001), на сравнительно-анатомические данные (Беклемишев, 1964) и соответствующие кибернетические концепции (Коган, 1977; Федоров, 2003), отметим основные черты организации и функционирования тканей и их элементов (клеток) как особых биосистем.

Каждая ткань любого многоклеточного организма (растительного или животного) – это, как правило, система, образованная, во-первых, клетками, обычно сходными по строению, функциям и по происхождению; во-вторых, межклеточными структурами и веществами, являющимися продуктами жизнедеятельности указанных клеток. Взаимодействие между клетками ткани происходит благодаря особым межклеточным каналам связи, во-первых, с помощью различных метаболитов и регуляторов, проникающих в цитозоль по специальным каналам в клеточных мембранах. Во-вторых, в межклеточных взаимодействиях важную роль играют электрофизиологические процессы возникновения градиентов биоэлектроденциалов между разными участками ткани и генерации ее клетками распространяющихся потенциалов действия (Опритов и др., 1991; Полевой, 1997, 2001). Благодаря всем указанным структурно-функциональным особенностям ткань реагирует на внешние сигналы как единое целое и таким образом является целостной биосистемой в индивидуальном и историческом развитии (рис. 2.20). В частности, во всех клетках ткани создается единая внутренняя среда (например, единая концентрация одних и тех же регуляторов). У животных организмов выделяют не менее 4 основных типов тканей, соответствующих главным соматическим функциям, т.е. отмечают 1) эпителиальную, 2) соединительную, 3) мышечную и 4) нервную ткани. Следовательно, у многоклеточных животных можно выделить не менее 4 типов и множество подтипов биосистем тканевого уровня. Эти биосистемы постепенно дифференцировались в процессе зарождения и последующей эволюции Metazoa.

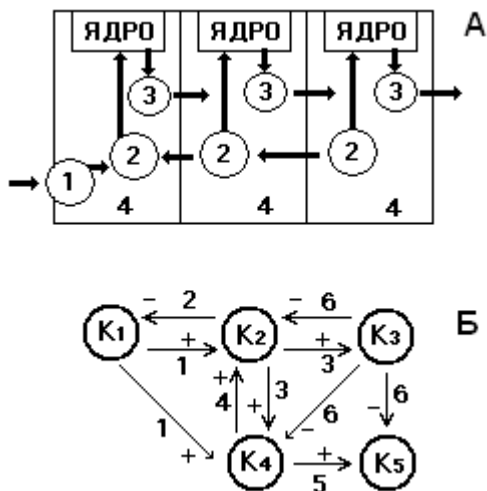


Рис. 2.20. Системная организация некоторых типов тканей.

А – общая схема регуляции в биосистеме тканевого уровня с объединенными клетками: 1 – рецептор, 2 – вторичный посредник (мессенджер), 3 – синтезируемый белок, 4 – цитозоль; Б – общая схема регуляции в крови как в ткани с циркулирующими разобщенными клетками: К1–К5 – клетки крови, взаимодействующие между собой посредством цитокинов (1–6) (по Федорову, 2003, с некоторыми изменениями)

Например, как указывал В.Н. Беклемишев (1964), характерные для живой цитоплазмы свойства раздражимости и проводимости достигли высшей степени развития в классе нервных клеток, слагающих ткань нервной системы. Она впервые появилась у кишечнopolостных (Беклемишев, 1964), и ее у этих организмов слагают 3 вида элементов: чувствительные, ассоциативные и двигательные клетки.

В отличие от нервных клеток высших животных, нейроны кишечнopolостных не поляризованы и у ряда групп этих организмов соединены между собой в единую диффузную сеть, охватывающую весь организм. Нервная ткань ряда кишечнopolостных (гидроидных полипов, гидр) демонстрирует начальный этап эволюции управляющих биосистем этого типа, поскольку она не дифференцирована на центральный и периферический отделы, в ней нет специализированных ассоциативных клеток и проводящих путей из отростков нейронов (Беклемишев, 1964).

Поэтому такая ткань (биосистема) равновероятно передает нервные импульсы (информацию) по всем направлениям. Однако уже у кишечнополостных, ведущих подвижный образ жизни (медузы, гребневики), а тем более у прогрессирующих подвижных животных (млекопитающих, насекомых и головоногих моллюсков) нервные клетки и формы нервной ткани демонстрируют высшую степень организации.

Элементарной управляющей единицей (т.е. управляющей системой, обеспечивающей управление одним элементарным актом) нервной ткани высших организмов является отдельная нервная клетка – нейрон (Федоров, 2003). Его входными элементами служат дендриты, а выходным – аксон. Каждый нейрон участвует в выполнении элементарного акта того или иного элементарного нервного процесса. Для реализации же целостного процесса в организме всякий раз создается специфический функциональный ансамбль нейронов – *нервная сеть* (Федоров, 2003). Нервные сети, ответственные за реализацию врожденных рефлексов, обладают жестко детерминированной структурой. Напротив, сети, формирующиеся для управления условными рефлексами, имеют лабильную структуру.

В нервной ткани происходит естественный отбор нейронов, синапсов и нейронных групп, создающих основу целенаправленного поведения организма (Соколов, Незлина, 2005). Отбор нейронов в онтогенезе сопровождается их конкуренцией за источники кислорода, глюкозы и других жизненно необходимых ресурсов. Конкуренция между нейронами начинается с конкуренции между синапсами, для формирования которых требуются факторы роста – нейтрофины. В свою очередь, синтез нейтрофинов обуславливается сигналами из внешней среды. Чем она разнообразнее, тем больше вероятность сохранения различных синапсов. Напротив, депривация (т.е. лишение организма определенного спектра внешних воздействий) приводит к редукции соответствующих синапсов. Поскольку филогенез есть цепь онтогенезов, то эволюционная роль указанного отбора элементов нервной ткани очевидна.

5.2. Органы и системы органов

Ткани разных типов формируют биосистемы более высокого уровня – *органы*. В органе взаимодействие между клетками разных тканей происходит благодаря тому, что клетки какой-либо одной ткани выделяют в межклеточное пространство регуляторы (аутоактиды) биосинтеза белков

и активности ферментов для клеток других тканей. Наряду с этим, в жизненно важных органах млекопитающих (сердце, печень, почки, легкие) имеется *внутриорганный управляющая система* (ВУС) (Федоров, 2003), регулирующая деятельность этих органов и оказывающая влияние на организм в целом. ВУС представляет собой совокупность *внутриорганных гомеостатических аппаратов* (ВГА), обеспечивающих автоматизм жизненно важного органа, т.е., во-первых, его нормальное функционирование в отсутствие нервной и эндокринной регуляции и, во-вторых, ускользание от тормозящих интенсивных сигналов нервной и эндокринной систем (в противном случае прекращение работы органа вызовет смерть организма).

Элементарной управляющей единицей каждого ВГА является *пейсмекер* (от англ. *pace* – шаг и *maker* – лидер) – совокупность клеток, обладающих регуляторными и эффекторными функциями (Федоров, 2003). Например, в сердце – это комплекс нервно-мышечных клеток, в печени – эпителиально-эндокринных, в почках – эндокринно-мышечных, в легких – нервно-эндокринных. Принципиальная организация пейсмекера соответствует схеме строения элементарной управляющей единицы (см. с. 131), он имеет несколько входов и один выход. Входными элементами пейсмекера являются рецепторы мембран его клеток, а выходным элементом – внутриклеточная структура, непосредственно обеспечивающая процесс секреции физиологически активного вещества, оказывающего регуляторное воздействие на функционирование рассматриваемого органа и косвенно – на другие системы организма, обеспечивающие работу данного органа.

ВГА включает несколько пейсмекеров, взаимодействующих с пейсмекерами других ВГА данного органа. Например, сердце человека обладает тремя взаимодействующими ВГА, представленными: 1) синусно-предсердным (синоатриальным) узлом, 2) предсердно-желудочковым (атриовентрикулярным) узлом и 3) пучком Гиса. Между этими ВГА сложились иерархические взаимоотношения, поскольку иерархически более высокий ВГА (синоатриальный узел – основной водитель ритма) генерирует потенциал возбуждения большей частоты. Данная иерархия делает возможной координацию сокращений предсердий и желудочков: предсердия сокращаются раньше желудочков и благодаря этому кровь перекачивается в них из предсердий. При нарушении деятельности синоатриального узла функцию водителя ритма начинает выполнять атриовентрикулярный узел, генерирующий импульсы в 2 раза чаще, чем пучок Гиса. Если блокируется атриовентрикулярный узел, то желудочки

продолжают сокращаться независимо от предсердий благодаря импульсам пучка Гиса. Вообще ВУС сердца позволяет ему функционировать некоторое время даже в условиях изоляции от других систем органов.

В почке человека также имеется три ВГА: ВГА₁–ВГА₃, объединенных в ВУС (рис. 2.21).

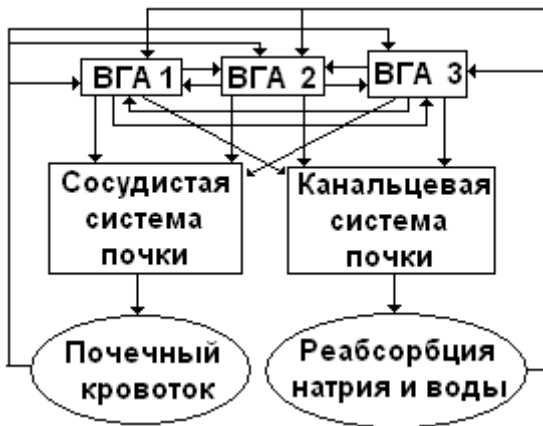


Рис. 2.21. Схема взаимодействия трех внутриорганных гомеостатических аппаратов (ВГА₁–ВГА₃) и исполнительных систем почки человека (по Федорову, 2003)

Последняя в каждом нефроне осуществляет координированную регуляцию величин нескольких взаимосвязанных параметров: 1) почечного кровотока, 2) клубочковой фильтрации, 3) канальцевой реабсорбции. Почки, являясь парными органами, входят в состав системы органов выделения. Соответственно этому, с помощью ВГА и ВУС координируются функции каждой почки в общей системе.

САМОУПРАВЛЯЕМЫЕ БИОСИСТЕМЫ ОРГАНИЗМЕННОГО УРОВНЯ

Каждая биосистема организменного уровня является самоуправляемой и самовоспроизводящейся, т.е. способна к самостоятельному развитию и размножению (самокопированию). К таким биосистемам организменного уровня будем относить прокариот, одноклеточных и многоклеточных эукариот. Их генотип и фенотип образуют контур регулирования, который может быть представлен схемами (рис. 3.1, 3.2):

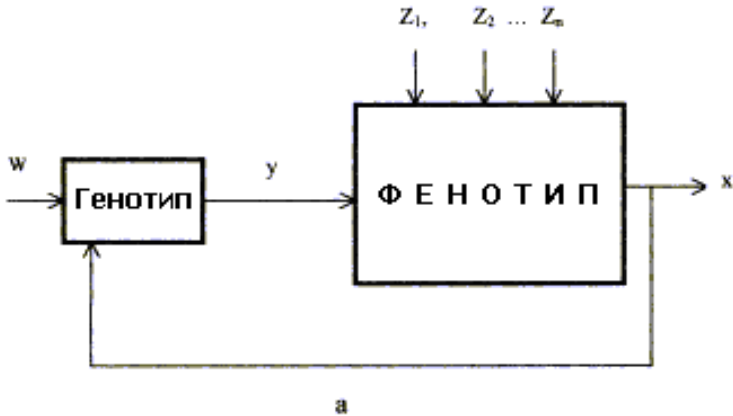


Рис. 3.1. Схема основного контура регулирования биосистемы организменного уровня (w — задающее воздействие внешней среды, y — регулирующее воздействие, a — обратная связь (информация о выходном сигнале « x »), Z_1, Z_2, \dots, Z_n — возмущающие воздействия («шум»))

В данном случае в качестве управляющей подсистемы выступает генотип, а исполнительной подсистемой является фенотип. В свою очередь, аналогичные контуры регулирования обуславливают взаимодействие управляющих и управляемых подсистем (элементов) и на других уровнях организма. Например, в клетках *Proto-* и *Metazoa* ядро (как сложная управляющая подсистема, включающая не только генетические

элементы) на основе прямых и обратных связей взаимодействует с управляемыми элементами цитозоля и находящимися в нем органеллами. Различные элементы нервной системы беспозвоночных и позвоночных животных являются управляющими по отношению к элементам всех других систем органов и образуют с последними соответствующие контуры регулирования. Таким образом, система любого про- и эукариотического организма может рассматриваться как интегрированная сеть контуров регулирования между элементами различного уровня.

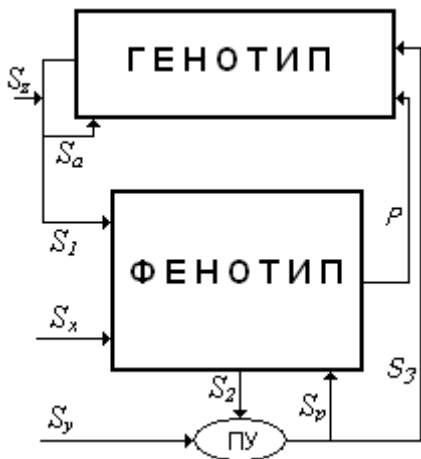


Рис. 3.2 . Усложненная схема контура регулирования организменного уровня (обозначения см. рис. 1.4)

Онтогенез организменной системы данного биологического вида происходит путем возникновения и разрешения противоречий между ее элементами на основе попеременно образующихся отрицательных и положительных обратных связей в соответствующих контурах регулирования (это справедливо и для системы «генотип–фенотип»). Историческая цепь онтогенезов систем данного биологического вида составляет процесс эволюции этого вида. Системные онто- и филогенетические процессы усложняет фактически облигатное явление симбиоза, т.е. включение в систему организма паразитов, мутуалистов и комменсалов про- и эукариотического уровней (рис. 3.3, см. также гл. 8). Эти сим-

бионты становятся дополнительными управляющими элементами и образуют в организме хозяина особые контуры регулирования с соответствующими его элементами (органеллами, клетками, тканями, органами и их системами) (см. гл. 8). Причем в организме хозяина может находиться несколько видов-симбионтов даже одной таксономической группы (Парухин, 1976; Лебединский, Голубева, 1990).

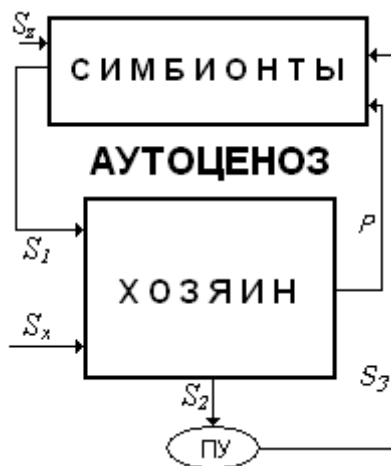


Рис. 3.3. Схема, отражающая симбиотическую концепцию организма как аутоценоза (обозначения см. рис. 1.5)

Представляется, что математическое описание (моделирование) процессов онтогенеза, исходя из этой кибернетической парадигмы (рис. 3.3), позволит объективнее решать теоретические и прикладные вопросы: например, устанавливать причины патологических изменений организма и на этой основе разрабатывать способы их профилактики (что важно для медицины, ветеринарии и защиты растений), реконструировать и прогнозировать филогенез данного биологического вида.

Глава 6. Самоуправляемые биосистемы клеточного уровня

Предбиологическая эволюция на Земле завершилась формированием элементарной самоуправляемой биосистемы – клетки. Цитологические, биохимические и биофизические данные свидетельствуют о том, что основными задачами саморегулирования клетки являются, во-первых, поддержание клеточных структур в состоянии, удаленном от термодинамического равновесия, и, во-вторых, регулярное осуществление функции размножения (Режабек, 1977). Исходно эти задачи решались автономными одноклеточными организмами, принципиальные особенности организации которых, по-видимому, сохраняются у прокариот уровня бактерий. В ходе дальнейшей эволюции клеточной организации, при появлении сначала одноклеточных, а затем и многоклеточных эукариот процессы клеточного самоуправления усложнялись и модифицировались, особенно под влиянием возникших в многоклеточных биосистемах новых, более высоких уровней управления (свойственных тканям, органам, их системам и многоклеточному организму в целом). Такие предположения можно высказывать, исходя из традиционного мнения о происхождении живой клетки.

Между тем, существует принципиально иная, малоизвестная гипотеза В.П. Васильева (1997), согласно которой про- и эукариотическая организации формировались одновременно и независимо друг от друга. Свою точку зрения В.П. Васильев обосновывает, в частности, тем, что рибонуклеиновые основы рибосом про- и эукариот отличаются не только размерами, но и элементами структурной организации. При этом, как следует из рассуждений В.П. Васильева, он не отрицает монофилетического происхождения ведущих про- и эукариотических биополимеров (ДНК, РНК), настаивая лишь на полифилии про- и эукариот и дивергентном характере их эволюции. Наряду с этим, во-первых, предложена гипотеза возникновения эукариот в результате симбиоза архе- и эубактерий (Dolan et al., 2002). Во-вторых, как известно, происхождение и ранний филогенез эукариот рассматриваются многими эволюционистами как симбиогенез неких предков эукариот с прокариотами, и эта концепция, наиболее основательно разработанная Л. Маргелис (1983), получила преимущество в современной литературе вследствие многочисленных исследований взаимодействий симбиотического характера между микроорганизмами и Metazoa (Кузнецов, Лебкова, 2002). Среди перечисленных здесь концепций последняя представляется наиболее состоя-

тельной при условии монофилетического происхождения про- и эукариот от некой группы древних одноклеточных протобионтов, которых можно назвать *архекариоты*. Эта группа в дальнейшем дивергировала с образованием ветвей про- и эукариот, совершенствующих и модифицирующих свои организации, как правило, коэволюционно (при вступлении в симбиотические отношения). Последнее позволило одной из групп древних одноклеточных эукариот (единственной сохранившейся в биосфере) включить в состав своих тел неких симбионтов-прокариот, постепенно утративших свою независимость и превратившихся в органоиды (хлоропласты, митохондрии) хозяев-эукариот, т.е трансформировавшихся в полуавтономные подсистемы эукариотической биосистемы одноклеточного уровня организации.

6.1. Биосистема прокариотической клетки

Биосистема бактериальной клетки (так же, по-видимому, как и организация клетки первых прокариот) обнаруживает относительно слабую дифференциацию своих подсистем.

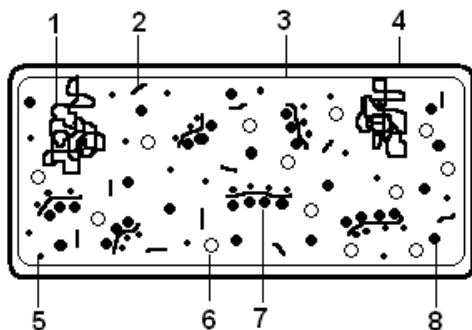


Рис. 3.4. Схема организации клетки *E. coli* (по Де Робертис и др., 1973):
 1 – ДНК; 2 – РНК; 3 – плазматическая мембрана; 4 – клеточная стенка;
 5 – 30S субъединица; 6 – белок; 7 – полисома; 8 – 50S субъединица

У бактерий главные управляющие подсистемы, представленные двумя отдельными кольцевыми молекулами ДНК, непосредственно связаны с плазматической мембраной и не обособлены от цитозоля, находящихся в нем полисом и других структур, управляемых на основе информации, поступающей от ДНК. Эта особенность организации,

сохраняемая миллиарды лет, с одной стороны, облегчает взаимодействие управляющих (ДНК, РНК) и управляемых подсистем (полисом, ферментных комплексов дыхательной цепи и др.). С другой стороны, такая организация биосистемы бактериальной клетки повышает вероятность помех при функционировании управляющих подсистем (мутации), что существенно сказывается на функционировании всей биосистемы в целом. В результате, во-первых, геному прокариот свойственна высокая мутабельность, во-вторых, из-за отсутствия мембранной компартментации клеточных подсистем (позволяющей развивать избирательность в восприятии информации и специфичность ее передачи) прокариоты преимущественно осуществляют деструкционные процессы, механизмы которых относительно просты; при этом, как правило, для их метаболизма не характерны такие сложные и разнообразные процессы биосинтеза, какие свойственны эукариотам; в-третьих, организация прокариот не смогла послужить основой для формирования принципиально новой организации биосистемы многоклеточного организма.

6.2. Биосистема эукариотической клетки

Вопросы организации, функционирования и эволюции эукариотической клетки как элементарной биосистемы многоклеточных организмов были рассмотрены во второй части книги. Поэтому представляется рациональным обратиться к аналогичным вопросам, касающимся клеток Protozoa.

6.2.1. Биосистемы уровня Protozoa

Рассматривая биосистемы этого уровня, мы будем исходить из классификации и характеристик типов организации Protozoa, предложенных А.В. Ивановым (1968). Он выделил 5 организационных типов простейших: 1) моноэнергидные простейшие; 2) простейшие с полиплоидным ядром; 3) полиэнергидные простейшие; 4) колониальные простейшие; 5) многоклеточные простейшие.

Моноэнергидные¹ простейшие – одноядерные формы (например, *Amoeba*, *Bodo*, *Euglena*, *Trypanosoma*), очевидно, отражающие в своей организации первичные черты строения животной клетки как простейшей биосистемы одноклеточного уровня. **Простейшие с полиплоидным ядром** (солнечник *Wagnerella*, некоторые группы радиоларий) имеют удвоенное число хромосом вследствие внутриядерного эндомитоза, что увеличивает количество генетической информации и, несомненно, изменяет характер управления метаболизмом клетки.

Полиэнергидные (многоядерные) простейшие (многие *Sarcodina*, *Zoomastigina* и некоторые *Mastigophora*) представляют собой биосистемы из не разделенных до конца дочерних клеток, поскольку возникли путем агрегации нескольких энергид, т.е. аналогичны симпластам Metazoa. Количество ядер у отдельных представителей этого типа составляет несколько сотен и даже тысяч. Представляется, что такие количества ядер не являются «избыточными» (в биосистемах вообще не может быть «лишних» элементов). Несомненно, все ядра полиэнергидных простейших обеспечивают нормальную жизнедеятельность этих организмов. Можно предполагать, что полимеризация ядер и связанных с ними структур, во-первых, резко повышает мультифункциональность одноклеточной биосистемы и повышает эффективность ее функционирования, а, во-вторых, разнообразие квазигомологичных и относительно автономных элементов порождает постепенный естественный отбор среди них, в ходе которого эволюционно закрепляются оптимальные варианты.

У многих *Polymastigida* каждое ядро контролирует собственный набор органелл – жгутики, базальное зерно, аксостиль и др. При этом выражена территориальная принадлежность определенного участка цитоплазмы (с набором органелл) каждому ядру такой комплексной одноклеточной биосистемы. А.В. Иванов (1968) отмечает, что эволюция в направлении формирования многоядерной организации характерна для различных групп простейших, причем происходила независимо и многократно всегда путем полимеризации ядер.

В этой связи, вслед за В.А. Догелем (1948) и А.В. Ивановым (1968) отметим, что вообще эволюция на основе полимеризации элементов свойственна простейшим как самоуправляемым биосистемам однокле-

¹ Энергида – подсистема одноклеточного организма, представляющая собой дочернюю клетку, не отделившуюся от материнской клетки, частично утратившую свою структурную автономность и границы.

точного уровня. Напротив, в филогенезе Metazoa преобладает олигомеризация. Однако эволюция, как и другие процессы материального мира, диалектична, поэтому в филогенезе биосистем клеточного и надклеточного уровней поли- и олигомеризация сочетаются в самых разных соотношениях.

Для ряда групп полиэнергидных простейших (большинства инфузорий, некоторых фораминифер, плазмодиев микроспоридий) характерен дуализм генетического аппарата, т.е. наличие в клетке двух разнокачественных, отличающихся размерами ядер – микро- и макронуклеуса. Первое ядро, являясь половым, играет основную роль в передаче наследственной информации при конъюгации, второе ядро (вегетативное) ответственно за формирование оперативной информации, управляет «повседневным» метаболизмом клетки и влияет на ее основные фенотипические особенности в течение вегетативного периода онтогенеза инфузорий. Предполагается, что в процессе эволюции у инфузорий первоначально происходила полимеризация ядер при увеличении размеров тела и усилении обмена веществ, затем произошла дифференциация ядер, подготовившая их олигомеризацию, вплоть до упомянутого явления дуализма (Райков, 1967). Это свидетельствует о высокой степени интеграции таких одноклеточных биосистем. Иногда энергиды многоядерных простейших (например, у некоторых *Opalina*, в плазмодии *Muxosporidia*) проявляют относительную морфо-функциональную автономность, и их ядра делятся независимо друг от друга. Развитие в филогенезе такой автономности сопровождалось дифференциацией первично однородных органелл (например, органелл двигательного аппарата) посредством их специализации и объединения в качественно новые элементы (мембранеллы, цирры инфузорий).

Колониальные простейшие являются биосистемами, образующимися в результате нерасхождения дочерних клеток при бесполом размножении. Как правило, эти дочерние клетки моноэнергидные (например, у *Astrosiga*, *Synura*, *Dinobryon*, *Uroglena*, *Eudorina*, *Volvox*, *Sphaeroeca* и многих других). Отдельные представители полиэнергидных простейших (некоторые радиолярии) также образуют колонии.

Эволюция колониальных простейших происходила в направлении усиления дифференциации (обособление половых и соматических особей) и интеграции колониальной биосистемы. Максимально выражено это явление, например, в колонии инфузории *Zoothamnium arbuscula*, организация которой по степени морфо-функциональной дифференциации и интеграции приближается к состоянию Metazoa. Как известно,

начало колонии *Zoothamnium* дает макрозоид (крупная особь, бродяжка), которая после прикрепления к какому-либо субстрату и образования стебелька начинает делиться: первоначальные синхронные деления затем сменяются асинхронными, что напоминает палинтомический процесс у Protozoa или дробление яйца Metazoa. В образующейся древовидной колонии *Zoothamnium* дифференцируются макрозоиды (соматические особи), обеспечивающие бесполое размножение этой инфузории, и половые особи – микро- и макроконъюганты. Питание всей колонии осуществляется с помощью мелких трофических особей. При такой дифференциации колонии ее интеграция столь значительна, что на внешнее раздражение она реагирует как единая особь (сокращается целиком).

Многоклеточные простейшие (высшие представители *Volvocidae* из *Phytomonadida*, *Haplozoon* из *Dinoflagellata* и представители *Cnidosporidia*) достигли состояния, очень близкого к настоящей многоклеточности. Так, у *Volvox* и близких к нему видов ярко выражены следующие особенности (Иванов, 1968): 1) подразделение клеток колонии на соматические и половые, а у последних – резкая анизогамия (дифференциация клеток на мужские и женские); 2) осевая дифференциация клеток (на переднем полюсе колонии выделяются 4 мелких клетки, размеры остальных клеток возрастают от переднего полюса колонии к заднему, при этом стигмы уменьшаются, хроматофоры увеличиваются, половые клетки лежат у заднего полюса); 3) совпадение морфологической и физиологической дифференциации полюсов колонии: она плавает передним полюсом вперед; 4) на поверхности колонии клетки располагаются почти эпителиеобразно; 5) в онтогенезе наблюдается настоящее эмбриональное развитие, а тип дробления приближается к спиральному. Все эти признаки свидетельствуют о высокой степени интеграции биосистемы *Volvox*, достигнутой на основе морфофункциональной дифференциации и ослабления автономности ее элементов (клеток), образования между ними специфичных, целенаправленных метаболических, а соответственно, и информационно-энергетических взаимосвязей. Наименьшие размеры 4 клеток переднего полюса колонии указывают на то, что эта группа клеток обладает особыми функциями – очевидно, образует своеобразную управляющую подсистему колонии, а другие группы клеток слагают специфичные (управляемые) исполнительные подсистемы. В результате колониальная биосистема *Volvox* приблизилась к возможности осуществления функционального инварианта, т.е. к возможности совершать простейшие

квазиповеденческие реакции, в частности в некоторой степени целенаправленно перемещаться в пространстве.

Панцирные жгутиконосцы *Haplozoon* (паразиты кишечника морских аннелид) также приобрели в процессе эволюции организацию, близкую Metazoa, однако, как полагают, не проходя колониальной стадии. На переднем конце тела *Haplozoon* находится одна соматическая клетка со стилетами, с помощью которых паразит прикрепляется к стенке кишечника хозяина. С указанной клеткой тесно связаны многочисленные генеративные клетки. Таким образом, и в данном случае логично полагать, что соматическая клетка выполняет роль подсистемы, управляющей генеративными клетками (слагающими исполнительную подсистему) и всей многоклеточной биосистемой *Haplozoon* в целом.

Другими паразитическими простейшими, достигшими в филогенезе организации, близкой к многоклеточной, являются *Cnidosporidia*, образующие многоклеточные, сложно дифференцированные споры (со стрекательными капсулами), включающие соматические и генеративные клетки.

Следовательно, в филогенезе Protozoa организацию, близкую к многоклеточным биосистемам Metazoa, неоднократно и независимо формировали разные филогенетические группы в контрастных экологических условиях для повышения уровня жизнедеятельности. Как отмечал А.И. Опарин (1968), отдельные группы одноклеточных Protozoa (например, инфузории) достигли максимально возможной сложности своего строения, и дальнейшему эволюционному развитию организации одноклеточных простейших в направлении дифференциации клетки, ее органелл препятствовали очень малые размеры этих Protozoa. Данное эволюционное препятствие могло быть преодолено путем специализации многих клеток, объединенных в единую систему.

Глава 7. Самоуправляемые биосистемы многоклеточного уровня

Итак, в ходе эволюции планеты Земля и сопредельного космоса наступил этап, когда для осуществления в возрастающих масштабах диалектических процессов рассеяния и сгущения материи «потребовалась» более надежная и высокоэффективная организация биосистем. Protozoa, приблизившиеся к состоянию многоклеточности, несомненно, увеличили свои метаболические возможности по сравнению с одноклеточными и примитивными колониальными формами. Однако и «многоклеточные» простейшие являются биосистемами, организация которых не позволяет вовлекать в их метаболизм эволюционно возрастающие количества веществ, энергии и информации. Проще говоря, эволюционно увеличивать свои объемы и массы могли только сложнее интегрированные и дифференцированные многоклеточные биосистемы. Таковыми стали биосистемы Metazoa, начало которым дала группа колониальных воротничковых жгутиконосцев *Craspedomonadina* (Иванов, 1968). Параллельно в процессе эволюции формировались многоклеточные растительные организмы.

Судя по всему, в самом начале своей эволюции прокариоты и одноклеточные эукариоты были рассеяны во всех средах примитивных экосистем биосферы. Среди них не было и не могло быть групп, постоянно закрепленных на каких-либо субстратах или изначально ведущих пассивный образ жизни. Строение клеток этих первичных организмов-биосистем, по-видимому, было обусловлено активным взаимодействием с окружающей средой, выражающемся, очевидно, в различных движениях этих организмов, периодических изменениях формы их клеток и т.п. Однако диалектика эволюции, несомненно, уже в это время породила дивергенцию среди эукариот: одни из них продолжали развивать активный образ жизни, для других предпочтительнее стало формирование пассивных взаимоотношений с окружающей средой. В дальнейшем такая «дилемма» возникала неоднократно и среди представителей групп, которые развивали активный образ жизни. Такие дивергенции всякий раз были обусловлены необходимыми для биосферы режимами обмена веществом, энергией и информацией с окружающим космосом, которые соответствовали характеру сгущения и рассеяния материи в данный период времени под влиянием эндогенных (земных) и экзогенных (космических) процессов во Вселенной. В результате в биосфере сформировались разные типы организации многоклеточных биосистем: такие,

среди которых, например, условно можно выделить «животный», «растительный», «грибной», «лишайниковый», а, возможно, и другие типы, в каждом из которых необходимо рассматривать подтипы, адекватные уровню организации соответствующих групп организмов. В качестве биосистем пока предпринимались попытки рассматривать только «животный» и «растительный» типы, при этом незначительно затрагивались особенности организации отдельных групп беспозвоночных и позвоночных животных. Таким образом, перед биосистемологией уже в этом аспекте стоят грандиозные задачи.

7.1. Растительный организм как биосистема

Системные представления (разного характера) о растительном организме представлены в биологической литературе. Прежде всего, следует отметить, что Л.М. Шафрановой (1990) с системных позиций рассматривался вопрос о содержании понятия «растение». Она анализировала эту проблему в эволюционном аспекте, отмечая, что «растительный» образ жизни формировался вследствие прогрессирующей автотрофии у соответствующих организмов. Это, с одной стороны, обуславливало развитие у них жестких, массивных клеточных оболочек (вследствие отложения в них избыточных ассимилятов, защищавших протопласт). С другой стороны, такие структурно-функциональные особенности закрепляли «растительный» способ обмена веществами, энергией и информацией с окружающей средой как у одноклеточных (панцирные жгутиконосцы), так и у многоклеточных форм (низших и высших растений).

Жесткая клеточная оболочка фиксирует форму клетки, поэтому становится невозможным амебоидное движение, сохраняется лишь локомоция с помощью ундулиподиев или скользящая, а многие группы жгутиконосцев полностью утратили подвижность. Это обусловило распространение среди одноклеточных фотосинтезирующих организмов пассивного образа жизни и прикрепленных форм. Возникшие многоклеточные фототрофные организмы окончательно потеряли способность к активному перемещению в пространстве. Таким образом, отсутствие у фототрофов способности поглощать из окружающей среды компактные и энергоемкие частицы сделало активное передвижение энергетически невыгодным и невозможным, тем более что у многоклеточных фототрофов оболочки клеток образуют жесткую конструкцию. Кроме этого,

массивные и плотные оболочки соседствующих клеток препятствовали формированию разнообразных типов межклеточных контактов, которые у животных способствовали развитию единой нервной системы, обеспечивающей высокую реактивность организма. В противоположность животным растительные организмы пошли по пути развития прикрепленного образа жизни.

Последний обусловил формирование у растений *системы взаимосвязанных специфических структурно-функциональных признаков*. К их числу относятся: 1) *полярность тела* растений, связанная с наличием *базального* (прикрепленного к субстрату) и *апикального* (свободного) полюсов; 2) *поступательная симметрия*, создающая, во-первых, *пространственную метамерию* тела относительно продольной его оси, во-вторых, обуславливающая *временную метамерию* ростовых процессов, в-третьих, создающая *иерархичность растительного организма* в пространственно-временном аспекте: каждый метamer более высокого уровня является комплексом упорядоченно расположенных и последовательно образующихся метамеров более низкого уровня; 3) *длительность и незавершенность роста* как необходимость своеобразно обеспечивать движение тела в пространстве несмотря на прикрепленный образ жизни; 4) *ритмичность ростовых процессов* (*временная* – циклы роста и *пространственная* – формирование зон меристем) как следствие незавершенности роста, как правило, обуславливающая *ветвление* тела растительного организма; 5) *«неравнодолговечность» органов* – отмирание органов параллельно росту; 6) *клонирование* как форма вегетативного размножения большинства растений. Эта *система* признаков характеризует понятие «растение». Данное понятие относится к жизненной форме, а не к систематической категории, т.е. не характеризует все фототрофные организмы вообще. Как следует из приведенной системы признаков, под жизненной формой в данном случае понимается единство генотипически и экологически обусловленных структурно-функциональных особенностей данной группы организмов.

В связи с этим Л.М. Шафранова (1990) отмечает, что растительная жизненная форма свойственна и грибам, и, в определенной степени, лишайникам. Представляется, что тогда грибы – это гетеротрофные, а лишайники – авто-гетеротрофные «растения». К жизненной форме «растение» могут быть отнесены также многоклеточные виды цианобактерий, высшие формы актиномицетов, но не одноклеточные фототрофные прокариоты (Шафранова, 1990). Комплексы структурно-функциональных признаков талломных фототрофов (многоклеточных и

сифоновых водорослей) и особенно высших (тканевых) растений (споровых и семенных) в наибольшей степени соответствуют жизненной форме «растение».

Таким образом, растительный тип организации биосистем формировался независимо в эволюции многих групп организмов на разной генотипической, а соответственно, и разной биохимической, физиологической и цитологической основе (Шафранова, 1990).

Еще глубже и философичнее, хотя и весьма своеобразно, системные представления о биоморфах (жизненных формах) семенных растений как открытых, самоуправляемых и развивающихся системах даны в работах Е.Л. Нухимовского (1980, 1984, 1986, 1987). Он исходит из того, что самоуправление биоморф растений происходит в соответствии с общими кибернетическими принципами «управления–исполнения» и конкретизируется в частных закономерностях организации биоморф разных филогенетических ветвей и разного филогенетического статуса.

Согласно взглядам Е.Л. Нухимовского (1980, с. 289), растительная биоморфа тождественна особи (организму, индивидууму) и представляет собой «морфофизиологически целостную систему, образованную органами, функционирующими по эволюционно выработанному типу родительских систем, и возникающую из зиготы, апомиктического зачатка или обособленной партикулы с момента заложения у последней первых компонентов недостающих ей основных органов (органовидов у одноклеточных)». При этом, органы рассматриваются в качестве элементов биоморфы как иерархической системы, критерием сложности организации которой является степень ее пространственной целостности. Основные органы биоморф семенных растений – побеги и корни, границы между которыми условны, так же как условны границы между стеблем и листьями, стеблем и корнем первого порядка. Циклом существования биоморфы является *биоморфогенез* – совокупность последовательных *стадий изменения организации биоморфы* во времени, между которыми складывается определенная субординация. Биоморфа имеет *феноцентр* (фенетический центр) – *побег* или (и) *корнепобег*, являющийся на данной стадии биоморфогенеза родительской системой для всех других систем биоморфы, морфофизиологически прямо или косвенно (через другие органы, например, корни) связанных с указанным побегом или (и) корнепобегом (Нухимовский, 1987). При этом отрастание побегов кущения депрессирует развитие родительских (включая и медиальный) побегов: чем раньше и интенсивнее происходит кущение, тем сильнее проявляется эта депрессия. С другой стороны, побеговые

ветви, которые значительно удаляются от фенотипа, начинают испытывать дефицит его влияния, не получая в необходимом количестве жизненные ресурсы. Это ингибирует развитие боковых ветвей и может способствовать их элиминации. Как следует из представлений Е.Л. Нухимовского (1987), аналогичные взаимоотношения на основе прямых и обратных связей складываются и между главным и придаточными корнями.

В организации растительной биоморфы Е.Л. Нухимовский (1986) выделяет *элементы управления* (ЭУ), или *элементы-руководители* – генетические системы (гены и хромосомы). Эти стратегические системы несут информацию об основных признаках фенотипической организации особей данного вида растений на протяжении всего их онтогенеза. Все остальные элементы растительной биоморфы Е.Л. Нухимовский (1986) относит к *элементам-исполнителям* и *элементам-соисполнителям*, составляющим тактические системы. При этом он отмечает, что элементы-руководители в разной мере входят в структуру элементов-исполнителей или расположены вблизи них.

Среди элементов-исполнителей Е.Л. Нухимовский (1986) выделяет несколько иерархически соподчиненных типов в зависимости от специфики их исполнительской деятельности: *первые элементы-исполнители* (ЭИ) – РНК, передающих информацию от ДНК; *вторые ЭИ* – верхушечные меристемы биоморф, исполняющие целевые программы ЭУ, обеспечивая возникновение, рост и развитие других элементов биоморф; *третьи ЭИ* – дополнительные меристемы: латеральные – утолщают осевые органы, интеркалярные – удлиняют междоузлия и основания листьев, маргинальные – участвуют в образовании листьев у некоторых растений; *четвертые ЭИ* – побеги как основные (ведущие) органы, обеспечивающие ассимиляцию и репродукцию – важнейшие тактические задачи формирования организации биоморф, т.е. образуют и адекватно располагают в пространстве репродуктивные органы, обеспечивают необходимыми веществами, энергией, информацией системы полового размножения и эмбрионального развития потомства; *пятые ЭИ* – корни как одни из основных органов, выполняющих тактические задачи, но не участвующие непосредственно в выполнении главной из них – половом воспроизведении; *шестые ЭИ* – корнепобеги-органы, которые структурно-функционально ближе к целому организму, поэтому их исполнительская деятельность часто направлена на превращение в отдельный новый организм путем обособления от родительской биоморфы; *седьмые ЭИ* – корнепобеги-организмы, т.е. организмы семен-

ных растений в целом, включающие все предыдущие типы ЭИ. Наряду с указанными элементами имеются элементы-соисполнители: например, митохондрии, стебли, листья, плоды.

Таким образом, по мнению Е.Л. Нухимовского (1986), биоморфы семенных растений формируются и развиваются в соответствии с известными кибернетическими принципами организации и функционирования биосистем (самоуправляемых систем). Поэтому «организация биоморф семенных растений существует на иерархической основе, при этом управление в ней происходит с биополимерного и органного уровней (гены, хромосомы), а лидерные исполнительские функции несут определенные элементы биополимерного (РНК – первые исполнители), клеточного и тканевого (вторые и третьи исполнители – меристемы), органного (4–6-е исполнители – побеги, корни), организменного (7-е исполнители – ризокормусы) уровней организации элементов биоморф» (Нухимовский, 1986, с. 293). Функциональный инвариант (цель) биоморфы как биосистемы – размножение (Нухимовский, 1987). Единицей эволюции биоморф растений (как и других биосистем) является **син-том** (от греч. *син* – вместе, *томос* – отрезок), или *эволюционный шаг* (абстрактное понятие) – система «исходное–производное», в которой исходное – то, что присутствует (или уже не присутствует) в настоящем, а производное – то, что образовалось путем трансформации из исходного (Нухимовский, 1984).

Иногда организующая роль метамерности (модульности) растений преувеличивается, а кибернетические принципы при рассмотрении особенностей строения и функционирования растительных организмов искажаются (или трактуются противоречиво и весьма своеобразно). В результате неоправданно сближаются черты организации особей и популяций растений (Малецкий, Колодяжная, 1999; Нотов, 1999). Так, А.А. Нотов (1999) пытался представить организмы растений кибернетическими саморазвивающимися системами, но при этом полагал, что модульные биосистемы, в том числе высшие растения, в отличие от унитарных биосистем (например, позвоночных животных), не обладают многими характеристиками самоуправляемых систем. Чем же, как предполагается, отличаются модульные растительные биосистемы? Во-первых, в организме растений не выделена централизованная управляющая подсистема, а есть лишь ее отдаленный аналог – формообразовательная подсистема (совокупность меристем), слабо функционально выделяющаяся на фоне остальных подсистем. Во-вторых, у растений циклический морфогенез якобы заменяет процессы управления, в част-

ности дисфункции растительного организма нейтрализуются только путем изменения интенсивности формообразовательных процессов. В-третьих, считается, что у растений преобладает «пассивное» регулирование всех процессов и «неадресованный» тип передачи информации. Оценивая эти представления, можно заключить, что при наличии указанных признаков у организма высших растений он не может представлять собой кибернетическую систему, построенную на контурах регулирования. Так ли это? Обратимся к концепциям других авторов.

Представления о растении как блочно-модульной самоуправляемой системе были выдвинуты также А.С. Керженцевым, Н.Н. Зеленской и Се Чженом (1996) в гипотетической форме и в самых общих чертах. По их мнению, растение как самоуправляемая система имеет три функциональных блока: 1) *блок ассимиляции* минеральных веществ и энергии (филлосфера и ризосфера); 2) *блок коммуникации* (стебли, ветви, проводящие корни), осуществляющий внутренние связи между элементами растительной биосистемы, а также между последней и внешней средой (экотопом); 3) *блок репродукции* (цветы, плоды, семена), обеспечивающий реализацию главной цели растительной биосистемы: ее воспроизводство и размножение.

Управление развитием растения происходит под влиянием информации о диапазоне и ритме изменений факторов внешней среды в течение каждой фазы онтогенеза. При этом в изменчивых условиях внешней среды растение достигает указанной главной цели благодаря нескольким уровням управления процессами онтогенеза (Керженцев и др., 1996): *первый уровень управления* дает возможность изменить строение (структуру) соответствующего функционального блока в пределах нормы реакции данного вида растения (например, модифицировать отдельные группы листьев в пределах филлосферы в зависимости от степени их освещенности); *второй уровень управления* позволяет изменять ритмику функционирования каждого блока под влиянием суточных, сезонных, годовых и многолетних циклов смены условий внешней среды на основе специфичной для каждого вида растений генетической программы; *третий уровень управления* интегрирует деятельность всех ячеек каждого функционального блока в целостный результат; *четвертый уровень управления* дает возможность координировать функции отдельных блоков, общую ритмику функционирования всех блоков растения; *пятый уровень управления* обуславливает адаптацию растительного организма к условиям экотопа.

Системные концепции Л.М. Шафрановой, Е.Л. Нухимовского и в определенной степени А.С. Керженцева, Н.Н. Зеленской и Се Чжена основаны главным образом на интерпретациях морфо-биологических особенностей растительных организмов. Между тем, не меньший интерес вызывают системные взгляды представителей физиологии растений. Считается, что в данной области пока слабо используется интегративный системный подход при изучении растительных организмов, что обусловлено исторически сформировавшимся аналитическим способом исследования физиологических процессов у растений на клеточном и субклеточном уровнях (Журавлева, 1992). У физиологов растений, в отличие от физиологов животных, такой подход сложился на основе представлений о слабой интегрированности и «неодушевленности» растительного организма, которые могут позволять расчленение организма растения до клеток и биомолекул и считать корректными исследования главным образом на этих уровнях организации.

В этой связи сначала обратимся к монографии Н.А. Журавлевой (1992), в которой организм растения представлен иерархией физико-химических систем в ряду: клетка – ткань – орган – особь. Эти системы рассматриваются с точки зрения формирования и движения в них водных потоков, качества образующихся растворов и их воздействия на клеточные оболочки. По мнению Н.А. Журавлевой (1992), по мере изменения в геологическом времени условий обитания растений происходил естественный отбор таких термодинамических изолированных систем, избирательная интеграция которых и определила характер современной фитосферы. Кибернетические принципы Н.А. Журавлева пытается применить для анализа процессов водообмена растений и гомеостаза работы устьичного аппарата. Она указывает, что растительный организм является целостной самонастраивающейся гомеостатической системой. Поэтому растение целенаправленно изменяет свой метаболизм (включая и форму) в разных условиях влагообеспечения. При этом оно использует несбалансированность своей структуры и функций, пытаясь вернуть организм в исходное состояние путем регуляции тургорного давления. Однако растение не является идеальной гомеостатической системой. В противном случае оно жило бы вечно. Процессы старения и смерти растительного организма с кибернетических позиций представляются Н.А. Журавлевой следующим образом.

В процессе своей жизнедеятельности растения накапливают продукты обмена, что является следствием действия положительных обратных связей. На первых этапах онтогенеза это жизненно необходимо. У мо-

лодых клеток оболочки эластичны и реагируют на малейшие изменения возникающего в них тургорного давления. Это свойство является основным условием для работы устьичного аппарата – гомеостатической системы, поддерживаемой отрицательными обратными связями. Но по мере роста клеток их клеточные стенки утолщаются и постепенно теряют эластичность, функционирование устьичной системы ухудшается, накапливающиеся продукты обмена постепенно начинают тормозить гомеостатические процессы, поддерживаемые отрицательными обратными связями. Вследствие этого снижается уровень энергозапасов клетки, что ведет к ослаблению процессов биосинтеза, в частности белков. Уменьшение количества белковой гидрофильной основы снижает возможности водонасыщения клетки. Последнее ведет к снижению тургорного давления, а это уменьшает эффективность работы устьичного аппарата. Наконец, клеточная стенка становится столь жесткой, что перестает реагировать на сильно уменьшившееся тургорное давление, и устьичный аппарат парализуется. Клетки листьев не могут больше восполнять энергозапасы и отмирают. Отрицательные обратные связи растительного организма (по сравнению с положительными) ослабляются настолько, что перестают удерживать систему организма в зоне гомеостатического плато. В результате под влиянием непрерывно усиливающихся положительных обратных связей система организма разбалансируется. По мнению Н.А. Журавлевой (1992), длительность функционирования в онтогенезе системы листьев (как основных фотосинтетических органов) и определяет продолжительность жизни побегов у многолетних растений и особи в целом у однолетних. Таким образом, сама жизнедеятельность растения обуславливает постепенное ослабление фотосинтеза и связанных с ним всех остальных процессов метаболизма. «И чем активнее протекают обменные процессы, тем скорее растение как целостная система приходит к своему логическому концу» (Журавлева, 1992, с. 69). Поэтому длительность онтогенеза данного вида растений определяется их метаболической активностью: у коротковегетирующих (розеточных) растений биосинтез, как правило, интенсивнее, чем у растений с длинным периодом вегетации.

Существенно углубляет представления об организации и функционировании высшего растения системная концепция физиолога растений В.В. Полевого (2001). Она также основана на кибернетических положениях о контуре регулирования, являющегося ядром каждой самоуправляемой системы. Прежде всего, В.В. Полевой обосновывает несостоятельность традиционного мнения о значительной автономии частей

высшего растения, их слабой интегрированности. Несмотря на то, что в состав высшего растения входят до 15–25 органов, несколько десятков видов тканей и до 80 типов специализированных клеток, *организм растения является целостной системой*: все части и функциональные системы (транспорта веществ, выделения, воздушного, почвенного питания и др.) взаимосвязанно переключаются на реализацию последовательных фаз и этапов онтогенеза и так же взаимосвязанно участвуют в адаптации организма к изменяющимся условиям внешней среды. Однако механизмы этой интеграции недостаточно изучены и общая системная теория целостности у растений еще не создана. В.В. Полевой внес вклад в разработку такой теории, выделив в системе растительного организма управляющие центры и взаимосвязанные регуляторные контуры. Обратимся к представлениям В.В. Полевого о данных объектах и протекающих в них процессах.

7.1.1. Принципы и механизмы интеграции растительного организма как биосистемы

Напомним, что, согласно взглядам В.В. Полевого, в ходе эволюции с появлением одноклеточных организмов прежде всего сформировались *внутриклеточные системы регуляции*: 1) *генетическая* (управляющая синтезом белков, в том числе ферментов), 2) *метаболическая* (регулирующая активность ферментов) и 3) *мембранная*, выполняющая рецепторно-регуляторную и другие функции (например, барьерную, транспортную), обуславливающие регуляцию клеточного метаболизма. При появлении и усложнении многоклеточных организмов формировались *межклеточные системы регуляции*, представленные *трофической, гормональной и электрофизиологической системами*. Они регулируют межклеточные, межтканевые и межорганные взаимодействия. Эти системы, так же как внутриклеточные, активно взаимодействуют между собой, при этом внутриклеточные системы регуляции управляются сигналами, которые генерируют межклеточные системы регуляции.

1. **Трофическая система регуляции** обеспечивает взаимодействие тканей и органов посредством поступления, во-первых, ассимилятов из листьев в гетеротрофные ткани и органы, во-вторых, воды, минеральных солей и специфических метаболитов из корней в подземные и надземные побеги.

2. **Гормональная система регуляции** растений (рис. 3.5) оказывает управляющее воздействие на метаболизм путем синтеза, транспорта, связывания и освобождения, распада, действия и взаимодействия фитогормонов: ауксина (ИУК), цитокининов, гибберелинов, абсцизинов и других природных регуляторов роста (брасиностероидов, жасмонатов, олигосахаринов). Организация гормональной системы почти не изучена, но, по мнению В.В. Полевого (2001), есть основание считать, что эта система, как и у животных, организована иерархически. При этом, очевидно, главную роль играют ИУК и цитокинины, вырабатываемые централизованно, соответственно, в верхушке побега и в кончике корня.

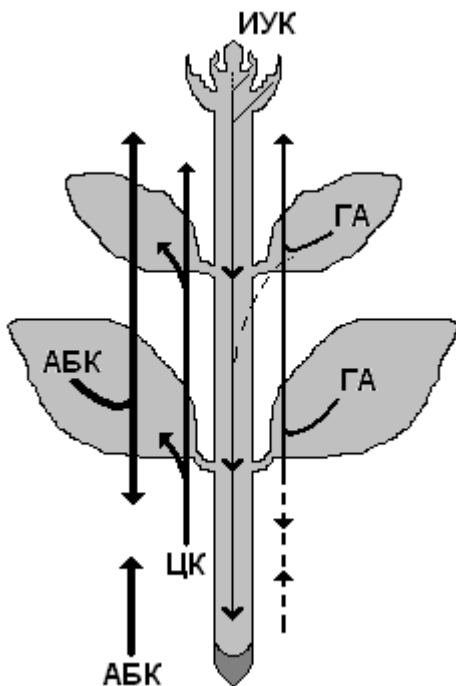


Рис. 3.5. Места преимущественного образования и направления транспорта фитогормонов в целом растении (по Полевому, 1997):

АБК – абсцизовая кислота,

ГА – гиббереллины, ИУК – индолил-3-уксусная кислота, ЦК – цитокинины

Эти фитогормоны обеспечивают поступательное онтогенетическое развитие растительного организма, взаимодействуя между собой по принципу обратных положительных связей, индуцируя деление, рост и дифференцировку клеток и активируя две важнейшие генетические программы: побего- и корнеобразования. ИУК, играя ведущую роль среди фитогормонов, индуцирует развитие новых корней, это стимулирует синтез цитокининов корневой системой, что, в свою очередь, обуславливает закладку в апексе побега новых метамеров (рис. 3.6).

ИУК, в отличие от других фитогормонов, регулирует биоэлектрогенез (посредством индукции колебаний мембранных потенциалов клеток), поляризует клетки и очень медленно перемещается по проводящим пучкам (со скоростью 0,5–1,5 см/час). Напротив, другие гормоны быстрее образуются в разных тканях и органах, обеспечивая активную реакцию растения на изменение условий внешней среды.



Рис. 3.6. Схема взаимодействия терминальных частей растительного организма, регулируемого на основе положительных обратных связей посредством ведущих регуляторов роста (по Полевому, 2001)

3. **Электрофизиологическая система регуляции** основана на градиентах и осцилляции биоэлектродвижущего потенциала (мембранного потенциала) (БЭП) и распространяющихся электродвижущих потенциалов, которые, как правило, не имеют постоянных центров генерации, возникают в условиях стресса в разных частях растения. Электрофизиологическая и гормональная системы взаимодействуют между собой.

Таким образом, перечисленные выше внутриклеточные и межклеточные системы регуляции вместе образуют **организменный уровень управления и интеграции**. У животных он в основном обеспечивается центральной нервной системой. У растения как самоуправляемой системы тоже должны быть централизованные органы управления. Предположение о том, что такими органами являются верхушка побега и кончик корня, впервые было высказано Ч. Дарвином в книге «Способ-

ность к движению у растений». Дарвин показал экспериментами, что указанные органы воспринимают воздействие внешних факторов (света, гравитации и др.), посылают сигналы об этом организму, управляя ростом побегов и корней.

В.В. Полевой (2001) поддерживает и развивает эту точку зрения Дарвина. Он находит ей подтверждение, например, в данных о генерации специфических гормональных сигналов в верхушке побега и в кончике корня, а также в явлении апикального доминирования. Последнее выражается в том, что апикальная почка тормозит развитие пазушных почек, а кончик корня поблизости от себя ингибирует закладку боковых корней. В.В. Полевой прямо указывает, что свою концепцию он строит, исходя из общего принципа кибернетики о необходимости специального блока (органа) управления в сложной дифференцированной биосистеме для координации деятельности ее компонентов. В качестве таких органов управления в высшем растении он рассматривает *верхушку побега* и *дистальную часть корня* и называет их **доминирующими центрами** (ДЦ).

По мнению В.В. Полевого (2001), высшие наземные растения имеют два основных ДЦ: 1) ДЦ *побега*, включающий а) апекс побега, б) закладывающиеся и формирующиеся листья, в) почки и междоузлия; 2) ДЦ *корня*, состоящий из а) апекса корня, б) корневого чехлика, в) зон роста и дифференцировки. Наличие двух основных ДЦ объясняется тем, что организм высшего растения должен развиваться одновременно в двух прямо противоположных направлениях в двух средах – в атмосфере и в почве.

Отметим, что это уникальный тип организации биосистем, назовем его *бидоминантным*. Он соответствует космической роли высших растений и весьма наглядно демонстрирует диалектичность *космических функций* (ассимиляция и диссимиляция) жизни, состоящих, с одной стороны, в *сгущении* материи, закреплении ее в теле Земли; с другой стороны, в гораздо менее выраженном *рассеянии* этой материи в сопредельном космическом пространстве. Растения аккумулируют солнечную энергию для синтеза биополимеров из рассеянных простых веществ. Тем самым они способствуют сгущению материи. В результате этих процессов возникли залежи каменного угля и запасы гумуса в современных почвах. Однако одновременно в процессе роста тела высших растений удаляют от поверхности Земли химические элементы (материю) и рассеивают часть своей запасенной энергии. «Рекордсменами» такой деятельности, очевидно, являются два вида древесных (высоко-

горных!) растений – секвойя и секвойядендрон, длина ствола у которых превышает 100 м (!). То, что эти виды – реликты, несомненно, свидетельствует, во-первых, о том, что исторически преобладающей космической функцией живых организмов является сгущение, а не рассеяние материи; во-вторых, это объясняет, почему гигантизм биосистем – относительно кратковременное эволюционное явление (например, в филогенезе динозавров, аммонитов, нуммулитов и др.), очевидно, обусловленное спецификой отдельных этапов структурно-функциональной эволюции Солнечной системы и Вселенной.

У высших растений все движения побега (его удлинение, развертывание листьев, тропизмы) оптимизируют их воздушное (атмосферное) питание, а движения корня (удлинение, формирование боковых корней, тропизмы) – «почвенное» (литосферное) питание: поглощение минеральных, органических веществ и воды. Поведение дистальной части корня В.В. Полевой считает аналогичным поведению головного конца дождевого червя, представляющего собой сенсорную и управляющую часть тела.

Таким образом, по мнению В.В. Полевого, ДЦ побега и корня, являющиеся органами управления, обеспечивают выполнение стратегических задач организма высшего растения как целого: 1) формирование всех его частей, 2) оптимизация питания с использованием сенсорных механизмов и целесообразной двигательной активности. Выполнение этих функций происходит благодаря тому, что растущие ткани органов управления обладают интенсивной и длительной морфогенетической активностью и вырабатывают специфические гормоны локального и дистанционного действия. С помощью этих гормональных сигналов доминирующие центры регулируют функциональную активность тканей и органов. Наряду с этим ДЦ присуща большая аттрагирующая активность – они служат акцепторами трофических и физиологически активных веществ, обладая сенсорными зонами и рецепторами фитогормонов.

Функциональная специфика ДЦ побега и корня обуславливает концентрацию в них наибольшего количества сенсорных зон. Эти зоны в верхушке побега активно реагируют на гравитационное поле, направление и спектральный состав света. Так, субэпидермальными клетками колеоптиля рецептируется гравитация, синий свет – клетками его дистальной части, красный свет – интеркалярной меристемой мезокотилия и тканями первичных листьев (рис. 3.7). Сенсорные зоны кончика корня помимо гравитационного и светового факторов воспринимают механи-

ческое давление, градиенты влажности и концентраций веществ в окружающей почве.

Указанные ДЦ являются управляющими органами высшего порядка. По мнению В.В. Полевого, в их подчинении находятся ДЦ нижних уровней, включающие верхушки боковых вегетирующих побегов разного типа, формирующиеся цветки, плоды, дистальные части боковых корней, клубни и корнеплоды. Таким образом, главный и боковые побеги с апикальными почками разного порядка, главный, боковые и придаточные корни со своими апексами образуют жесткую иерархию во взаимодействиях между ДЦ разного порядка перечисленных органов. Эти взаимодействия происходят с участием гормональных, электрофизиологических и трофических факторов.

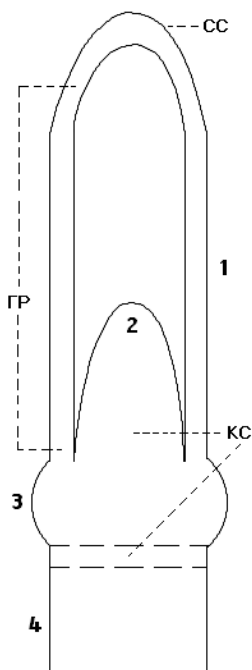


Рис. 3.7. Сенсорные зоны в дистальной части 3-дневного этиолированного проростка кукурузы: 1 – колеоптиль, 2 – первичные листья, 3 – колеоптильный узел, 4 – мезокотиль. Пунктирными линиями отмечены зоны восприятия синего (СС) и красного (КС) света, гравитационного поля (ГР) (по Полевому, 2001)

ДЦ управляют организмом растения и интегрируют его в единое целое путем формирования явлений полярности, канализированных связей, регуляторных контуров и осцилляций. *Полярность* на организменном уровне выражается в биофизических, биохимических и физиологических градиентах. Она способствует поддержанию целостности организма, поскольку сдвиги на полюсах влияют на все части поля. Более эффективно в этом отношении адресное распространение сигналов по *канализированной системе* – по проводящим тканям (флоэме и ксилеме), закладываемым в апикальных меристемах побега и корня. По проводящим тканям переносятся питательные вещества, фитогормоны и распространяются электрические импульсы. Так, полярное перемещение ИУК по флоэме происходит в режиме *осцилляций*, обусловленных медленными волнами биоэлектрод потенциалов (БЭП). Последнее, предположительно, способствует синхронизации транспортных, метаболических и морфогенетических процессов в соседних тканях. По мнению В.В. Полевого, подтверждение наличия этого явления позволит рассматривать ИУК-зависимые колебания БЭП в качестве аналога водителя ритма, т.е. своеобразной пейсмекерной системы.

Таким образом, у высших растений координация деятельности органов осуществляется с помощью дальних связей. Их основным каналом служат проводящие ткани (флоэма и ксилема).

Но важнейшую роль в управлении и интеграции растительного организма играют его *регуляторные контуры* (Полевой, 2001). Их компонентами служат: 1) *сенсорные зоны*, рецепторные клетки которых воспринимают и выполняют трансдукцию внешних сигналов; 2) *каналы связи* – ткани, осуществляющие дальний транспорт возникших после трансдукции эндогенных сигналов; 3) *эффекторные ткани и органы*, реагирующие на эндогенные сигналы целесообразными (адаптивными) изменениями своей функциональной активности.

Как и в любом контуре регулирования, указанные компоненты взаимодействуют на основе прямых и обратных связей (рис. 3.8). При этом рецепция и трансдукция сигналов внешней среды клетками сенсорных зон ДЦ обуславливает генерацию эндогенных сигналов в форме фитогормонов и БЭП. Такие эндогенные сигналы, несущие определенную информацию, транслируются с помощью клеток проводящих пучков. Рецепцию, трансдукцию транслируемых сигналов и индукцию целесообразного ответа на них осуществляют эффекторные клетки. В соответствии с принципами управления, во время прохождения сигнала по растению в разных его участках должны возникать обратные отрица-

тельные связи для коррекции целесообразных адаптивных ответов клеток тканей, воспринявших эндогенные сигналы.

В соответствии с предложенной схемой регуляторного контура была предпринята попытка исследовать процессы фотоморфогенеза при действии красного света (КС) на проростки кукурузы (Полевой, 2001). Исследования показали, что у проростков кукурузы рецепция и трансдукция сигналов КС клетками интеркалярной меристемы мезокотила и первичных листьев обуславливает генерацию положительного рецепторного БЭП. По-видимому, такая электропозитивация зоны интеркалярной меристемы мезокотила создает явление электроосмоса, что тормозит транспорт ИУК из колеоптиля в зону роста мезокотила. Это сильно ингибирует здесь деление и рост клеток.

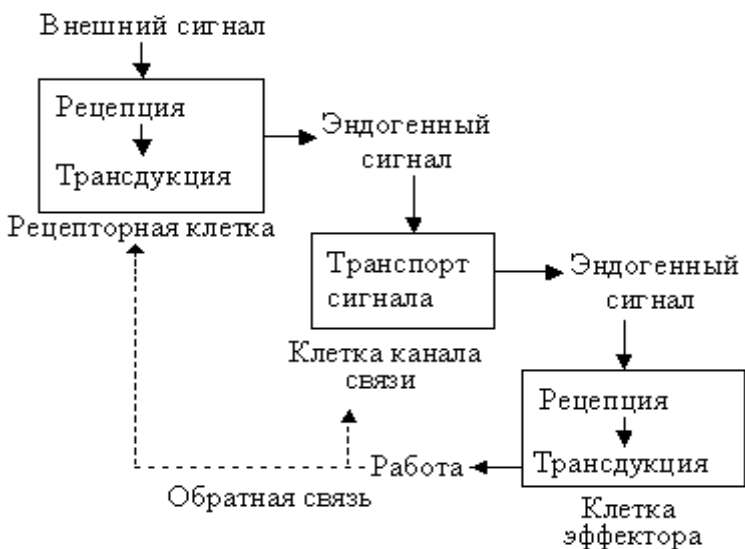


Рис. 3.8. Принципиальная схема регуляторного контура у растений (по Полевому, 2001)

Обратная связь может происходить с помощью биоэлектростенциалов, осмоса, натяжения тканей, конкуренции за минеральные вещества и фитогормоны, а также вследствие формирования зон высокой активности гиббереллинов уже через 30 мин после действия КС. Последнее

стимулирует интенсивный рост первичных листьев этиолированных проростков.

Предполагается (Полевой, 2001), что аналогичный механизм управления действует и в кончике корня в условиях гравитропической индукции. В частности, при отклонении корня от вертикального положения в колумелле корневого чехлика возникает поперечная электрическая поляризация. Она может модифицировать направленность транспорта ИУК. Это обуславливает асимметрию роста верхушки корня, поскольку в ней растягиваются клетки зоны роста и возникает гравитропический изгиб.

Путем синтеза экспериментальных и литературных данных (хотя и без учета функций ряда фитогормонов, например, гиббереллинов, роли электрофизиологических процессов и механизмов дальнего транспорта) была создана обобщенная гипотетическая схема регулирования жизнедеятельности и интеграции растительного организма как биосистемы (рис. 3.9). Эвристическое значение такой схемы при исследовании механизмов функционирования организма растения очевидно.

Благодаря кибернетическому подходу В.В. Полевой кардинально укрепил тенденцию к синтезу методологических элементов физиологии животных и физиологии растений, предприняв попытку использовать принцип доминанты А.А. Ухтомского для объяснения механизма интеграции системы растительного организма в процессе адаптиогенеза. Суть упомянутого принципа состоит в том, что каждый вид деятельности животного организма есть следствие согласованной регуляторной активности совокупности нервных центров, возбужденных соответствующим экзогенным сигналом. Возникающее при этом стойкое возбуждение доминирующих в данный период нервных центров вызывает торможение других нервных центров, причем все эти процессы имеют электрофизиологическую и гуморальную природу. По мнению В.В. Полевого, система управления поведением высших растений при реакциях на сигналы из внешней среды также функционирует на основе принципа доминанты Ухтомского. Так, ДЦ главного побега, реагируя на гравитационное поле и световой поток, взаимодействует с ДЦ корня и выполняет главную стратегическую задачу растения, выражающуюся в осуществлении оптимального движения, т.е. роста кратчайшим путем по направлению к источнику света. Одновременно проявляется ингибирующее воздействие апикальной почки на развитие ближних пазушных почек (апикальное доминирование).

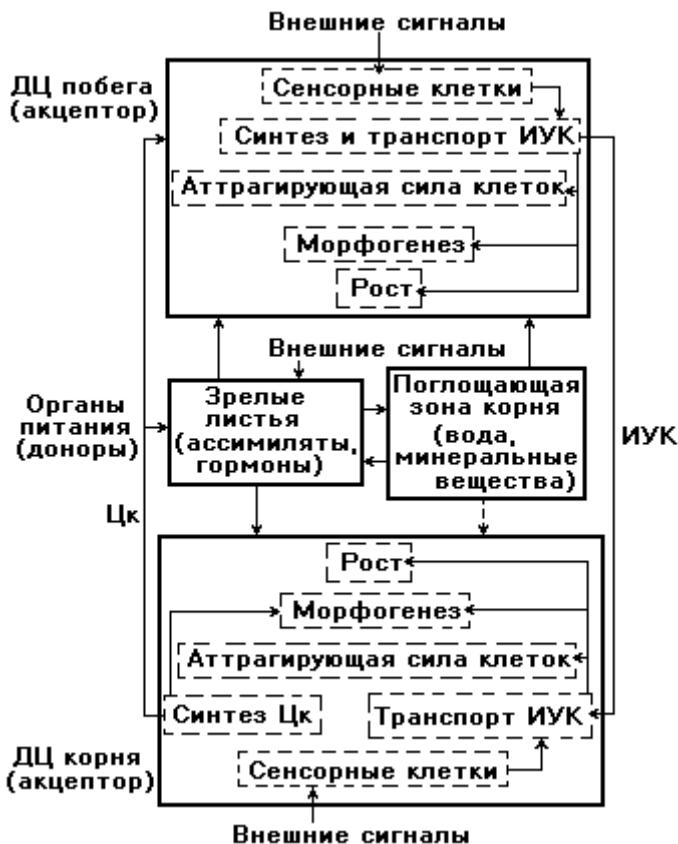


Рис. 3.9. Упрощенная схема системы интеграции у вегетирующего высшего растения. ДЦ – доминирующие центры, Цк – цитокинины (по Полевому, 2001)

Аналогичный механизм, запускаемый вектором гравитации, градиентами воды, минеральных и органических веществ, управляет движением корня. При периодической смене условий внешней среды, например, с наступлением осеннего короткодневного фотопериода, сигнал из листьев клубненосного растения возбуждает ДЦ дистальной части столонов. А взаимодействие возбужденных ДЦ главного побега и корня

происходит с помощью гормональных сигналов и определяет характер функционирования и поведения высшего растения в целом.

Таким образом, у высших растений на организменном уровне регуляция и координация функций органов осуществляется в основном с помощью дальних связей (Опритов и др., 1991; Полевой, 2001). Их главным каналом служит проводящая система.

При этом один тип дальней связи обусловлен перемещением в растительном организме фитогормонов, а другой – транспортом метаболитов. Но эти типы медленной связи не могут обеспечить оперативного управления на уровне растительного организма. Оно осуществляется электрофизиологически, с помощью относительно быстро распространяющейся по проводящим тканям волны возбуждения (Опритов и др., 1991). Ее инициирует генерация потенциала действия (ПД) в тканях растения в ответ на стрессирующее внешнее воздействие. Распространение ПД рассматривается как элемент процесса опережающего отражения растением изменений в среде обитания: ПД позволяет достаточно быстро перевести растительный организм в состояние повышенной физиологической активности и подготовить его к необходимым функциональным перестройкам (Опритов и др., 1991). Их затем и обеспечивают химические дальние связи. В процессе эволюции способность растений к опережающему отражению совершенствовалась: порог генерации ПД снизился до минимума, а продолжительность биоэлектрического ответа растительной клетки уменьшилась на несколько порядков (Пятыгин, 2003).

7.2. Беспозвоночные Metazoa как биосистемы

Прежде чем перейти к рассмотрению организации биосистем указанного уровня, представляется целесообразным и важным остановиться на основных положениях статьи В.М. Эпштейна (1984), посвященной проблеме (и в частности, истории вопроса) взаимодействия систем органов Metazoa в филогенезе с кибернетических позиций.

В начале статьи В.М. Эпштейн делает замечание принципиального характера о том, что управление деятельностью сложной биосистемы (каковой является организм Metazoa) должно основываться на обратных связях между внешней средой и биосистемой и между взаимодействующими подсистемами и элементами последней. Далее автор статьи указывает, что имеющиеся в классической биологической литературе мо-

дели филогенетических преобразований органов животных обычно содержат лишь аналоги прямых, но не обратных связей. Таковой моделью является, например, схема А.Н. Северцова (1939) в его известной книге «Морфологические закономерности эволюции». А.Н. Северцов полагал, что условия окружающей среды оказывают влияние лишь на *эктосоматические* органы животного (в частности, на кожу и ее производные, органы чувств, конечности с их скелетом и мускулатурой, пищеварительную систему и ее железы). Эти органы, в свою очередь, воздействуют на *энтосоматические органы 1-го порядка* (например, зрительные нервы и зрительные центры, вазомоторные нервы и сосуды кожи, нервы и сосуды конечностей и т.д.), находящиеся в непосредственной функциональной зависимости от эктосоматических органов. Энтосоматические органы 1-го порядка коррелятивно связаны с *энтосоматическими органами 2-го порядка*, включающими все другие внутренние органы (рис. 3.10). А.Н. Северцов указывал, что функциональные взаимоотношения всех указанных типов органов в этой модели крайне упрощены, тогда как в действительности они являются бесконечно сложными.

Принципиально сходные взгляды высказывали Н.А. Ливанов (1955) и И.И. Шмальгаузен (1938, 1964), полагавшие, что организация крупных групп животных формируется как целое в ходе выбранного группой образа жизни. При этом формирующиеся ароморфозы (в частности, конструктивно новые органы) оказывают непосредственное влияние на соседние органы и их системы.

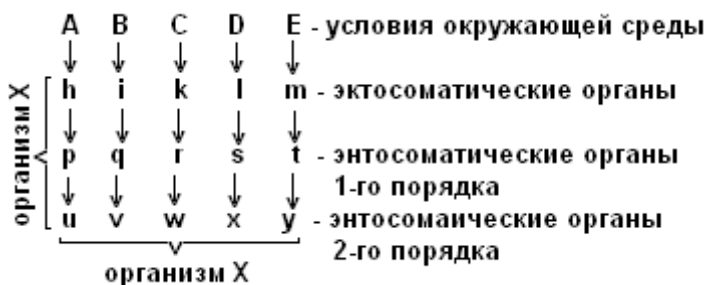


Рис. 3.10. Схема функциональных отношений органов животного (организма X) между собой и с условиями внешней среды по представлениям А.Н. Северцова (1939). Пояснения в тексте

Все указанные и многие другие зоологи-эволюционисты полагали, что в разных группах животных ведущие системы органов (т.е. такие, которые в процессе эволюции определяли особенности строения организма в целом) были различны.

Противоположную позицию занимал Е.И. Лукин (1964), который указывал на функциональную (физиологическую) иерархию систем органов, обуславливающую *закономерные* различия в степени влияния разных систем друг на друга и вызванные этим разные скорости их эволюционных изменений. Е.И. Лукин (1964) полагал, что «первой ведущей системой является нервная, второй – двигательная (и связанная с ней скелетная), третьей – во многих случаях – транспортная», а «дыхательная, выделительная и пищеварительная системы изменяются в зависимости от эволюционных преобразований упомянутых ведущих систем» (с. 1118). При этом, «эволюция половой системы и приспособлений, связанных с размножением и развитием, как правило, отстает от эволюции других систем и приспособлений», что, возможно, обусловлено периодичностью функционирования этой системы и приспособлений (Лукин, 1964, с. 1118–1119). Е.И. Лукин (1964) указывал, что ведущая роль нервной системы в эволюции животного мира, начиная с кишечнополостных, очевидна: «Эволюция организмов происходит в результате изменений среды. Но эти изменения прежде всего воспринимаются нервной системой, которая в свою очередь изменяет и координирует работу двигательной и других систем животных организмов в новых условиях. Ведущая роль нервной системы в течение индивидуальной жизни и исторического развития Metazoa определяется функциями этой системы – обеспечением связи организма с внешней средой и координацией всех сторон жизнедеятельности животного организма. Теория нервизма И.П. Павлова еще недостаточно используется при анализе филогенеза различных групп многоклеточных животных» (с. 1108). Действительно, во многих эволюционно-зоологических работах ведущая роль отводится другим системам. Так, например, С.С. Четвериков еще в 1915 году опубликовал статью «Основной фактор эволюции насекомых» (впоследствии переиздана в США), в которой доказывал ведущую роль в филогенезе этих членистоногих хитинового скелета, и этот взгляд получил широкое распространение среди биологов. В этой связи представляет интерес следующее замечание Е.И. Лукина (1964): «Столь распространенное мнение, приписывающее ведущее значение в возникновении членистоногих (и эволюции насекомых – А.С.) хитиновому скелету, отнюдь не убедительно, как это кажется на первый взгляд. Хи-

тиновые образования, как известно, появились еще у низших многоклеточных, имеются они и у кольчатых червей – предков артропод. Тем не менее до появления последних хитиновые образования не сыграли такой роли, как у членистоногих. Почему? Потому что на высшем этапе усиления активности беспозвоночных, т.е. при переходе от аннелид к артроподам, именно прогрессивные преобразования нервной системы, а затем – мышечной сделали возможным и нужным использование хитиновых образований для развития членистых ног» (с. 1109). Далее Е.И. Лукин указывает, что «развитие внутреннего скелета у хордовых (в том числе и у позвоночных) может быть интерпретировано так же, как это было сделано выше для членистоногих» (с. 1109). Е.И. Лукин не отрицал того факта, что «возникающие в процессе эволюции особенности других систем в той или иной степени определяют характер исторического развития групп животных, которым свойственны эти особенности, и отражаются на эволюции нервной системы» (с. 1110), т.е. «обратное влияние «отставшей» системы на «ведущую» совершенно неизбежно в эволюции животного мира и подтверждает ее диалектический характер» (с. 1111). Однако он указывал, что такое влияние других систем органов и возникающее вследствие этого ограничение роли нервной системы не означает, что она перестает быть ведущей, а, «наоборот, вполне возможно предположение, ... что указанная роль нервной системы сохраняется во всех группах животных (даже глубоко регрессивных), обладающих названной системой» (Лукин, 1964, с. 1110).

Учитывая положение Е.И. Лукина (1964) о «филогенетической» иерархии систем органов животных, т.е. подразделение этих систем на ведущие и ведомые в соответствии с их эволюционной ролью (в становлении данной группы организмов) и скоростью филогенетических изменений, интересно отметить, что, например, у насекомых системы органов в целом размещены по тагам в порядке своей эволюционной значимости. Простейшую модель организации насекомого можно представить как цепь из трех морфофункционально специфичных блоков (головной, грудной и брюшной отделы тела), каждый из которых есть, главным образом, комплекс собственных управляющих систем (ганглии головного, грудного и брюшного участков нервной цепочки) и топографически преобладающих исполнительных систем органов (в головной тагме – сенсорный и пищеварительный аппараты, в грудной – локомоторная скелетно-мышечная система, в брюшной – пищеварительная, выделительная, дыхательная, кровеносная и половая системы) (Савинов,

1984). Возможно, данная специфика организации в немалой степени способствовала грандиозному морфо-физиологическому и биологическому прогрессу насекомых.

Таким образом, концепция Е.И. Лукина, несмотря на просматривающуюся в ней прямолинейность и категоричность, содержит рациональное методологическое «зерно» и в главном согласуется с кибернетическими положениями об иерархичности организации самоуправляемых систем, функционирующих на основе прямых и обратных связей между своими подсистемами, исторически (эволюционно) подразделенными на управляющие и управляемые (исполнительные). Поэтому представляется неубедительным мнение В.М. Эпштейна (1984), высказанное им в упомянутой выше статье, о том, что «взгляды Лукина также укладываются в схему Северцова (см. рис. 3.10 – А.С.), которая, однако, вследствие признания единой для всех групп последовательности филогенетических преобразований редуцируется до одной неразветвленной координационной цепи» (с. 39). Отрицая концепцию Е.И. Лукина, В.М. Эпштейн (1984) полагает, что нервная система животных является «ведущей» лишь в периоды становления таксонов очень высокого ранга (например, уровня классов), но не имеет эволюционно закрепленного статуса управляющей другими системами органов. Поэтому при формировании в филогенезе таксонов менее высокого ранга она уступает роль «лидера» другой системе, имеющей на данном этапе эволюции младшего таксона большее значение, чем нервная система. По мнению В.М. Эпштейна, аналогичное явление «смены лидеров» затрагивает и другие системы органов в зависимости от статуса формирующегося таксона данной группы животных.

Эти положения В.М. Эпштейн (1984) аргументировал, используя данные своих аналитических исследований организации класса пиявок (*Hirudinea*) в целом и их семейства *Piscicolidae* (таблица). Указанные исследования привели его, во-первых, к выводу о том, что «в диагнозе класса (*Hirudinea* – А.С.) важную роль играют сведения о центральной нервной системе; в диагнозах отрядов – о пищеварительной системе, на основании которых выделяют отряды хоботных и бесхоботных пиявок; в диагнозах семейств отряда хоботных пиявок наиболее важную роль играют сведения о лакунарной системе, а в диагнозах родов – о половой системе» (Эпштейн, 1984, с. 39–40). Во-вторых, исходя из этого, В.М. Эпштейн (1984, с. 40) пришел к заключению о том, что поскольку соподчиненные таксоны *Hirudinea* характеризуются разными системами органов, то, следовательно, «ни одна из этих систем не была

ведущей на всех этапах филогенеза и что в *процессе исторического развития различных групп организмов происходила «смена лидеров»*, т.е. замена одних комплексов ведущих признаков организации другими, ранее игравшими роль ведомых».

Таблица

**История развития центральной нервной системы (ЦНС)
пиявок семейства Piscalidae (по Эпштейну, 1984, с сокращениями)**

Соподчиненные таксоны	Этапы филогенеза	
	Характеристика архетипов, основанная на ключевых признаках таксонов	Дополнительная информация об архетипах, основанная на концепции обратной связи
Класс Hirudinea	<u>Архетип 1 – предок класса Hirudinea</u> ЦНС состоит из головных узлов, окологлоточных коннектив и брюшной нервной цепочки. Гаглии резко отграничены (А)	
Подкласс Euhirudinea	<u>Архетип 2 – предок подкласса Euhirudinea</u> Сформировались присоски: задняя – из 7 сомитов и передняя – из головной лопасти и 5 сомитов (Б)	Из последних ганглиев образовалась ганглиозная масса задней присоски; из передних ганглиев – подглоточная ганглиозная масса (результат воздействия Б на А)
Отряд Rhynchobdella	<u>Архетип 3 – предок отряда Rhynchobdella</u> Появились хоботок и мускульная глотка (В)	Пара стоматогастрических нервов удлинилась и вошла в хоботок (результат воздействия В на А)
Семейство Piscalidae	<u>Архетип 4 – предок семейства Piscalidae</u> Развилась дисковидная передняя присоска, резко отграниченная от тела (Г)	Пакеты надглоточных ганглиев прижаты к пакетам подглоточных (результат воздействия Г на А)
Подсемейства Piscalidae	<u>Архетип 5 – предок подсемейств Piscalidae</u> Развились модификации лакунарной системы (Д)	Влияние изменения лакунарной системы на ЦНС не выяснено
Роды подсемейств Piscalidae	<u>Архетип 6 – предок родов подсемейств семейства Piscalidae</u> Развились модификации половой системы (Е)	Изменились форма, размеры ряда ганглиев, длина коннектив между ними (результат воздействия Е на А)

По мнению В.М. Эпштейна, взаимодействие между старым и новым комплексами ведущих признаков организма происходит на основе прямой (от старого комплекса к новому) и обратной (в противоположном направлении) связей между ними, при этом прежние «лидеры» (в том числе нервная система) непрерывно изменяются в процессе филогенеза.

Разрабатывая концепцию «смены лидеров», В.М. Эпштейн обращался к теории И.И. Шмальгаузена (1938) о непрерывной аккумуляции у организмов в филогенезе адаптаций широкого значения, вследствие которой постепенно формируется «тип» организации, сохраняющийся у потомков. В ходе эволюции в пределах данного «типа» происходит изменение отдельных старых и развитие новых комплексов адаптаций адекватно направлениям эволюции образа жизни соответствующих групп организмов.

Возникающая в филогенезе стабилизация «удачных» комплексов адаптаций обычно отражается в систематике организмов в диагнозах соподчиненных таксонов. Исходя из этого, В.М. Эпштейн (1984) высказал идею возможности реконструкции этапов филогенеза данной группы организмов по основным этапам ее адапциогенеза, отраженным в системе таксонов. Причем, по предположению В.М. Эпштейна (1984, с. 39), «в биологической организации таксонов должна сохраняться информация не только об аккумуляции адаптаций, но и об их последующем усовершенствовании». Этот подход В.М. Эпштейн использовал для гипотетической реконструкции филогенеза центральной нервной системы в семействе рыбьих пиявок (*Piscicolidae*) (табл.). Для этого им была построена простейшая модель организации пиявок этого семейства, включающая только 6 частей (меронов) их тела (Эпштейн, 1984).

В указанной модели рассматривалось прямое воздействие каждого мерона только на один из остальных меронов (тот, который в процессе эволюции изменяется после него) и все теоретически допустимые обратные воздействия. При этом предполагалось, что каждый мерон может находиться только в двух состояниях: *примитивном* и *продвинутом* (выступающих в роли систематических признаков). Исходя из этого, была предложена схема гипотетических этапов эволюции типа организации *Hirudinea* в семействе *Piscicolidae* (рис. 3.11).

При этом предполагалось, что каждому продвинутому состоянию ведущего мерона соответствуют два состояния ведомого – примитивное и продвинутое, что было проиллюстрировано на фрагменте гипотетического родословного древа (рис. 3.12).

По мнению В.М. Эпштейна (1984), взаимодействия между органами, являющиеся в рассмотренном примере аналогом прямой связи, по классификации координаций, разработанной А.Н. Северцовым и И.И. Шмальгаузенем, относятся к биологическим координациям. Взаимодействия, рассматриваемые В.М. Эпштейном в качестве аналога обратных связей, он по той же классификации отнес к динамическим и топографическим координациям.

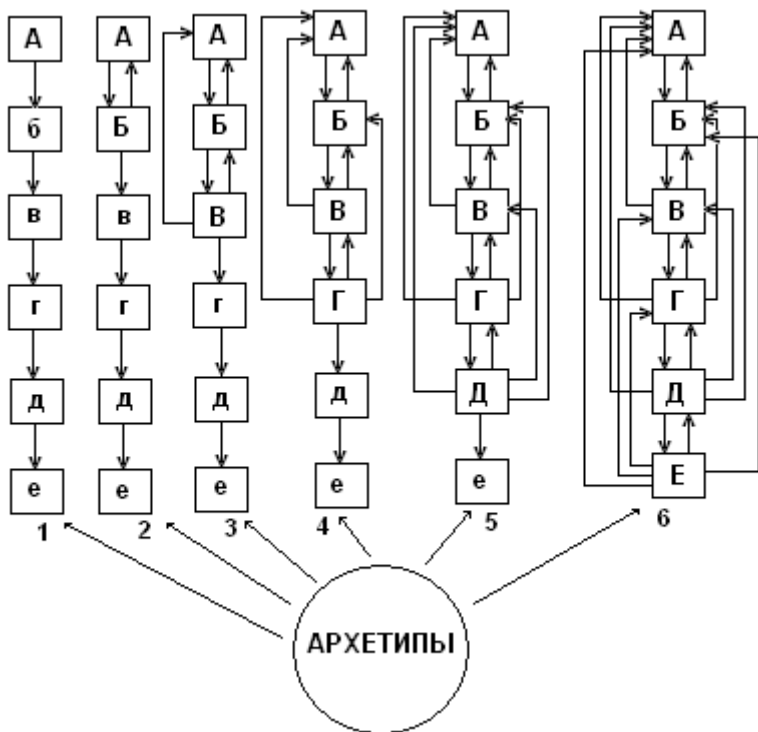


Рис. 3.11. Схема гипотетической эволюции прямых и обратных связей между ЦНС и другими системами органов в филогенезе пиявок (по Эпштейну, 1984).
Пояснения в тексте и таблице

Выдвинутые В.М. Эпштейном (1984) положения об эволюции прямых и обратных связей между ЦНС и другими системами органов в филогенезе беспозвоночных животных и, в частности, пиявок не согласу-

ются с кибернетическими принципами организации и функционирования самоуправляемых систем. В связи с этим следует отметить следующее.

Во-первых, прямые и обратные связи в той или иной степени (с разной силой) развиты и существуют между отдельными управляющими и управляемыми подсистемами особой таксона всегда, а не появляются на определенных этапах его филогенеза, как полагает В.М. Эпштейн. Во-вторых, в филогенезе «смена лидеров» отсутствует: центральная нервная система (ЦНС) не может в процессе филогенеза таксона переходить из разряда управляющей системы в разряд управляемой другими органами и системами органов. Усиление развития последних – это не свидетельство повышения их статуса до управляющего уровня. Это следствие *изменений адаптивной стратегии* таксона, обусловленных изменениями условий обитания (входной информации).

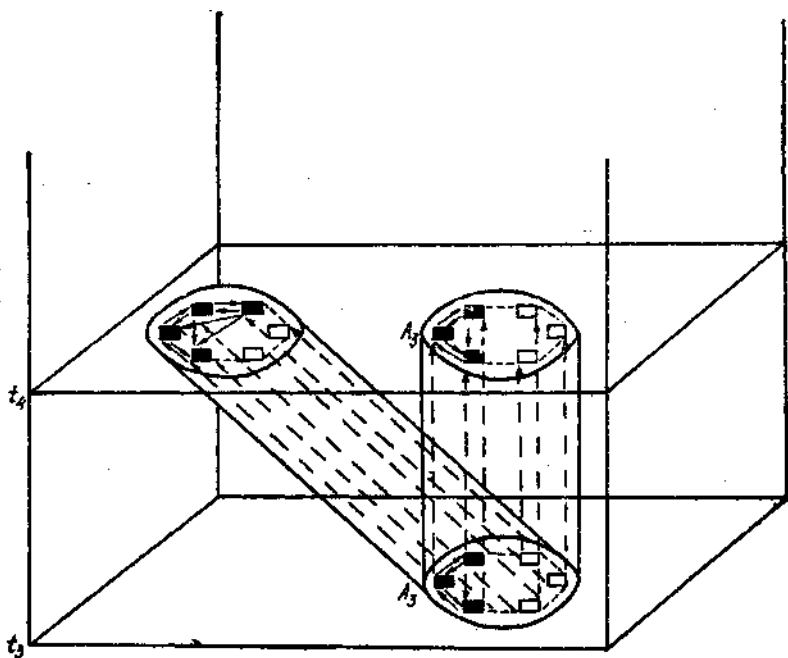


Рис. 3.12. Фрагмент родословного дерева, в ветвях которого указаны прямые и обратные связи между органами в филогенезе (по Эпштейну, 1984).
Объяснения в тексте

Преобразования информации экологической среды воспринимаются ЦНС и постепенно с ее помощью трансформируются в изменения генетической информации и фенотипов особей данного таксона.

Таким образом, под влиянием управляющих воздействий ЦНС и генетической системы специфично изменяются структурно-функциональные параметры других органов и их систем. Последние оказывают определенное (гораздо менее выраженное) воздействие на ЦНС и генетическую систему в форме обратных связей. В результате таких взаимодействий (прямых и обратных связей) непрерывно корректируется состояние всей системы организма и вырабатывается его адаптивная стратегия, адекватная формирующейся экологической обстановке.

7.3. Позвоночные Metazoa как биосистемы

Кибернетические представления об организме позвоночных, прежде всего млекопитающих и в частности человека, развиты В.И. Федоровым (2000а, б, 2003). Поэтому изложение данного раздела будет основано главным образом на его работах с некоторыми дополнениями и уточнениями.

7.3.1. Классификация управляющих систем организма позвоночных

Согласно представлениям В.И. Федорова, *процессы управления у животных*, в частности позвоночных, интегрирующие их физиологические системы в целостный организм, являются многоуровневыми. При этом каждому уровню соответствует специфическая управляющая система, контролирующая и интегрирующая процессы на нижележащем уровне, т.е. взаимоотношения между управляющими системами являются иерархическими: старшие по рангу системы задают настройку младшим в порядке их соподчинения.

По первоначальным представлениям В.И. Федорова (2000а), высший ярус в этой иерархии занимает нервная система (НС): она определяет настройку всех нижележащих управляющих систем, координирует деятельность всего организма, в том числе его взаимодействие с внешней средой. Следующий уровень занимает эндокринная система (ЭС), поскольку обеспечивает заданный НС режим функционирования всех

подсистем организма, его гомеостатические и адаптационные процессы и, в свою очередь, участвует в настройке управляющих систем нижележащих уровней. В подчинении у НС и ЭС находятся системы управления деятельностью жизненно важных органов. Эти системы представлены различными структурно-функциональными образованиями, которые В.И. Федоров предложил назвать *внутриорганными гомеостатическими аппаратами* (ВГА). Например, в сердце это синоатриальный и атриовентрикулярный узлы, в почке – юкстагломерулярный комплекс, интерстициальные простагландинсинтезирующие клетки и продуценты калликреина, в печени – сахарный, липидный и т.п. гомеостаты, в легком – нейросекреторные паракринные образования в альвеолах. Совокупность ВГА В.И. Федоров назвал *внутриорганный управляющей системой* (ВУС) на основании того, что ее сигналы оказывают регулирующее воздействие на организм в целом, а деятельность координирована с инвариантом организма.

НС, ЭС и ВУС определяют настройку генетических аппаратов эффекторных (т.е. рабочих) клеток. Совокупность этих аппаратов (геномов) В.И. Федоров назвал *генетической управляющей системой клеток* (ГУСК). Последняя управляет синтезом белков, необходимых для жизнедеятельности всех систем организма.

Низший ярус в иерархии управляющих систем отведен мультиферментной системе, рассматриваемой в качестве *метаболической управляющей системы* (МУС) (Федоров, 2000а). Она обеспечивает регуляцию всех биохимических процессов: синтез (анаболизм) всех веществ (кроме белков), превращение (метаболизм) и распад (катаболизм) всех веществ, включая белки. МУС представлена всеми ферментами (ферментными системами) организма и находится под контролем всех вышележащих управляющих систем. Взаимодействие всех управляющих систем организма осуществляется посредством прямых и обратных связей.

Впоследствии В.И. Федоров (2003) внес существенные изменения в свою концепцию иерархии управляющих систем организма (рис. 3.13).

Высший ярус в этой иерархии он отвел *генетической управляющей системе развития целостного организма* (ГУСРО). По мнению В.И. Федорова, последняя определяет онтогенетическое проявление фенотипа, т.е. реализацию наследственно обусловленных внешних и внутренних признаков организма (морфологических, анатомических, физиологических, биохимических, этологических, экологических), формирование и развитие нижележащих управляющих систем (этим

задается настройка всем остальным системам организма). ГУСРО представлена генотипом организма. По поводу последнего необходимо уточнение: генотип включает все гены организма, в том числе и принадлежащие ГУСК. Последние, следовательно, не входят в ГУСРО.



Рис. 3.13. Иерархия систем организма животного (по Федорову, 2003)

Наличие иерархии и кибернетических связей между регуляторными системами организма животных не вызывает сомнений и у специалистов-биохимиков (Северин и др., 2004) (рис. 3.14).

Сказанное свидетельствует, что в данном случае моделируется ситуация идеального организма, т.е. за основу взяты традиционные представления, исторически сложившиеся и распространенные в биологии. Между тем, как будет показано далее (см. раздел 8.2), можно утверждать, что каждый эукариотический организм (тем более организм позвоночного животного) представляет собой симбиотическую систему, т.е. включает не только собственный организм, но и организмы видов-симбионтов (комменсалов, мутуалистов, паразитов и др.). Последние структурно-функционально взаимосвязаны с организмом вида-хозяина,

включены в его метаболизм и оказывают на него значительное управляющее воздействие. В этой связи представляется, что схема иерархии управляющих систем многоклеточного организма (рис. 3.13) должна быть дополнена блоком организмов-симбионтов. Этот блок можно назвать *симбиотической управляющей системой* (СМС), внутри которой между разными видами-симбионтами устанавливается своя иерархия.

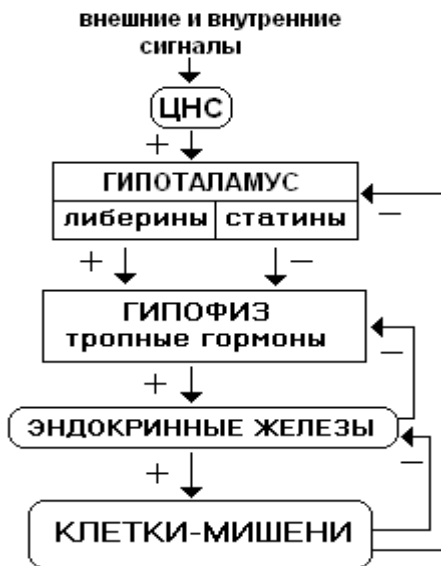


Рис. 3.14. Схема взаимосвязи регуляторных систем организма млекопитающего (по Северину и др., 2004): «+» – положительные связи, «-» – отрицательные связи

7.3.2. Классификация подсистем управляющих систем организма позвоночных

По мнению В.И. Федорова (2000а, 2003), каждый функциональный процесс состоит из *элементарных актов*, контролируемых элементарными управляющими системами – *элементарными управляющими единицами* (ЭУЕ). Тогда совокупность элементарных актов составляет от-

дельный элементарный функциональный процесс (ЭФП), а управляет им совокупность управляющих единиц – функциональный ансамбль (ФАН) (управляющая система отдельного функционального процесса).

Как полагает В.И. Федоров, различные функциональные процессы могут комбинироваться из одних и тех же элементарных актов. Поэтому различные ФАН являются комбинациями ЭУЕ. Тогда для управления каждым функциональным процессом всякий раз динамически формируется подмножество ЭУЕ.

В нервной системе к ЭУЕ В.И. Федоров относит отдельный *нейрон*, выходным сигналом которого является медиатор, воздействующий на другой нейрон или на клетку-мишень. Так осуществляется элементарный акт в области нервной системы. ЭУЕ эндокринной системы служит *гормонопоэтический элемент* (особая структура, орган, например, нейросекреторные клетки гипоталамуса, эндокринная железа), выходным сигналом которого является гормон. Последний оказывает регулирующее воздействие на элементы нижележащих управляющих систем. ЭУЕ внутриорганной управляющей системы – *пейсмекер*, являющийся частью внутриорганного гомеостатического аппарата (например, проводящей системы сердца). Выходной сигнал пейсмекера – физиологически активные вещества, с помощью которых, во-первых, осуществляется взаимодействие между отдельными частями внутриорганного гомеостатического аппарата и, во-вторых, оказывается дистантное регулирующее воздействие на различные ткани-мишени. ЭУЕ генетических управляющих систем (ГУСПО и ГУСК) – *генная единица (цистрон)*, определяющая синтез полипептидной цепи, являющейся в данном случае выходным сигналом управляющей единицы. ЭУЕ метаболической управляющей системы – молекула *фермента*, а выходной сигнал этой ЭУЕ – молекула *продукта* биохимической реакции.

7.3.3. Принципиальная организация и свойства элементарной управляющей единицы (ЭУЕ) позвоночных животных

По мнению В.И. Федорова (2000а, 2003), все перечисленные выше ЭУЕ организованы и функционируют принципиально одинаково. При этом *любая ЭУЕ имеет несколько типов входных и только один тип выходного элементов*. Например, входными элементами нейрона являются дендриты, а выходным – его аксон; у гормонопоэтического образования таковыми служат рецепторы и собирательная вена, у пейсмекера

ра – рецепторные образования и эффекторная клетка, у цистрона – белки-агенты внутреннего управления и соответствующая рибосома, в МУС – регуляторные и активный центры фермента.

Считается, что входные элементы ЭУЕ воспринимают информацию: 1) от иерархически старших управляющих систем; 2) от иерархически старших ЭУЕ той же управляющей системы; 3) от параллельно действующих ЭУЕ; 4) по обратным связям от иерархически младших ЭУЕ той же управляющей системы; 5) по обратным связям от объектов управления (в состав которых входят иерархически младшие управляющие системы); 6) по обратным связям, информирующим о параметрах управления; 7) по внутренним обратным связям в рассматриваемой ЭУЕ (рис. 3.15).

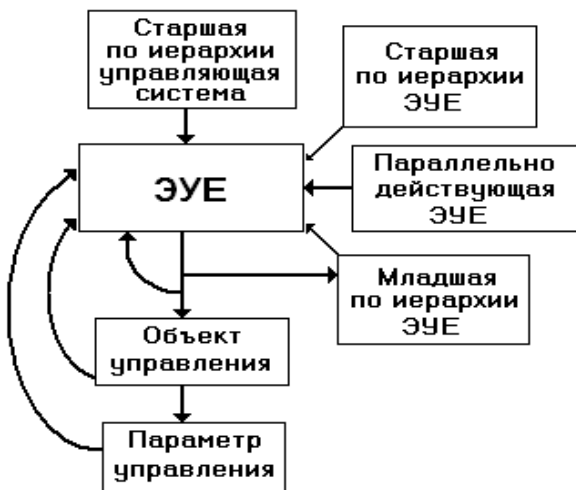


Рис. 3.15. Связи элементарной управляющей единицы (ЭУЕ)
(по Федорову, 2003)

Материальными носителями информации в этих случаях являются входные сигналы самой разной химической и физической (в том числе механической) природы. При этом ЭУЕ производит *пространственный анализ информации* (т.е. одновременную оценку информации, поступающей по разным входам) и *временной анализ информации* (т.е. оценку

сигналов, поступающих в ЭУЕ последовательно по одному входу). На входы ЭУЕ одновременно поступают сигналы разных знаков: положительные и отрицательные, т.е. повышающие и понижающие активность ЭУЕ. Последняя осуществляет *пространственно-временную интеграцию информации*. Благодаря этому учитывается комбинация входных сигналов разных знаков и интенсивности. Интеграция информации позволяет ЭУЕ корректировать свой режим функционирования только в одном направлении: усиления или ослабления деятельности, включения или выключения.

Степень восприятия ЭУЕ химических сигналов, поступающих к ней по каждому входу, зависит от конформации входного элемента, т.е. от пространственного распределения и количества соответствующих функциональных групп атомов в молекуле (молекулах) рецептора ЭУЕ.

Величина, характеризующая стерическое сродство входа ЭУЕ к входному сигналу (т.е. конфигурационное совпадение молекул входного элемента и молекул, являющихся входными сигналами), названа В.И. Федоровым *весом входа*. Эта величина обуславливает парциальный (удельный) вклад данного входа в изменение состояния ЭУЕ в целом. Вес входа является переменной величиной, поскольку изменяется во времени в зависимости от внутренней и внешней настройки конформации молекулы (молекул) рецептора (входного элемента). Вес входа повышается, если растет частота поступающих к нему сигналов (и наоборот). Если на другие входы ЭУЕ сигналы поступают с гораздо меньшей частотой или не поступают вовсе, то такие входы инактивируются вплоть до отключения.

Реакция ЭУЕ на совокупность входных сигналов разного знака и интенсивности происходит только тогда, когда интегративная величина указанных сигналов превышает некоторое *пороговое значение*. *Порог ЭУЕ* – переменная величина, характеризующая внутреннее интегративное состояние ЭУЕ в каждый момент времени (Федоров, 2000а). Это обусловлено тем, что порог определяется конформацией молекул рецепторов (в нервной, эндокринной и внутриорганный управляющих системах), белков внутреннего управления в генетической управляющей системе, регуляторных центров фермента.

Таким образом, порог определяет уровень активности ЭУЕ в каждый момент времени. Изменение порога (активности ЭУЕ) происходит при условии (Федоров, 2003):

$$| \sum_i P_i \alpha_i(t) - \sum_j R_j \beta_j(t) | > \varphi(t),$$

где t – время, $\varphi(t)$ – порог ЭУЕ в момент времени t , α_i – вес усиливающего входа i , β_j – вес ослабляющего входа j , P_i – интенсивность сигнала, поступающего на i -й вход в момент времени t , R_j – интенсивность сигнала, поступающего на j -й вход в момент времени t , $i = 1, \dots, m$; $j = 1, \dots, n$.

Из приведенного уравнения следует, что если величина каждого отдельного сигнала меньше порога, то сумма всех поступающих сигналов на входы ЭУЕ может превышать пороговое значение и оказывать модулирующее воздействие на функционирование ЭУЕ, изменять ее активность. Такое изменение активности ЭУЕ входными сигналами выражается в *амплитудной* и *частотной модуляции* функционирования ЭУЕ. Амплитудная модуляция выражает зависимость ответной реакции ЭУЕ от *интенсивности входного сигнала*: чем она больше, тем сильнее ответная реакция. Частотная модуляция отражает зависимость характера реакции ЭУЕ от *частоты входного сигнала*: частота ответных реакций положительно коррелирует с частотой поступления сигнала. Оба вида модулирующего воздействия происходят одновременно в форме комбинированной *амплитудно-частотной модуляции* ЭУЕ. Ответная реакция ЭУЕ на входные сигналы сопровождается генерированием *выходного сигнала* по истечении некоторого *латентного периода*, во время которого ЭУЕ обрабатывает и анализирует информацию, поступившую на входы, и формирует данный ответный сигнал. Схема организации ЭУЕ представлена на рисунке 3.16.

По мнению В.И. Федорова (2000а), изложенные принципы организации и функционирования универсальны для ЭУЕ разных управляющих систем организма.

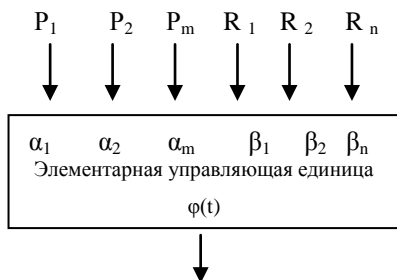


Рис. 3.16. Общая схема элементарной управляющей единицы (ЭУЕ)
(по Федорову, 2003)

7.3.4. Принципы организации и свойства функциональных ансамблей управляющих систем позвоночных животных

Как уже отмечено, совокупность ЭУЕ (относящихся к разным управляющим системам организма), временно объединенных в данный момент для управления каким-либо отдельным элементарным процессом, образует *функциональный ансамбль* (ФАН) (рис. 3.17).

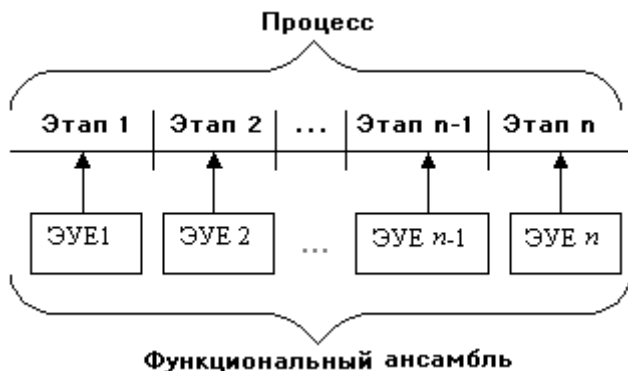


Рис. 3.17. Принцип формирования функционального ансамбля из элементарных управляющих единиц (ЭУЕ) (по Федорову, 2003)

По мнению В.И. Федорова (2000а, 2003), ФАН в нервной системе – это *нервная сеть* (совокупность нейронов, управляющая отдельным процессом), в эндокринной системе – *эндокрион* (система гормоноподобных элементов, регулирующих отдельный процесс); во внутриорганной управляющей системе – *внутриорганный гомеостатический аппарат* (совокупность пейсмекерных единиц), в генетической управляющей системе клетки – *генетический ансамбль* (оперон – совокупность цистронов), в метаболической управляющей системе – *полиферментная система* (функциональный ансамбль ферментов). Совокупности всех ФАН одного вида и образуют классы указанных управляющих систем.

Формирование ФАН, как правило, детерминировано: функционально объединяются те ЭУЕ (разных управляющих систем организма), которые регулируют элементарные акты данного функционального процесса (Федоров, 2000а, 2003). Например, для синтеза стероидного гормона в надпочечнике формируется ФАН, включающий ферменты, регулирующие соответствующие реакции, и цистроны, кодирующие структуру молекул данных ферментов. При этом в ФАН будут участвовать те необходимые ЭУЕ (от соответствующих управляющих систем), пороги которых минимальны в данный момент времени. Например, участвовать в биосинтезе будет та молекула фермента (из двух одинаковых), активный и регуляторный центры которой в данный момент «изостеричнее» субстрату. Среди нейронов одного вида в формировании нервной сети будет участвовать нейрон с наименьшей величиной порога (с наибольшим мембранным потенциалом). Следовательно, формирование ФАН – статистически квазивероятностный процесс отбора ЭУЕ, хотя и детерминированный соответствующим функциональным инвариантом (актуальной для организма функциональной «задачей») (Федоров, 2003).

Математически сущность ФАН может быть отражена следующим образом (Федоров, 2000а, 2003): во-первых, если A_i – некоторая управляющая система организма, то она состоит из множества ЭУЕ – a_i , т.е. $a_i \in A_i$; во-вторых, для j -го функционального процесса необходимы соответствующие ЭУЕ – α_i^j , и тогда сформированный из них ФАН (F) может быть описан формулой

$$F_j = \bigcup_i \alpha_i^j .$$

По мнению В.И. Федорова (2003), благодаря взаимным связям одни и те же ЭУЕ могут принимать участие в формировании разных ФАН.

7.3.5. Мозг высших позвоночных как особая управляющая система живой природы

На ранних стадиях эволюции позвоночных функции мозга были крайне примитивны, но постепенно вследствие генетической изменчивости, наследования и естественного отбора МГСУ в целом эти функции наращивались и давали обладателю все большие преимущества в

борьбе за существование (Ратнер, 2002). Мозг является одним из важнейших ароморфозов. На некотором этапе эволюции он начал выполнять сложные аналитические, а затем и прогностические функции на основе формирования особого, виртуального мира, включающего память, язык, сознание, интуицию и другие атрибуты информационной деятельности. Такие функции свойственны мозгу человека, который стал доминирующим видом биосферы: сравнительно быстро заселил континенты и подчинил себе деятельность очень многих других биологических видов. При этом человеческий мозг как система управления является продуктом эволюции МГСУ в направлении блочно-модульного и иерархического усложнения, а его виртуальный мир в большой степени – это продукт информационной деятельности самого человека и человечества. По мнению В.А. Ратнера (2002), аксиомой является то, что виртуальные миры существуют только в пределах систем управления или связывающих их носителей информации. Проблемы самовоспроизведения мозга человека нет, поскольку оно обеспечено принадлежностью к высшим ярусам биологической организации. Но в процессе эволюции цивилизации человек столкнулся с некоторыми функциональными ограничениями мозга и сознательно пытается их преодолеть с помощью технических средств. Вследствие этого был изобретен компьютер с непрерывно расширяющимися интеллектуальными способностями и виртуальным миром. Воспроизведение и деятельность компьютеров пока осуществляются под контролем человека, но постепенно становятся автономными процессами.

Мозг человека является частью высших уровней кибернетической организации живой материи. МГСУ клетки и организма (индивидуума) составляет основу этой организации и обладает своим миром информационных сущностей (Ратнер, 2002). Среди них фундаментальными можно считать гены, функциональные сайты, опероны, генетические сети, мобильные элементы, каталитические активности, специфичности, программы онтогенеза, генетический язык, в том числе генетический код и др. Естественно, этот информационный мир МГСУ принципиально отличается от информационного мира человеческого мозга как целого. Но оба этих мира (как и все виртуальные миры) в определенной степени согласованы между собой и с миром окружающей реальности (рис. 3.18).

При столкновении с непонятными явлениями действительности искусственный человек, имеющий опыт научного подхода, откладывает решение возникшей проблемы на завтра, неискусственный человек создает в

этом случае образы, которые ему неподвластны: бог, судьба, мировой разум и т.п.; однако «для бога нет места в реальной природе, ему «забронировано» место в информационной картине мира человеческого мозга, не более того» (Ратнер, 2002, с. 186).



Рис. 3.18. Схема отношений «миров» и систем управления (по Ратнеру, 2002)

7.3.6. Историческое развитие, онтогенез и организация локомоторного аппарата животных

Двигательная активность животных как самоуправляемых биосистем есть реализация (преимущественно локомоторным аппаратом) программ действий, синтезируемых мозгом на основе информации о внешней среде и всех процессах внутри организма, под влиянием наследуемых биологических особенностей (специфика генома) и накопленного организмом индивидуального «опыта» (Савинов, 1987). В результате тесная связь характеристик двигательных актов с параметрами физиологических процессов, основными чертами организации и особенностями экологии животных в онто- и филогенезе закономерна. Вообще, двигательная активность (поведение) выступает в роли важного фактора эволюции (Панов, 1983). В этой связи, значимость структурно-функциональных изменений локомоторного аппарата в онто- и филогенезе сопоставима с эволюционной ролью двигательной активности (поведения). Анализ многих работ, касающихся вопросов исторического развития

разных групп животных, в особенности основывающихся на данных по эволюции двигательных аппаратов, позволил заключить, что: 1) на каждом этапе филогенеза группы (таксоны) животных вырабатывают строго определенные способы локомоции и двигательный аппарат, строение которого находится в глубокой взаимосвязи с образом жизни групп и всей их организацией; 2) при этом всегда соблюдается преемственность между исходными и производными конструкциями локомоторного аппарата; 3) приобретение или утрата определенного способа локомоции, равно как и осуществление исходного способа движения меньшим числом локомоторных органов, чем в анцестральном двигательном аппарате (редукция крыльев, ног или утрата ими локомоторной функции) сопровождают становление групп животных высокого ранга (Савинов, 1987). Наряду с этим, структурно-функциональные изменения локомоторного аппарата являются характерными процессами онтогенеза, отражают его специфику в разных группах животных и несут ценную информацию об особенностях их филогенеза.

Эти положения отражают общие закономерности эволюции локомоторных систем животных. Так, например, они позволили автору: 1) целенаправленно произвести сравнительно-морфологический анализ локомоторной скелетно-мышечной системы в онтогенезе цикадовых (Insecta-Homoptera, Auchenorrhyncha) (Савинов, 1983, 1984, 1986, 1987, 1990, 1992) – таксона насекомых, представляющего большой интерес в эволюционном плане; 2) на этой основе стало возможным: а) реконструировать пути эволюции их локомоторного аппарата, б) предложить схему филогенетических отношений крупных групп цикадовых (ранга надсемейств), в) доказать, что у цикадовых, псиллид и алейродид прыжковая локомоция и обеспечивающие ее скелетно-мышечные комплексы развивались независимо, у клопов такая локомоция отсутствует изначально и что вообще первичными способами передвижения насекомых являются ходьба и полет, а не прыжковая локомоция. При этом автор исходил, в частности, из того, что личинки и имаго отдельных групп цикадовых сохраняют в заднегруди (как и в мезотораксе) исходный для грудных сегментов насекомых «ходильный» скелетно-мышечный комплекс: первичную плеиральную аподему, апофиза которой связана с тергитом и стернитом специальными мышцами – 1 m. $tgpl_3$, 2 m. $stpl_3$ (рис. 3.19). В процессе эволюции, очевидно, при переходе от обитания в кронах древесной растительности к обитанию среди травянистых растений или в припочвенных биотопах взрослые особи и ли-

чинки большинства цикадовых предпочитают ходьбе и полету прыжковую локомоцию как более эффективную в таких условиях жизни.

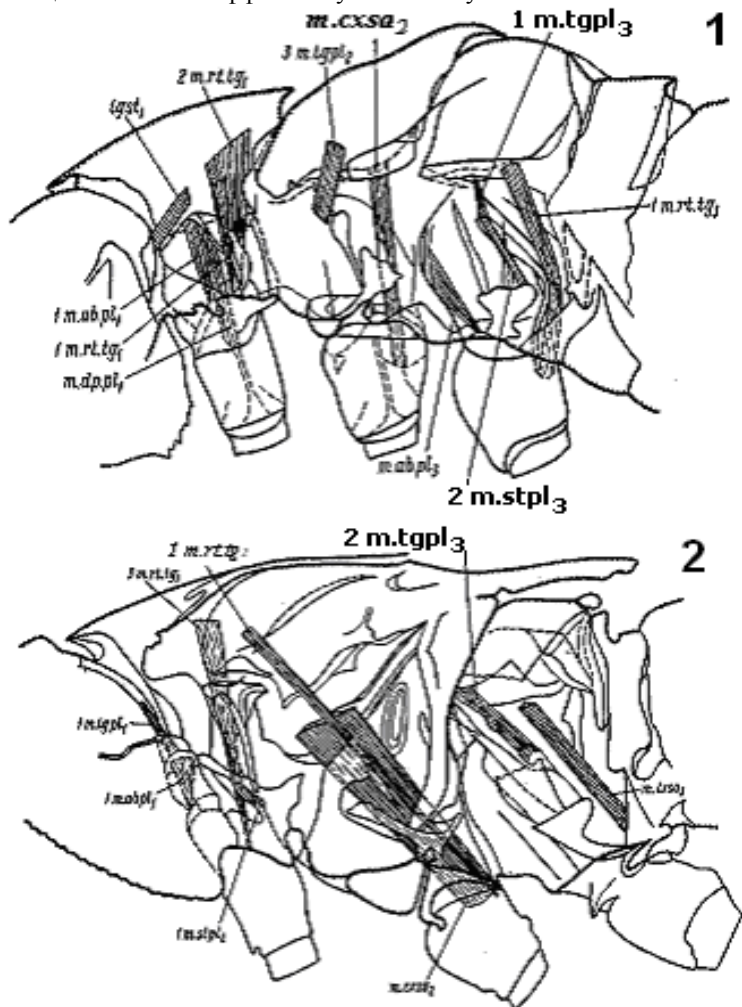


Рис. 3.19. Элементы локомоторной скелето-мышечной системы личинки 5-го возраста (1) и имаго (2) ивовой пенницы *Aphrophora salicina* (по Савинову, 1990)

Это обусловило замену упомянутого «ходильного» комплекса вторичными скелетно-мышечными элементами (рис. 3.19), обеспечивающими передвижение с помощью прыжков. В связи с этим нами было высказано предположение о направленности эволюции способов локомоции (и, соответственно, строения локомоторного аппарата) цикадовых: древнее сочетание ходьбы и полета → добавление к этому сочетанию прыжка → только ходьба и прыжки (брахиптеризация) (Савинов, 1987).

Таким образом, наши эволюционно-морфологические исследования показали, что онтогенетические изменения локомоторной системы насекомых с неполным превращением несут важную информацию о филогенезе этой системы (в соответствии с основным биогенетическим законом). При этом обнаружилось, что комплексы элементов локомоторной системы *Hemimetabola*, ответственные за реализацию эволюционно «молодого» способа движения (прыжка) этих насекомых претерпевает в онтогенезе принципиальные изменения. Это не подтверждает традиционного мнения о «простоте» («прямолинейности») морфогенетических процессов онтогенеза *Hemimetabola*.

Изучая скелетно-мышечные системы организмов, важно учитывать, что, во-первых, онтогенетическая пластичность и авторегуляционные возможности мышц выше, чем связанных с ними скелетных элементов; во-вторых, крупные скелетно-мышечные комплексы в целом менее эволюционно лабильны, чем их отдельные элементы (Иорданский, 2001).

САМОУПРАВЛЯЕМЫЕ БИОСИСТЕМЫ НАДОРГАНИЗМЕННОГО УРОВНЯ

Глава 8. Самоуправляемые биосистемы популяционного уровня

8.1. Некоторые представления о популяционных системах, имеющиеся в биологической литературе

Рассмотрение популяций организмов как систем, тем более в кибернетическом аспекте, предпринималось очень немногими исследователями. Существуют работы, в которых организация популяций анализируется с позиций «чистого» системного подхода, т.е. без обращения к сугубо кибернетическим атрибутам. В этих случаях выявляются разные категории структуры популяции. Такие исследования расширяют наши знания об организации популяционных систем и подготавливают базу для кибернетических интерпретаций.

В этой связи обратимся сначала к работам, в которых в указанном аспекте рассматриваются популяции растений. Так, Ю.А. Злобин (1980, 1989, 1996) отмечал, что особи как элементы ценопопуляций растений неравноценны (полиморфны). Это явление обуславливает, например, генетическую, возрастную, размерную (виталитетную) и половую структуру фитопопуляций. Такая гетерогенность закономерна и порождает системные свойства рассматриваемых надорганизменных образований. Поэтому популяции растений, с одной стороны, могут рассматриваться как подсистемы фитоценоза, а, с другой стороны, сами ценопопуляции могут подразделяться на следующие подсистемы (субценопопуляции): а) половые — у двудомных растений, включающие в себя особи одного пола, б) возрастные — в состав которых входят особи одного возрастного состояния, в) виталитетные — объединяющие особей одинакового жизненного состояния (Злобин, 1989). Такие подсистемы ценопопуляции связываются определенными функциональными отношениями, что и обеспечивает целостность ценопопуляции как системы.

В данном контексте особый интерес представляет статья А.В. Ивашова (1987) «Популяционные системы и их атрибуты», в которой при рассмотрении популяционных систем был намечен переход от «чистого» системного подхода к познанию популяций как кибернетических систем. Поэтому следует остановиться на основных положениях этой работы.

А.В. Ивашов исходил из того, что основными атрибутами популяции как системы должны быть: 1) состав элементов; 2) совокупность связей между ними (являющихся внутренними системообразующими связями); 3) состав элементов окружающей среды как системы более высокого уровня, в которую входит популяция в качестве элемента; 4) совокупность прямых и обратных связей (или воздействий) между элементами популяции и элементами окружающей среды (внешние системообразующие связи). Таким образом, за исключением пункта о прямых и обратных связях, являющихся неперенными атрибутами кибернетической системы, остальные признаки, перечисленные выше, суть атрибуты «чистого» системного подхода.

По мнению А.В. Ивашова, в соответствии с первым из перечисленных им системных атрибутов элементами популяции следует считать только *особи*, так как при членении последних популяция перестает быть системой надорганизменного уровня. А.В. Ивашов уточняет, что принадлежность особей популяции одному виду одновременно делает их и элементами системы другого уровня интеграции – *видового* и указывает на определенное единообразие их генетических программ.

Согласно второму системному атрибуту, внутренними системообразующими связями, определяющими структуру панмиктической популяции, А.В. Ивашов считает связи, обусловленные панмиксией и в основном являющиеся информационными (т.к. они реализуются в процессе передачи наследственной информации от одной особи к другой). Что касается агамных, партеногенетических и самооплодотворяющихся форм, то у них внутренние системообразующие связи такого типа ослаблены, но сохраняется временная внутренняя структура надорганизменного уровня за счет передачи наследственной информации от родителей к потомкам. По мнению А.В. Ивашова, в целом же можно считать, что связи между элементами панмиктических систем и группировок, включающих особей других форм размножения, однотипны: в период размножения они имеют информационный, в остальное время – в основном опосредованный (через внешнюю среду) вещественно-энергетический характер.

В соответствии с третьим системным атрибутом в состав элементов внешней среды (как системы более высокого порядка, в которую интегрирована популяция) А.В. Ивашовым включены особи данной популяции, особи других видов и абиотические компоненты экосистемы. В последней популяция определенным образом структурирована в пространстве и во времени, а с функциональной точки зрения адекватно (согласно генетической программе) интегрирована в трофическую сеть, участвуя в трансформации веществ и формировании потока энергии. При этом прямые и обратные связи (взаимодействия) особей популяции с окружающей средой создают внешнюю структуру популяционной системы.

Таким образом, по мнению А.В. Ивашова (1987, с. 615), «популяция представляет собой систему, элементами которой являются особи одного вида; ее внутренняя структура поддерживается за счет непосредственных связей, реализующихся в процессе размножения особей, а внешняя – за счет непосредственных материальных, энергетических и информационных связей, реализующихся в процессе взаимодействия особей с элементами экологических систем более высокого уровня интеграции (биогеоценозов и т.п.)».

На основе системного подхода А.В. Ивашов попытался выработать рациональную методологию определения границ популяций. Он считает, что использование для этого традиционных атрибутов, характеризующих внутренние системообразующие связи (территориальные и изоляционные критерии), не оправдывает себя. По мнению А.В. Ивашова, перспективнее рассматривать более прочные внешние системообразующие связи (обусловленные взаимодействием популяции с внешней средой), носящие не только информационный, но и вещественно-энергетический характер. Эти связи реализуются в течение всего онтогенеза особи (следовательно, и всего срока жизни популяции), и, как полагает А.В. Ивашов, их легче выявить прежде всего на границах экосистем разного ранга, в которые входят в качестве элементов особи данной популяции. Поскольку биогеоценоз определенным образом структурирован, то, по мнению А.В. Ивашова, важно рассмотреть с позиций системного подхода особенности группировок особей популяции в пределах структур биогеоценоза. Он и попытался это сделать, исходя из представлений о мозаичном сложении популяции как системы и принципа иерархической соподчиненности ее компонентов-мозаик (группировок особей).

В соответствии с этим автором рассматриваемой концепции были выделены *мозаики*: а) *первого уровня*, состоящие как минимум из двух особей, тесно связанных отношениями воспроизводства потомства, генетически и вещественно-энергетическими связями разного характера (клон, семья, стадо, ценоячейка, концентр индивидуальной консорции); б) *второго уровня*, складывающиеся из мозаик первого уровня (микрораспуляция, дем, субраспуляция); в) *третьего уровня*, состоящих из мозаик второго уровня, объединяемых, во-первых, достаточной однородностью биотопической среды, во-вторых, отсутствием существенных изоляционных барьеров (биотической и абиотической природы); этот уровень мозаик соответствует терминам «распуляция», «экологическая распуляция», «ценораспуляция» и территориально совпадает с экосистемами уровня биогеоценоза, парцеллы. Наряду с этим А.В. Ивашов предполагает, во-первых, что для разных биологических видов число выделяемых уровней интеграции особей (распуляционных мозаик) может зависеть от их биологических особенностей; во-вторых, подчеркивает, что представленная выше иерархия мозаик – изменчивое, динамичное явление, особенно у видов быстро размножающихся и значительно меняющих свою численность, в условиях выраженной сезонности экологических факторов, специфики биогеоценозов. При этом каждая внутривраспуляционная группировка-мозаика обладает специфическими признаками, выполняет свою биологическую роль, а количественные и качественные изменения мозаик обуславливают изменение свойств распуляции как целого. В результате, сложная внутривраспуляционная структура обеспечивает оптимальную плотность, генетическую стабильность и адаптацию распуляции к условиям экосистемы.

Определив системные атрибуты распуляции, А.В. Ивашов попытался выявить у нее и кибернетические свойства. В этой связи он отнес распуляцию к типу очень сложных дискретных стохастических систем с малой степенью целостности. Такие системы (несмотря на их большую сложность) характеризуются сравнительно низким уровнем организации: их корпускулярная структура облегчает комбинаторику и процесс естественного отбора среди элементов-особей, обеспечивая гибкое (но неэкономное) приспособление к ненаправленным изменениям внешней среды. Как самоорганизующиеся и самоуправляемые системы распуляции способны восстанавливать свою структуру после сильных возмущающих воздействий внешней среды. Но по истечении больших периодов времени их организация качественно меняется: распуляции являются элементарными эволюционирующими единицами надорганизменного

уровня. Организация популяции как самоуправляемой системы имеет особый вид пространственно-временной упорядоченности, служащей достижению «цели» популяционной системы – сохранению своего существования. Программа такого функционального инварианта заключена, очевидно, в генофонде популяции и складывается из отдельных генетических программ особей.

Как и все биосистемы, популяция является открытой системой, взаимодействующей с окружающей средой на основе обмена веществом, энергией и информацией. Последнюю категорию А.В. Ивашов (1987, с. 615) трактует как «отношения между материальными носителями или их свойства, воспринимаемые системой (на основе сходства, сродства, подобия или комплементарности к ним) в форме отображения или сообщения». Чем выше степень сродства или комплементарности между взаимодействующими элементами систем (в данном случае между популяцией и экосистемой), тем меньше энергетических затрат на обмен информацией между ними.

Наряду с этим А.В. Ивашов поддерживает мнение о том, что системы надорганизменного уровня лишены изолированного канала связи. Роль последнего выполняет окружающая среда. Вероятно, поэтому степень детерминированности кодовых связей в надорганизменных системах значительно ниже. Это может быть обусловлено малой надежностью внешней среды как канала связи и вероятностным характером взаимодействия данной системы (популяции) с окружающей средой (экосистемой). Генофонд популяции как ее интегральная генетическая программа в каждый момент времени координируется в соответствии с экосистемными условиями.

По мнению А.В. Ивашова, входы и выходы популяции представлены ее особями, количество, состояние и пространственно-временная организация которых в определенной степени детерминированы биогеоценозом. В этой связи, с одной стороны, автором рассматриваемой концепции поддерживается представление о пассивном управляющем воздействии на популяцию со стороны биогеоценоза. Это воздействие основано на обратных связях, выработанных в процессе длительной коэволюции между популяцией и соответствующими членами трофической сети. С другой стороны, отмечается, что настройка (состояние) входов и выходов (т.е. особей) корректируется индивидуальными управляющими (генетическими) программами особей.

Отмечая, что представления об информационных процессах в надорганизменных системах еще не сложились, А.В. Ивашов попытался вы-

яснить особенности этих процессов на внутривидовом уровне, в частности специфику актов обмена информацией между мозаиками разного порядка. При этом он исходил из представлений Л.Н. Серавина (1973) о трех основных формах передачи информации между системами (в которых эта передача сопровождается существенными изменениями материально-энергетического характера): 1) перенос информации вместе с объектом-носителем; 2) ее передача матричным способом; 3) передача информации с помощью подвижных сигналов.

С учетом этих представлений было отмечено, что в видовых мозаиках первого уровня возможны все три формы обмена информацией: 1) между особями в популяции (как правило, у всех видов) происходит обмен наследственной информацией путем передачи ее вместе с носителем – ДНК или РНК; 2) тиражирование этой информации происходит матричным способом в клетках по принципу комплементарности; 3) у многих видов организмов осуществляется обмен информацией между особями с помощью специальных сигналов.

По мнению А.В. Ивашова, информационный обмен между мозаиками второго порядка происходит: 1) в основном за счет переноса информации вместе с носителем – в форме миграции и эмиграции целых особей или гамет и 2) с помощью сигналов, которые могут информировать, например, о границах территорий, занимаемых группировками этого уровня (в частности, семьями). Такие же процессы передачи информации характерны и для мозаик третьего порядка. Поэтому вероятной особенностью информационных процессов на видовом уровне является преобладание первой формы информационного обмена – переноса информации вместе с ее носителями (особями и гаметами).

А.В. Ивашовым были рассмотрены также и вопросы реализации внешних информационных связей – в форме обмена информацией между популяцией и биогеоценозом. В данном случае основополагающими послужили кибернетические представления И.И. Шмальгаузена (1968) и А.А. Ляпунова (1970), согласно которым популяция управляется биогеоценозом.

По мнению И.И. Шмальгаузена (1968), биогеоценоз представляется не внешней средой для популяции, а своеобразным регулятором, в состав которого входит популяция, являющаяся одновременно регулируемым элементом биогеоценоза (Шмальгаузен, 1968). Согласно последней точке зрения, от биогеоценоза к популяции через зиготы каждого нового поколения происходит передача наследственной информации по линии прямой связи; при этом наследственная структура данных зигот

отражает влияние биогеоценоза и реализуется в развивающихся особях, вливающих в состав рассматриваемой популяции. Обратная информация передается биогеоценозу опосредованно через специфические формы жизнедеятельности отдельных особей данной популяции. Указанная информация преобразуется в биогеоценозе как регуляторе в результате естественного отбора и передается в популяцию с новым поколением преобразованных зигот — так замыкается элементарный цикл эволюционного преобразования популяции (рис. 4.1) (Шмальгаузен, 1968).

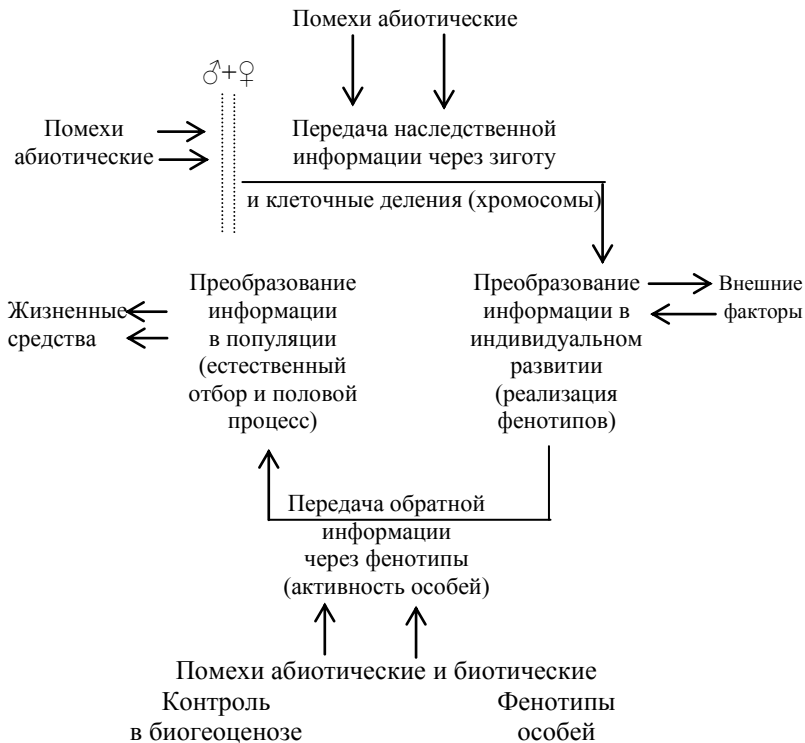


Рис. 4.1. Общая схема регулирующего механизма эволюции популяции как элемента биогеоценоза (по Шмальгаузену, 1968)

Соглашаясь в целом с представлениями о регулирующем воздействии биогеоценоза на популяцию, А.В. Ивашов (1987) дополнил их и высказал критические замечания по отдельным вопросам. Так, по его мнению, несмотря на то, что при взаимодействии с биогеоценозом популяция выступает в роли управляемой системы, она обладает и собственной программой управления (ПУ), базирующейся на индивидуальных управляющих программах особей. В основе ПУ, по предположению А.В. Ивашова, лежат информационные процессы, происходящие в мозаиках различного уровня и рассмотренные выше. По мнению А.В. Ивашова, мутации, которые И.И. Шмальгаузен (1968) относил к помехам, не всегда являются таковыми: они не только создают помехи в информационных процессах, но и, во-первых, поставляют исходный материал для генерирования новой информации, а во-вторых, могут выполнять роль внешнего регулятора (иногда единственного), поддерживающего гетерогенность популяционного генофонда. А.В. Ивашов предполагает, что такая ситуация возникает в случае, когда популяция постоянно подвержена направленному потоку мутационных воздействий. Механизмы генерирования новой информации и создания ее запаса, увеличивающие возможности популяционной системы, повышают ее устойчивость в неблагоприятных ситуациях, застраховывая от вымирания при действии случайных сильных помех. По мнению А.В. Ивашова, созданию запаса информации в немалой степени способствует и мозаичная структура популяций: специфика среды в мозаиках разного уровня и соответствующие этой специфике направления естественного отбора вместе с генетическим дрейфом и мутациями повышают вероятность удачной комбинаторики генов.

Наряду с этим если действие сильных помех становится регулярным, то они из возмущающих факторов могут превратиться в регулирующие: будут поддерживать в новых условиях экологическую и генетическую структуру популяции, если она сможет адаптироваться к действию упомянутых сильных помех. Передача информации в популяцию происходит не только под влиянием абиотических, но и биотических факторов экосистемы. Так, воздействие на популяцию хищников или паразитов также сопровождается поступлением в нее новой информации и изменением имеющейся (вследствие элиминации отдельных генотипов-фенотипов и их модификаций).

Таковы аспекты прямого воздействия (связи) биогеоценоза и популяции. Поток информации по линии обратной связи – от популяции к биогеоценозу – также реализуется через активность особей разных фе-

нотипов (в зависимости от их плотности). Если количество сходных фенотипов и плотность популяции значительны, то весьма существенно вещественно-энергетическое и информационное воздействие популяционной системы не только на ее пищевые ресурсы, как полагает А.В. Ивашов, но и на антагонистов (хищников, конкурентов), симбионтов, т.е. на популяции многих других видов данного биогеоценоза. В итоге, это воздействие обуславливает изменение генофондов популяций биоценоза и создает между ними динамическое равновесие посредством непрерывного обмена информацией по принципу обратной связи. А.В. Ивашов указывает, что за счет этого осуществляется биогеоэценотическая работа – процессы трансформации веществ и энергии, а также коадаптация видов данного биогеоценоза. По предположению А.В. Ивашова, возрастание потоков информации между популяциями разных видов и между внутрипопуляционными мозаиками усиливает биогеоэценотическую работу и повышает устойчивость условий существования популяций биогеоценоза.

Таким образом, по мнению А.В. Ивашова, анализ основных черт организации и функционирования популяции как биосистемы с использованием системного подхода и принципов кибернетики позволил выявить ряд специфических особенностей, отличающих их от биосистем организменного уровня.

Во-первых, популяционные системы отличаются низкой степенью целостности. Это обусловлено непостоянством, вероятностным характером внутренних (внутрипопуляционных) связей, в основном информационного типа (обмен особями, гаметами, наследственным материалом). Напротив, внешние системообразующие связи прочнее, поскольку имеют не только информационный, но и вещественно-энергетический характер. Поэтому внутрипопуляционные группировки (мозаики) как части популяционной системы интегрированы в экологические системы различного ранга. Здесь особи как элементы популяции тесно взаимосвязаны с другими биотическими компонентами экосистемы и совместно с ними выполняют биогеоэценотическую работу по трансформации веществ и энергии. Вследствие относительной слабости и вероятностного характера внутренних системообразующих связей и, напротив, большей прочности внешних связей именно последними и будут в основном определяться границы популяционных систем и их подсистем.

С заключением А.В. Ивашова о большей прочности внешних системообразующих связей по сравнению с внутренними связями нельзя со-

гласиться. Этот вывод противоречит кибернетическим принципам приоритета внутренних связей (законов поведения) самоуправляемой системы (биосистемы) перед факторами внешней среды (см. гл. 3), что и будет показано ниже при рассмотрении экспериментально обоснованной эволюционной концепции А.С. Северцова (1998).

Во-вторых, по мнению А.В. Ивашова, специфика кибернетических систем популяционного уровня (по сравнению с организмами) состоит в отсутствии специальных централизованных образований, осуществляющих прием, передачу, хранение и преобразование информации. Информационный обмен между группировками (подсистемами) популяции и между популяциями, а также их обмен информацией с остальными компонентами экосистемы происходит без специальных внутрисистемных (внутрипопуляционных) каналов связи по типу «перенос вместе с носителем информации». У организмов же преобладают матричный и сигнальный типы передачи информации. Однако, несмотря на определенную децентрализацию в популяционных системах, они обладают достаточной стабильностью и адаптированностью к условиям экосистемы за счет специфики гено- и фенотипического состава внутривидовых группировок, обусловленных особенностями естественного отбора внутри этих группировок. А это, в свою очередь, создает специфику вещественно-энергетических и информационных процессов в популяционных мозаиках разного уровня, которая также обеспечивает устойчивое функционирование популяционной системы.

Эти положения А.В. Ивашова, в отличие от его заключения о приоритете внешних системообразующих связей популяции, согласуются с эволюционной концепцией А.С. Северцова (1990а, б, 1998) о механизмах поддержания стабильности популяций и видов. Согласно этой концепции указанная стабильность обусловлена, во-первых, механизмом формирования внутривидового разнообразия, во-вторых, механизмом контрбаланса векторов движущего отбора. Формирование внутривидового разнообразия (т.е. явление полиморфизма – возникновение внутривидовых морф, экологических, сезонных рас и географических подвидов) дает возможность популяции и виду сохраняться в достаточно широком диапазоне экологических факторов: при ухудшении условий существования одна часть внутривидовых форм, мало соответствующих новой экологической ситуации, сокращает свою численность или вымирает, другая часть выживает или получает преимущество. Механизм контрбаланса векторов отбора сводится к тому, что разнонаправленные векторы движущего отбора, действующие на популяцию, взаимно пре-

пятствуют друг другу в формировании значительных гено- и фенотипических изменений у особей. При этом, согласно исследованиям А.С. Северцова, все векторы внутрипопуляционного отбора, обусловленные биогеоценотическим окружением, опосредованы внутрипопуляционными взаимодействиями особей. Популяция оказывается в определенной степени эмансипированной от внешней среды, и наиболее значимыми для ее существования и эволюции являются внутрипопуляционные связи. Популяция и биологический вид противостоят экосистемным перестройкам, обуславливающим их микроэволюционные изменения.

Важное значение для понимания причин специфичности организации, функционирования и эволюции популяций раздельнополых животных имеет теория полового дихроморфизма В.А. Геодакяна (1965, 1990, 1991), основанная на кибернетических положениях о самоуправляемых системах. Суть указанной теории в следующем.

Дифференциация полов является следствием диалектической специализации особей популяции по двум главным и взаимосвязанным аспектам эволюции: сохранения и изменения свойств биосистем. Благодаря этому раздельнополые виды обладают экономной формой информационного контакта со средой. Самки обеспечивают постоянную, а самцы – оперативную память популяции (вида) как самоуправляемой системы. В передаче управляющей информации от внешней среды к популяции самцы (представленные меньшим числом особей) играют основную роль. Поэтому норма реакции женских особей шире, чем у мужских. За счет модификационной изменчивости женские особи избегают зон интенсивного естественного отбора, сохраняют и передают потомству широкий спектр генотипов. Узкая норма реакции мужских особей заставляет их существовать в зонах интенсивного отбора и подвергаться значительной элиминации. Поэтому мужские особи передают следующему поколению только небольшую часть исходного спектра генотипов, максимально соответствующую экологическим условиям в данный период времени. Таким образом, генетическая информация, передаваемая женским полом потомству, консервативнее (она в основном – о прошлом данного биологического вида), а информация, передаваемая мужским, – селективнее (в основном – о настоящем). Интенсивный отбор заметно уменьшает число мужских особей, поэтому для сохранения вида они должны оплодотворять по нескольку женских. При этом часть новой генетической информации попадает от особей мужского пола только мужским потомкам. Поэтому скорость эволюции особей муж-

ского пола (их филогенетическая пластичность) больше, чем женских, несмотря на повышенную онтогенетическую пластичность последних. Развитие раздельнополой популяции регулируется благодаря указанным выше явлениям: в сильно изменчивой (экстремальной) среде они выражены сильнее, в менее изменчивой (оптимальной) – слабее.

Рассмотренная концепция позволяет представить популяционную систему «мужские особи – женские особи» контуром или совокупностью контуров регулирования (в зависимости от степени сложности иерархических отношений в популяции). В таком контуре (контурах) управляющей подсистемой (подсистемами) должны быть группы мужских особей, а управляемой подсистемой (подсистемами) – группы женских особей, которые информационно воздействуют на мужских особей посредством положительных и отрицательных обратных связей.

Представляется, что такой механизм в наиболее простой форме выражен в иерархично организованных популяциях позвоночных животных и асоциальных насекомых. Так, например, в популяциях ящериц хорошо прослеживается иерархическая структура, обеспечивающая самоуправление и саморазвитие этих биосистем надорганизменного уровня (рис. 4.2). Хорошо известна более сложная и строгая структурно-функциональная иерархия, поддерживаемая прямыми и обратными связями в семьях общественных насекомых: пчел, шмелей, муравьев, некоторых ос (рис. 4.3). Однако в семьях этих насекомых управляющая функция самцов (трутней – у пчелиных) кратковременна, жизнедеятельность семьи в основном регулируется самкой (царицей), взаимодействующей на основе прямых и обратных связей с рабочими (бесплодными женскими) особями. Естественно полагать, что и популяция общественных насекомых является кибернетической системой, образованной совокупностью семей. Однако в такой системе, очевидно, процессы управления в известной степени децентрализованы. Подобное явление свойственно популяциям беспозвоночных животных, значительно уступающих насекомым по уровню развития нервной системы и рефлекторной деятельности. Так, например, в популяциях олигохет *Tubifex tubifex* обнаружена децентрализованная система управления, основанная на феромонной коммуникации между особями (Гайнутдинов и др., 2000).

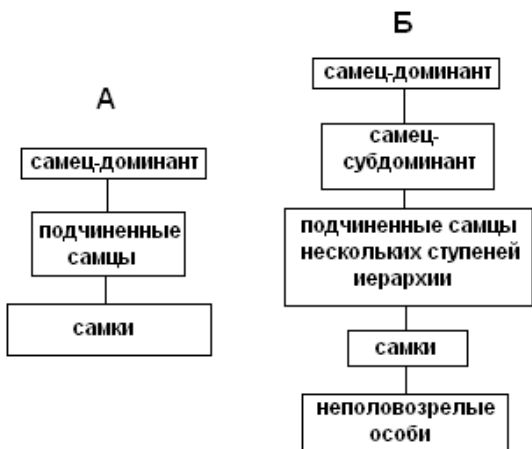


Рис. 4.2. Иерархическая структура популяций ящериц сем. *Agamidae* (А) и сем. *Lacertidae* (Б) (по Полюновой, 1990)

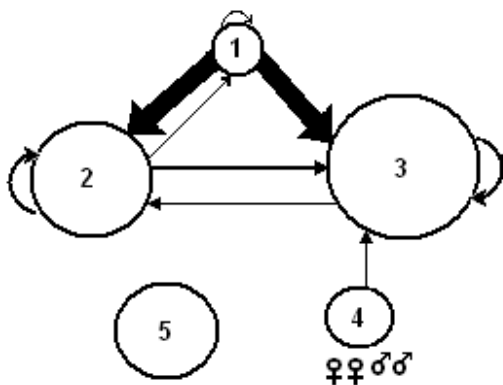


Рис. 4.3. Схема структурно-функциональной организации семьи шмеля полевого (сем. *Apidae*) (по Москаленко, Шалимову, 1997): 1 – элитные особи, 2 – субэлитные особи, 3 – фуражиры, 4 – репродуктивные особи, 5 – нейтральные особи; площади кругов пропорциональны количеству особей в группах (минимальная площадь круга – 3 особи); стрелки на кругах – агонистические (конфликтные) взаимодействия внутри групп; направление стрелок – направление атак со стороны особей, ширина стрелок пропорциональна количеству контактов между особями

В относительно постоянных условиях среды на особей популяции действует стабилизирующий отбор. Он обуславливает отрицательные обратные связи в большинстве контуров регулирования организменного и популяционного уровней. Эволюционное формирование таких регуляторных контуров способствует фиксации определенного набора мутаций в генах, кодирующих регуляторные белки, и соответствующих им функциональных сайтах геномной ДНК, с которыми взаимодействуют эти белки (Колчанов, Матушкин, 1997). В этом случае снижение приспособленности будет минимальным у особей с эффективно действующими контурами регулирования с отрицательной обратной связью. Особи и популяционные группировки, не способные к формированию таких контуров, будут элиминироваться.

Постепенное изменение условий внешней среды создает давление движущего, а резкие колебания экологических параметров – дестабилизирующего отбора. В таких ситуациях преимущество получает положительная обратная связь, поскольку отрицательная связь препятствует адаптации особей к новым экологическим условиям (Колчанов, Матушкин, 1997). По мнению Н.А. Колчанова и Ю.Г. Матушкина (1997), при нарушении функции регуляторных контуров иерархически высокого уровня (например, в условиях экологически дестабилизированной среды), во-первых, может возникнуть стохастическое (неустойчивое) управление функционированием и воспроизведением организма, во-вторых, становится возможной конкуренция нескольких управляющих систем за один уровень управления.

В такой ситуации неустойчивость функционирования управляющих подсистем, многократно усиливаясь на иерархически более низких уровнях, может порождать неустойчивость процессов индивидуального развития организма при малых отклонениях управляющих параметров (особенно на ранних стадиях онтогенеза). Последнее является следствием выраженной нелинейности механизмов онтогенеза и может быть основным источником значимых морфологических и физиологических отклонений при дестабилизирующем отборе (Колчанов, Матушкин, 1997).

Простейшие кибернетические модели популяции (без учета явлений симбиоза) могут быть представлены схемами (рис. 4.4).

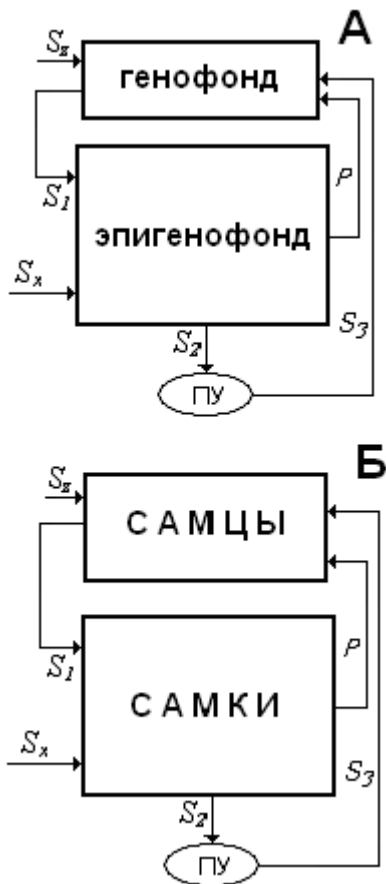


Рис. 4.4. Варианты простейших кибернетических схем организации систем популяционного уровня: А – схема для популяций любой группы про- и эукариотических организмов; Б – схема для популяций некоторых групп разнополых животных (обозначения см. рис. 1.4)

8.2. Симбиотическая парадигма организации, функционирования и эволюции систем популяционного уровня

В биологии исторически сложилось представление о популяции как о группе фенотипически сходных особей **одного вида**, относительно изолированной (пространственно или биологически от подобных групп данного вида) и самостоятельно изменяющейся (эволюционирующей) во времени и пространстве. Такое представление стало классическим, но является весьма упрощенной моделью. Традиционное понятие «популяция» используется во всех экологических и сугубо паразитологических исследованиях, несмотря на то, что достижения паразитологии, демэкологии и теории эволюции ярко демонстрируют фактически облигатность явления симбиоза для существования биологических видов и их эволюции. Под симбиозом в данном случае понимаются отношения, традиционно трактуемые как комменсализм, паразитизм, мутуализм и др., складывающиеся в том числе и внутри тела особи-хозяина (между последним и разными видами-симбионтами). В связи с этим рациональным было бы формирование особой научной области – *симбиологии*, в рамках которой рассматривались бы все теоретические и прикладные аспекты симбиоза как системно-сложного, закономерного и эволюционно значимого явления.

В этом контексте представляется, что традиционные представления о биосистемах популяционного уровня и некоторые концепции экологии могут и должны быть изменены с учетом современных данных о явлениях симбиоза и представлений о самоуправляемых (кибернетических) системах. Понятия «организм» и «популяция» являются такими же удобными абстракциями (в самом лучшем смысле этого слова), как и, например, понятия «экологическая ниша», «трофическая цепь», «трофическая сеть» или понятия «точка», «линия» в геометрии. Абстракции в области экологии существенно облегчают научные исследования во многих аспектах, однако они являются весьма упрощенными моделями действительности, и это обязательно надо учитывать.

В этой связи предложены новые понятия и модели, аналогичные понятиям «организм» и «популяция», учитывающие эволюционное явление симбиогенеза (Савинов, 2005а, б). Новая парадигма организации биосистем организменного и популяционного уровней (Савинов, 2005а, б) не умаляет достоинств и не игнорирует недостатков традиционных

понятий и моделей «организм» и «популяция». Основные положения этой парадигмы следующие.

1. Симбиоз (в разных формах) – фактически облигатный способ существования и эволюции популяций (соответственно, видов) всех живых организмов (см. Маргелис, 1983; Каратыгин, 1993; Проворов, 2001, 2005; Марков, 2005; Савинов, 2005б). В этой связи, элементарной единицей популяции является не просто особь данного вида, а *аутоценоз* (симбиоценоз) (Савинов, 2005а, б), который условно может быть подразделен на *эндоценоз* (сообщество внутри хозяина) и *эктоценоз* (сообщество на поверхности тела хозяина). Аутоценоз представляет собой самоуправляемую систему «особь вида–хозяина – особи видов–симбионтов» (рис. 4.5). Организация, функционирование и эволюция этой системы осуществляются по кибернетическим принципам, свойственным самоуправляемым системам. В частности, организмы хозяина и его симбионтов иерархически взаимосвязаны (среди последних также должна устанавливаться иерархия) (рис. 4.6).

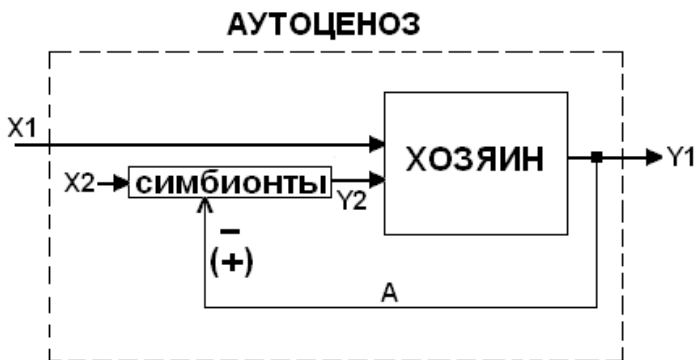


Рис. 4.5. Общая кибернетическая схема информационных взаимодействий (контур регулирования) в самоуправляемой системе аутоценоза («симбионты–хозяин»): X_1 – входное воздействие на хозяина со стороны внешней (экзогенной) среды, X_2 – входное воздействие на эндосимбионтов со стороны внутренней (эндогенной) среды хозяина, Y_1 – выход хозяина, Y_2 – выход симбионтов (прямая связь от симбионтов к хозяину), A – обратная связь между хозяином и симбионтами (положительная или отрицательная, в зависимости от ситуации, складывающейся в системе). Знак (+) означает, что положительная обратная связь периодически и на короткое время сменяет отрицательную обратную связь

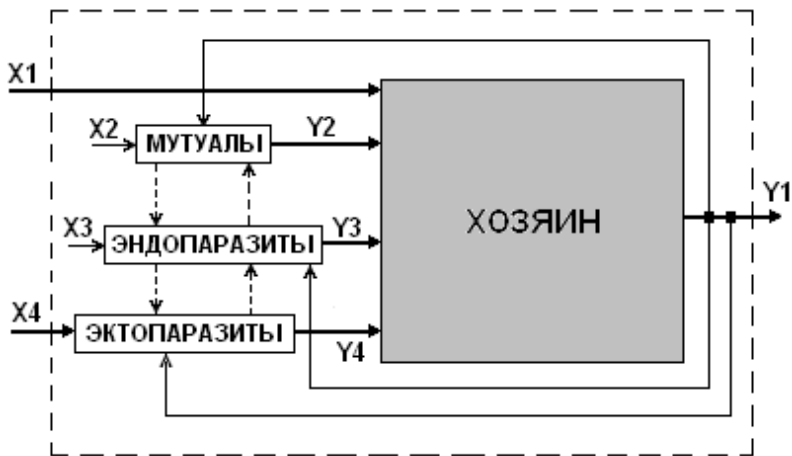


Рис. 4.6. Взаимоотношения симбионтов (мутуалов, эндо- и эктопаразитов) и хозяина в системе аутоценоза (по Савинову, 2005б)

Симбионты оказывают управляющее воздействие на организм хозяина на основе прямых (от симбионта к хозяину) и обратных (от хозяина к симбионту) связей. Блок симбионтов в сбалансированной системе «хозяин – симбионты» является дополнительным управляющим блоком среди управляющих подсистем хозяина (генетической, нервной и др.). Совокупность симбионтов (значительно уступающая по массе хозяину) вызывает существенные изменения в метаболизме, поведении хозяина и эволюции таксона, к которому он принадлежит. В качестве управляемых подсистем хозяина могут рассматриваться системы органов (или их части), воздействие на которые со стороны симбионта приводит к изменениям обмена веществ, поведения и эволюции вида-хозяина. В процессе коэволюции хозяин и его паразиты могут приобретать одних тех же мутуалов (рис. 4.7). Подобное явление характерно для микрофлоры, ассоциированной с пищеварительно-транспортными поверхностями рыб и паразитирующих в них цестод (Извекова, Лаптева, 2004).

2. Аутоценоз отличается от биоценоза очень сильными корреляционными связями между видом-хозяином и видами-симбионтами. Благодаря этому обеспечивается высокая целостность системы «аутоценоз» в онто- и филогенезе, максимально проявляющаяся, например, у лишай-

ников. Эти связи являются следствием коадаптации и коэволюции симбионтов и хозяина в разных аспектах (морфологическом, физиологическом, биохимическом, генетическом, этологическом, экологическом).

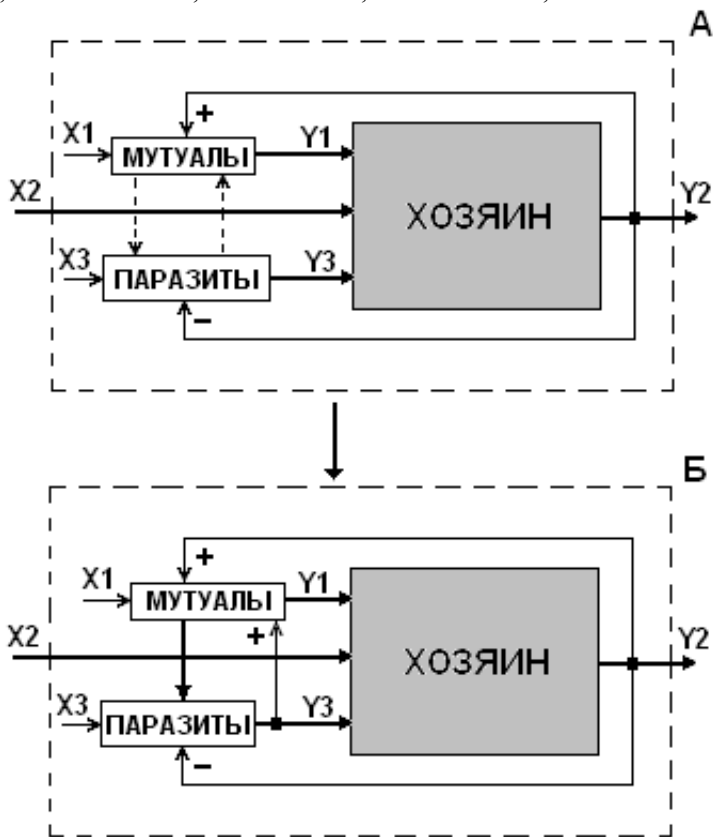


Рис. 4.7. Схема эволюции системы «мутуалы–паразиты–хозяин» (граница системы обозначена пунктирной линией): А – состояние слабых взаимодействий между мутуалами и паразитами; Б – состояние общности мутуалов для хозяина и паразитов: возникновение нового контура регулирования между мутуалами и паразитами.

X_1 , X_2 , X_3 – входы, Y_1 , Y_2 , Y_3 – выходы подсистем и системы в целом

3. Каждый аутоценоз сугубо индивидуален, т.е. обладает свойственными только ему особенностями, начиная с молекулярного и кончая симбиотическим уровнями. Популяция является совокупностью аутоценозов, которую можно назвать *демоценозом*. Таким образом, биологический вид – это совокупность демоценозов, или *специоценоз* (рис. 4.8).

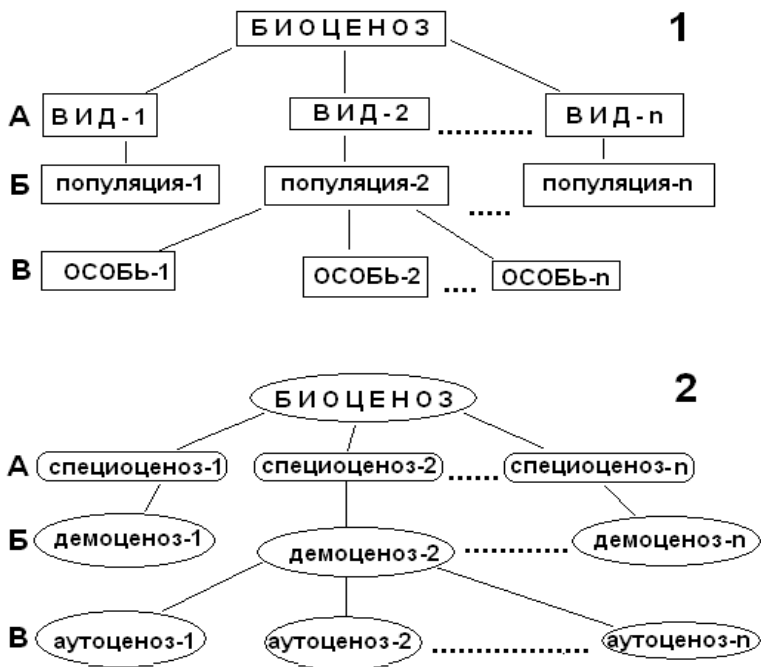


Рис. 4. 8. Иерархическая структура биоценоза в соответствии с традиционной (1) и новой (симбиотической) парадигмой (2). А, Б, В – тождественные уровни биоценотической иерархии. Пояснения в тексте

Демоценоз и специоценоз также являются самоуправляемыми системами, хотя и гораздо меньшей степени целостности. В иерархиях «аутоценозы – демоценозы – специоценозы» и «аутоценозы – демоценозы – биоценозы» члены последней иерархии наименее интегрированы.

4. В демоценозе (прежде всего, высокоорганизованных животных) могут быть выделены иерархически соподчиненные группы (блоки) аутоценозов, например, аутоценозы самок и самцов, а среди последних

– блок-аутоценоз самцов-лидеров, управляющих частью демоценоза – *субдемоценозом* (рис. 4.9). Особенно отчетливо такие самоуправляемые (кибернетические) иерархии блоков-аутоценозов выражены у общественных животных (например, муравьев, пчел, ос, термитов).

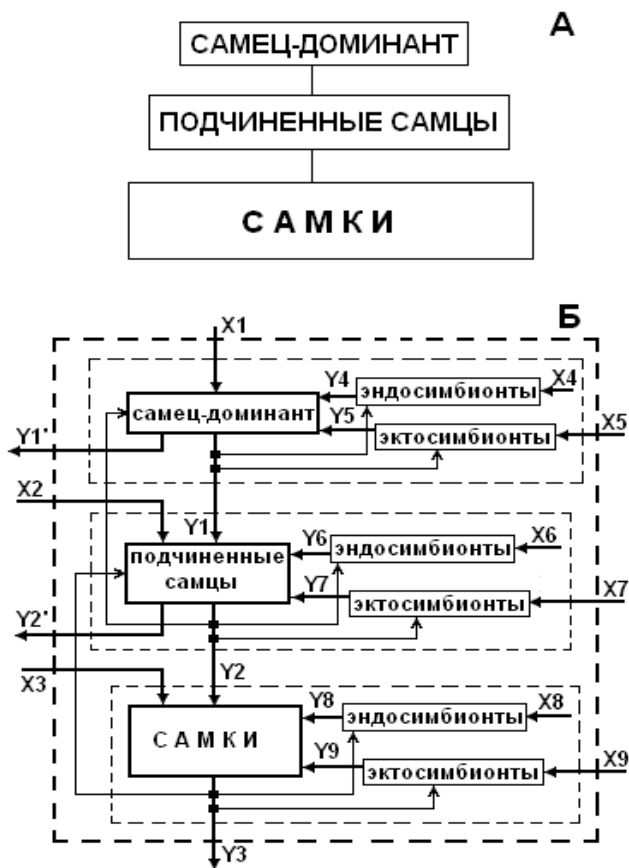


Рис. 4.9. Варианты блок-схем идеальной (абстрактной) (А) и реальной (Б) систем популяционного уровня. А – иерархическая структура популяции ящериц сем. Agamidae (по Полюновой, 1990); Б – то же, но в виде самоуправляемой симбиотической системы (демоценоза) в соответствии с парадигмой, предлагаемой автором данной книги (X1–X9 – входы, Y1–Y9 – выходы элементов системы)

Таким образом, с эколого-кибернетических позиций *биосистема популяционного уровня – это демоценоз, т.е. самоуправляемая симбиотическая система аутоценозов (симбиоценозов), основу которых составляют особи вида-хозяина, коадаптированных и коэволюционирующих с видами-симбионтами про- и эукариотической организации. В этом контексте биологический вид и биоценоз являются самоуправляемыми системами демоценозов.*

Для биосистем популяционно-видового уровня (демо- и специоценозов) характерны два основных направления эволюции: алло- и арогенез. *Аллогенез – историческое развитие демоценоза (-ов) данного вида внутри одной адаптивной зоны (специфического комплекса условий внешней среды) с возникновением филогенетически близких групп демоценозов, различающихся адаптациями одного уровня – идиоадаптациями. Арогенез – форма эволюции демоценоза (-ов) данного вида с существенным расширением исходной адаптивной зоны и последующим освоением принципиально иных экосистем в результате выработки в некоторой группе аутоценозов крупных адаптаций общего значения – ароадаптаций (ароморфозов). Последние могут представлять собой либо структурно-функциональное усложнение (морфо-физиологический прогресс), либо структурно-функциональное упрощение аутоценозов (морфо-физиологический регресс).* Пользуясь приемом графического изображения Х. Цвёлфером (Zwölfer, 1990) коэволюции насекомых-фитофагов и их кормовых растений, можно в виде аналогичных схем представить филогенез любых демо- и специоценозов (рис. 4.10).

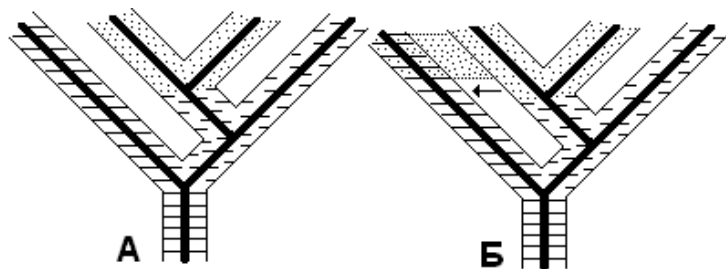


Рис. 4.10. Схематичное изображение некоторых вариантов (А, Б) филогенеза демо- и специоценозов. Жирными линиями обозначены филумы хозяев, штриховыми и точками – филумы симбионтов. В качестве образца использованы схемы Х. Цвёлфера (Zwölfer, 1990) с некоторыми изменениями

Предложенная симбиотическая парадигма ориентирует теоретическую и прикладную науку на совершенно новый подход к организму и популяции. Этот подход должен найти отражение в теоретической биологии, эволюционном учении, экологии, экологическом мониторинге, агроэкологии, медицине и других областях. В частности, учет симбиотического фактора должен, наконец, дополнить эволюционное учение диалектической альтернативой борьбы за существование, помочь в выяснении явлений вымирания групп организмов (возможная эпидемиологическая роль симбиоза, прежде всего – паразитизма). Несомненно, немалую роль в поддержании эволюционной стабильности популяций и видов имеет характер процессов в самоуправляемых системах ауто-, демо- и специоценозов. Только учитывая роль симбиоза (мутуализма, паразитизма), можно объективно изучать генетические, биохимические, физиологические, экологические и этологические аспекты жизнедеятельности организмов, в том числе и человека, что непременно должно найти отражение в разных областях медицины.

Глава 9. Самоуправляемые системы биоценотического уровня

9.1. Некоторые представления о сообществах и биогеоценозах как системах, имеющиеся в биологической литературе

По-видимому, одним из первых, кто попытался использовать кибернетический подход к исследованиям на биогеоценотическом уровне, был Б. Пэттен (Patten, 1959; цит. по Александрова, 1961). Исходя из положений теории информации, он обобщил данные зарубежных исследователей по энергетическому балансу водных биогеоценозов. В.Д. Александрова (1961) первой из отечественных экологов предприняла кибернетический подход к изучению растительных сообществ и наземных биогеоценозов. Она осмыслила в кибернетическом аспекте известные факты о постоянстве состава и структуры зрелых фитоценозов и однотипности сукцессий, ведущих к их формированию. Это позволило ей заключить, что в растительных сообществах как динамических системах действуют силы, регулирующие как сукцессии, так и процессы самовозобновления зрелых, климаксовых фитоценозов. При этом под растительным сообществом В.Д. Александрова понимала совокупность растений разных видов, произрастающих в пределах данного биогеоценоза.

В.Д. Александрова (1961) полагала, что между внешней средой (поставляющей растениям ресурсы и создающей экологические условия) и фитоценозом имеется прямая связь. Эта связь определяет выходные параметры фитоценоза. Наряду с этим, в растительном сообществе обязательны отрицательные и положительные обратные связи, порождаемые воздействием фитоценоза на среду своего обитания.

По мнению В.Д. Александровой, *положительные обратные связи являются для фитоценоза самоподдерживающимися*. Они отражают процессы положительного влияния на фитоценоз, во-первых, создаваемых им и всем биоценозом ресурсов, включающих некоторые продукты жизнедеятельности (органические и минеральные вещества растительного опада, трупов и выделений животных) и семена (биологический ресурс); во-вторых, прогрессивных изменений его структуры, обогащающих биогеоценоз новыми стадиями для новых видов организмов. В.Д. Александрова полагала, что, в отличие от положительных обратных связей, *отрицательные связи играют главную регулирующую роль, т.е. не только поддерживают процессы самовоспроизведения биоценоза, но и*

удерживают их в определенных пределах. Отрицательные обратные связи тоже генерируются воздействием биоценоза на свой биотоп, но это влияние ограничивает его развитие. Одним из главных «генераторов» отрицательной связи являются процессы расходования биоценозом своих ресурсов, например, запасов влаги, органических и минеральных веществ. Во-первых, чем больше биоценоз расходует ресурсов, тем меньше их остается для его воспроизведения и развития (поддержания и увеличения численности популяций «прежних» и новых видов организмов). Во-вторых, уменьшение жизненных ресурсов усиливает конкуренцию за них между членами биоценоза и, соответственно, естественный отбор особей, признаки которых наиболее адекватны условиям данного биогеоценоза. Особую роль в формировании отрицательных обратных связей выполняют фитофаги: они уменьшают численность растительных особей и влияют на видовой состав фитоценоза. К этим рассуждениям В.Д. Александровой следует добавить, что фитофаги, избирательно элиминируя растительных особей, оказывают значительное воздействие и на генофонд ценопопуляций, т.е. на качество и количество совокупной наследственной информации в их генетических управляющих системах. В свою очередь, избирательно потребляя растения (т.е. определенные фенотипы и генотипы) или их некоторые части, фитофаги постепенно формируют специфику своего метаболизма, что, несомненно, через определенное число поколений отразится на их генотипах и генофондах.

В.Д. Александрова (1961) отметила, что фитоценоз, в отличие от кибернетической машины, не обладает специализированным, детерминированным управляющим устройством (образованием). Вследствие этого отдельные, элементарные биоценотические процессы, например, вероятность поедания фитофагом каждого отдельного растения или семени, носят стохастический характер и непредсказуемы. Однако, взятые как средние многолетние, такие стохастические эффекты проявляют значительную степень детерминированности, которая полностью отсутствует у отдельных элементов биоценотического множества. Вследствие этого, например, «детерминированность системы фитоценоза, имеющая статистическое происхождение, выражается не только в однотипности фитоценозов, развивающихся в сходных условиях, но и в том, что однотипные фитоценозы реагируют в достаточной мере однозначно на воздействия, оказываемые на них извне» (Александрова, 1961, с. 108). Однако, по мнению В.Д. Александровой (1961), детерминированность процессов фитоценоза является не совершенно точной, а значительно

флуктуирующей вследствие стохастической природы механизмов регулирования в нем. Поэтому ответ фитоценоза на определенное внешнее воздействие предсказуем лишь в некоторых пределах. В.Д. Александрова отмечала, что развитие фитоценоза связано с повышением его негэнтропии, поскольку при этом происходят затраты энергии, переводящие систему фитоценоза в менее вероятностное состояние.

Таким образом, В.Д. Александрова (1961) относила фитоценозы к очень большим и сложным динамическим системам со стохастическими преобразованиями и статистическим эффектом, адекватное математическое описание которых весьма проблематично. Однако она предполагала, что поведение отдельных компонентов фитоценоза (особей и популяций) может быть описано при помощи математической теории игр. По ее мнению, во-первых, возникающие на разных возрастных стадиях популяций конкурентные отношения между растениями можно рассматривать как игровые ситуации. Во-вторых, стратегиями каждой популяции при этом будут, очевидно, наследственные различия в способах приспособления их особей к меняющимся условиям среды. Тогда «выигрыш» популяций будет определяться длительностью их сохранения в составе фитоценоза и поддержанием возрастной структуры в формах, обеспечивающих дальнейшее существование в фитоценозе. Наряду с этим, В.Д. Александрова полагала, что многие регулирующие процессы фитоценоза далеки от подобных игровых ситуаций и имеют другую природу. Поэтому прежде всего необходимо выделить и проанализировать типы взаимосвязей, имеющих для фитоценоза регуляторное значение. Так, следует выяснить общие закономерности процессов, протекающих на фоне пищевых связей, в частности, явлений периодических популяционных волн грызунов, насекомых-фитофагов и подобных групп животных. Кроме этого, должны быть изучены процессы обратной связи указанных явлений с периодическими популяционными волнами в фитоценозе, затрагивающими его состав, структуру, производительность.

Пионерские работы конца 50-х – начала 60-х годов прошлого века, закладывающие основы кибернетического подхода к исследованиям организации, функционирования и трансформации биоценозов и экосистем, не получили в дальнейшем должного развития, в частности за рубежом. Об этом свидетельствует обстоятельный обзор и анализ публикаций о соотношении роли хищников и обеспеченности ресурсами в регуляции структуры и функционирования сообществ за 60–90-е годы

прошлого века, выполненный Е.В. Бизиной (1997). Остановимся на некоторых результатах этого анализа.

Как показала Е.В. Бизина (1997), представления зарубежных экологов по вопросам регуляции деятельности сообществ сводятся в основном к тому, что каждая популяция находится, с одной стороны, под регулирующим воздействием пресса хищников, с другой стороны, ее развитие лимитируется количеством необходимых (главным образом, пищевых) ресурсов. Два этих аспекта регуляции функционирования надорганизменных систем, обозначенные как «top-down» (контроль «сверху») и «bottom-up» (контроль «снизу»), активно обсуждались в современной англоязычной литературе более 30 лет.

При этом давно сложилось представление о регуляции хищниками биомассы фитофагов («сверху–вниз») в наземных экосистемах, а для водных сообществ первоначально в основном предлагался альтернативный механизм – контроль «снизу–вверх» (т.е. зависимость первичной продукции фитопланктона от концентрации растворенного фосфора и биомассы зоопланктона от величины первичной продукции) (рис. 4.11). Затем и в водных экосистемах должным образом была оценена роль рыб-планктонофагов, влияющих на видовой состав и размерную структуру сообществ зоопланктона, а в конечном итоге – и на состояние фитопланктона.

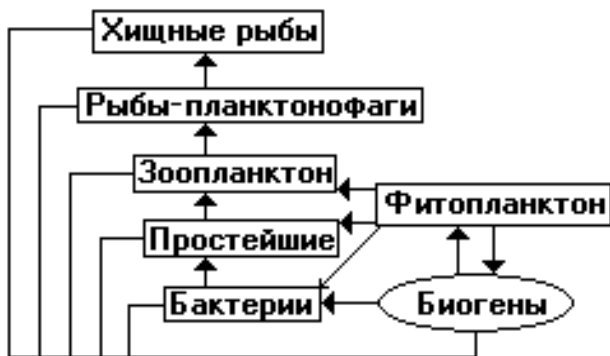


Рис. 4.11. Одна из схем системы взаимосвязей в водном сообществе, отражающая подход «bottom-up» (контроль «снизу») (по Бизиной, 1997)

Дальнейшее изучение процессов экосистемной регуляции «сверху» и «снизу» (80–90-е годы) приводило исследователей и к выводам об одностороннем влиянии пресса хищников или количества ресурсов на состояние организмов соответствующих трофических уровней, и к заключениям о комбинированном воздействии этих факторов. По мнению Е.В. Бизиной (1997), главная причина сложностей в таких исследованиях – методологическая: во-первых, отсутствуют показатели, с помощью которых можно количественно оценивать регулирующее влияние пресса хищников и обеспеченности ресурсами (пищей) на развитие отдельных популяций и целых трофических уровней; во-вторых, изучение «top-down» и «bottom-up» механизмов затрудняет структурная сложность пищевых сетей, которые вследствие этого не могут быть абсолютно изученными.

По данным анализа Е.В. Бизиной (1997) можно заключить, что проблемы возникали не только из-за указанных методологических сложностей, но и вследствие игнорирования основных кибернетических положений о самоуправляемых системах или некорректного обращения к некоторым из них. Все-таки проведенные эмпирические исследования в реальных экосистемах, эксперименты в полевых условиях по биоманипулированию биоценоотическими процессами (интродукция или изъятие хищников), моделирование последних, в том числе с учетом результатов указанных исследований, если и не привели к однозначным выводам, то поставили ряд вопросов об особенностях регуляции взаимодействия разных трофических уровней. Среди этих вопросов основными, по-видимому, можно считать следующие: 1) об отличиях в регуляции функционирования водных и наземных сообществ; 2) об ослаблении регулирующего воздействия хищников по мере продвижения к основанию пищевой цепи; 3) о существовании естественного отбора на уровне сообществ; 4) о факторах, модифицирующих регуляторные процессы в сообществах. Последний вопрос решался лучше других. Во-первых, было показано, что хищники не могут эффективно регулировать развитие популяций жертв при частых прямых столкновениях между собой, конкуренции за непищевые ресурсы или задержки в размножении. Во-вторых, установлено, что модификация регуляции сообщества «снизу–вверх» происходит вследствие нелинейных реакций роста продуцентов на выедание, их способности вырабатывать механические и химические формы защиты, из-за эффекта «укрытия», создаваемого растительностью и влияющего на взаимоотношения «хищник–жертва».

В целом, проведенный анализ позволил Е.В. Бизиной (1997) заключить, что способы регуляции функционирования наземных и водных сообществ «сверху» и «снизу» всегда взаимосвязаны: хищничество может повлиять на итог конкуренции видов-жертв за ресурсы, а степень обеспеченности жертв пищевыми ресурсами обычно определяет трофический уровень, на котором хищники регулируют численность и биомассу фитофагов. Наряду с этим, был повторен тезис, ранее выдвинутый В.Д. Александровой (1961), о важности синхронных исследований динамики численности и биомассы популяций разных трофических уровней и их математического описания в одной и той же экосистеме.

Отмечено, что представление сообществ живых организмов и биогеоценозов в виде систем становится общепринятым (Василевич, 1983; Розенберг, 1988; Реймерс, 1992) несмотря на отдельные отрицательные высказывания по этому поводу. Вместе с тем, обнаруживаются методологические сложности представления биообъектов в виде систем.

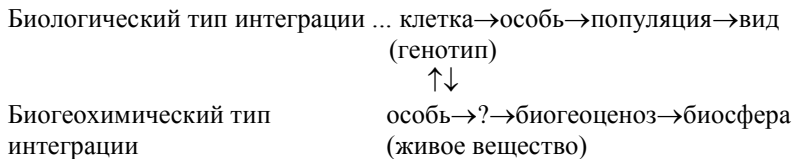
Прежде всего, сложность вызывает определение элементного состава какой-либо биосистемы. Часто это обусловлено отсутствием единого определения той или иной экологической категории. Так, например, с одной стороны, распространяются взгляды о равнозначности понятий «биогеоценоз» и «экосистема», в частности биогеоценоз относят к элементарной экосистеме (Яблоков, Юсуфов, 2004). С другой стороны, поддерживается мнение о принципиальных отличиях этих понятий. В последнем случае для них предлагаются различные структурные формулы (Розенберг, 1988; Розенберг и др., 1999):

- а) для экосистемы – $(B \cap E) \in S \rightarrow R$,
- в) для биогеоценоза – $(B \cap E) \in Ph \rightarrow R$,

где B – биоценоз, E – экотоп, S – некоторая область пространства, Ph – пространство в границах фитоценоза, R – характеризующие объект потока энергии и вещества. В этой связи, однако, следует отметить, что понятие «фитоценоз» часто неприменимо к водным экосистемам.

В продолжение темы важно отметить концепцию о разных типах интеграции популяции и биоценоза, об отсутствии иерархического соподчинения между ними (Хайлов, 1963; Сукачев, 1964; Шварц, 1980; Гладышев, 1990). В радикальном виде эта концепция содержит положение о том, что реальным элементом биогеоценоза является не популяция, а особь, поскольку она, во-первых, обладает не только специфическими

биологическими (генетико-эволюционными), но и геохимическими свойствами вещества, во-вторых, вследствие того, что разные возрастные стадии одной и той же популяции часто принадлежат разным биогеоценозам (Гладышев, 1990). Эта точка зрения иллюстрируется следующей схемой иерархии биосистем:



Таким образом, принимается, что популяция и биогеоценоз — это системы не разного **уровня**, а разного **типа** интеграции, поэтому не могут быть объединены в линейную систему иерархии. Отмечается, что в качестве неделимого элемента, обладающего только ему присущей целостной функцией и специфической эволюционной судьбой, популяция выступает лишь в отношении своего вида, а в биогеоценозе неделимость популяции и целостность ее функции «исчезают» в том смысле, что она не является элементом биогеоценоза. Последний, согласно излагаемой точке зрения, выступает по отношению к популяции не как надсистема, а как среда. При этом популяция и биогеоценоз (как системы различного типа интеграции) функционируют в различном времени: популяция — в «биологическом» (единицей которого является промежуток от одного элементарного акта функционирования — обмена генами между особями путем полового размножения — до другого), а биогеоценоз — в физическом.

Однако есть и противоположные точки зрения, согласно которым, во-первых, нет оснований рассматривать отдельные особи в качестве элементов экосистем (Василевич, 1983), во-вторых, как уже отмечалось, биогеоценоз представляется не внешней средой для популяции, а своеобразным регулятором, в состав которого входит популяция, являющаяся одновременно регулируемым элементом биогеоценоза (Шмальгаузен, 1968).

Рассматривался вопрос и о системообразующем факторе биогеоценоза (Гладышев, 1990). Исходными при этом явились следующие концепции. Во-первых, согласно представлениям П.К. Анохина (1978), фактором, упорядочивающим структуру и функционирование системы, является результат ее деятельности, который воздействует на систему

по принципу обратной связи, освобождает ее элементы от избыточных степеней свободы, определяет характер взаимодействия данных элементов. Система может быть представлена в виде «черного ящика» (при отсутствии сведений о ее структурно-функциональной организации), но **результат** действий системы должен быть известен, и именно в терминах результата необходимо описывать деятельность системы и все ее изменения. Во-вторых, по мнению В.Н. Сукачева (1960), общим результатом взаимодействия всех элементов биогеоценоза, результатом всех его процессов является формирование почвы, которая одновременно представляет собой и один из компонентов биогеоценоза. По аналогии М.И. Гладышев (1990) называет первым результатом функционирования водной экосистемы комплекс растворенных и взвешенных в воде веществ (химическое качество природных вод) и донные отложения, а вторым результатом – их сформировавшийся биоценоз (его видовое богатство).

В определенной степени данные взгляды противоречат представлениям о едином, интегральном результате деятельности системы. В этой связи представляется, что такой категорией (если ее выделение рационально) для экосистемы является не биоценоз и сформировавшийся под его воздействием биотоп, а сложившийся характер круговорота веществ и потока энергии в системе биоценоз–биотоп. В терминах этого результата, т.е. с использованием вещественно-энергетических параметров (простых характеристик экосистемы) и ведется, в основном, описание функционирования биогеоценозов, хотя, как полагают, системный подход должен быть использован для исследования сложных морфофункциональных параметров экосистем, для выявления характера отношений между экосистемами и слагающими их компонентами и т.д. (Розенберг, 1988).

Указанные вопросы рассматривать сложно, в частности, из-за отсутствия корректных схем, в общем отражающих иерархию и взаимосвязи основных экологических групп экосистемы. В традиционных схемах пирамидах (численности, биомассы, энергетических показателей) трофических уровней (рис. 4.11), как правило, отсутствуют группы редуцентов, паразитов и других кобионтов¹. Рациональная в целом попытка

¹ Кобионты (от лат. *со* – вместе и *бионт* – организм) – это организмы, вступившие в отношения паразитизма, мутуализма и т.д. с организмом-хозяином (см. Каратыгин, 1993; Савинов, 2000). Возможно, термин «кобионты» удобнее термина «симбионты», традиционно используемого в узком смысле (только для обозначения мутуалистических отношений).

включить редуцентов в экологическую пирамиду, учесть управляющую и стабилизирующую функции консументов в экосистеме, отразилась, к сожалению, в очень краткой схеме – «волчке жизни» (Реймерс, 1992) (рис. 4.12). Помимо такого рода сложностей, проистекающих, в основном, из методологических проблем экологии, существует позиция отрицания принадлежности надорганизменных образований (биоценозов, экосистем) к классу самоуправляемых (адаптирующихся) систем (Василевич, 1983). В частности, отрицается наличие в биоценозах и экосистемах управляющих элементов, существование сигнальных (информационных) взаимодействий между элементами и т.д.

Возникает дилемма: либо основные положения о самоуправляемых системах (см. с. 43) считать корректными только на организменном уровне, что и предлагается (Василевич, 1983), либо считать их в целом справедливыми для всех уровней организации живого, в том числе популяционного, биоценотического, экосистемного, биосферного с учетом специфики процессов управления на каждом из этих уровней (Ляпунов, 1963, 1973; Шмальгаузен, 1968; Одум, 1975; Биологическая кибернетика, 1982; Биологический ..., 1986; Афанасьев, 1986; Савинов, 1999, 2000, 2005а, б; и др.).

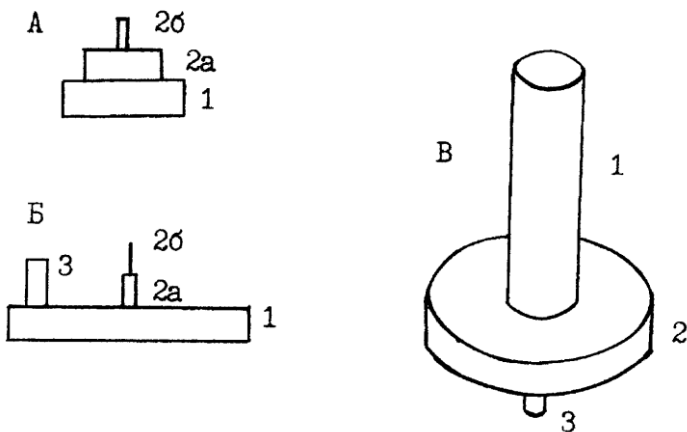


Рис. 4.12. Экологические пирамиды (А, Б) для некоторых экосистем (из Одума, 1975) и «волчок жизни» (В) для биосферы в целом (по Реймерсу, 1992): 1 — продуценты, 2 — консументы (2а — первичные, 2б — вторичные), 3 — редуценты

Рациональным представляется второй путь, поскольку при этом на основе имитационного моделирования решается множество важных вопросов, о которых исследователь и не подозревал бы в случае отрицания возможности использования кибернетических концепций. Последние не только задают определенную схему структурирования биообъекта, но и характер связей между выделяемыми элементами, отражающий реальные процессы управления в системе и закон ее поведения. Возникающие *противоречия* между создаваемой абстрактной схемой и реальностью неизбежны, но они – источник всякого развития, в том числе и науки. При выполнении экспериментов и наблюдений (в частности, биомониторинговых) в соответствии с созданной моделью разрешение указанных противоречий сыграет большую эвристическую роль, в том числе при прогнозировании процессов в экосистемах.

В следующем разделе главы будет предпринята попытка развить эти идеи, но первоначально будут рассмотрены некоторые (немногие) примеры использования системно-кибернетического подхода в биомониторинге.

9.1.1. Использование системного подхода в мониторинговых исследованиях биогеоценозов

Исследователи, использующие системный подход при изучении пространственно-временных изменений в экосистемах, как правило, не называют свои изыскания мониторинговыми, хотя их вполне можно считать таковыми. Примером из этой области является работа, выполненная сотрудниками Института географии РАН, результаты которой отражены в монографии «Экосистемы в критических состояниях» (1989). Обратимся к некоторым системным положениям, моделям и схемам, с помощью которых сотрудниками Института географии РАН были выполнены исследования изменений (или описаны эти изменения) в реальных экосистемах, подвергающихся значительному антропогенному воздействию, при переходе их через критические состояния.

Пример системного подхода при моделировании процессов антропогенной трансформации биогеоценоза мезотрофного озера

Объектом моделирования послужил Городской плес Валдайского озера. Последовательность событий при загрязнении этого водоема была представлена следующим образом: увеличение поступления биогенных веществ с водосбора → накопление их в тканях макрофитов →

насыщение тканей → накопление биогенов в нитчатых водорослях → насыщение тканей нитчатых водорослей → обогащение воды биогенами → «вспышка» продукции фитопланктона. По мнению авторов исследований, создаваемая модель должна была воспроизвести наличие в структуре системы мезотрофного озера регулятора, позволяющего ей сопротивляться возмущающему воздействию («шуму») в виде добавок биогенных веществ. Такой регулятор был представлен в виде контура положительной обратной связи (рис. 4.13а), работающего в режиме самоусиления. Аналогичная схема была предложена для формирующегося эвтрофного водоема с различиями в конкретной реализации принципа регулирования (рис. 4.13б).

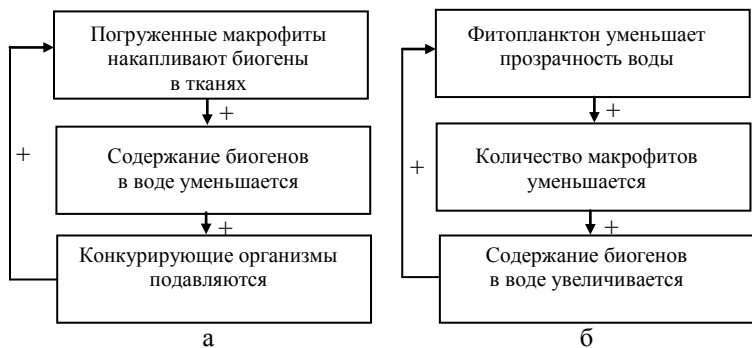


Рис. 4.13. Схемы взаимодействия погруженных макрофитов (а) и фитопланктона (б) с преобразованной (фитогенной) абиотической средой (Экосистемы..., 1989)

В исходной экосистеме (мезотрофное озеро) этот принцип реализуется сообществом погруженных макрофитов, которое обеспечивает гомеостаз системы, преобразуя фитогенную среду путем изъятия из нее элементов минерального питания. В производной экосистеме (эвтрофное озеро) фитопланктон ухудшает среду обитания погруженных макрофитов, уменьшая освещенность в водоеме.

Динамика озера в процессе эвтрофирования показана на схеме (рис. 4.14), из которой следует, что система с тремя конкурирующими подсистемами проходит две критические точки, разделяющие три гомеостатических состояния экосистемы. Первое критическое состояние экосистемы (вспышка продукции нитчатых водорослей) предлагается рассматривать как сигнал-предшественник основной перестройки экосистемы.

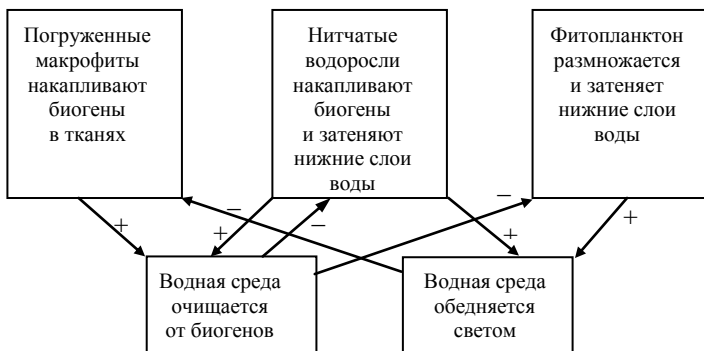


Рис. 4.14. Схема взаимодействий в макрофитном озере, подвергшемся эвтрофированию (Экосистемы..., 1989)

Моделируемый водоем подразделяется на два компартмента по вертикали: 1) воды эпилимниона и соприкасающаяся с ними поверхность верхней границы гиполимниона; 2) водные массы гиполимниона и соответствующая поверхность дна. Взаимодействие (обмен) между компартментами возможно через разделяющую их поверхность термоклина. Предлагаемая модель воспроизводит роль водной растительности как «управляющего блока» экосистемы (рис. 4.15).

Поведение модели описано системой дифференциальных уравнений:

$$\left\{ \begin{array}{l} V_E \frac{dx_4}{dt} = Q_4 + P_{7,4} + P_{6,4} + P_{3,4} - P_{4,3} - M_{4,1}; \\ S_E \frac{dx_5}{dt} = -Q_5 - P_{5,6} + P_{3,5} + P_{1,5}; \\ S_E \frac{dx_6}{dt} = -Q_6 - P_{6,4} + P_{5,6} - P_{6,1} - M_{6,1}; \\ V_H \frac{dx_7}{dt} = -P_{7,4} + P_{9,7}; \\ S_H \frac{dx_8}{dt} = -Q_8 - P_{8,9} + P_{3,8}; \\ S_M \frac{dx_1}{dt} = a_{16}(P_{4,1} + P_{6,1} + P_{1,1}) - \frac{1}{x_2} \cdot P_{1,5}, \end{array} \right.$$

где P_{ij} – скорости поступления фосфора из уровня i в уровень j ; Q – потоки вещества, связывающие систему с внешней средой; V_E – объем водных масс эпилимниона; S_E – площадь поверхности эпилимниона; V_H – объем водных масс гипolimниона; S_H – площадь поверхности гипolimниона; S_M – площадь дна, занимаемая погруженными макрофитами (m^2); $M_{4,1}$ и $M_{6,1}$ – скорости поглощения биогенов макрофитами из соответствующих уровней экосистемы; a_{16} – константа.

Указывается (Экосистемы..., 1989), что предложенная модель может быть использована для мониторинга озера Валдай, поскольку она описывает процессы, сопровождающие эвтрофикацию озера при реальных антропогенных нагрузках, а также позволяет прогнозировать процессы в экосистеме при возможных нагрузках.

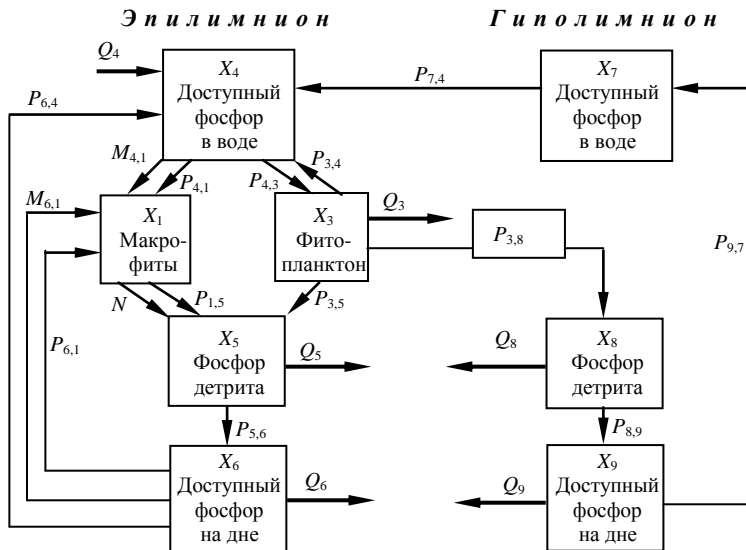


Рис. 4.15. Схема связей (контуры регулирования) в системе макрофитного озера (Экосистемы..., 1989)

Пример использования элементов системного подхода при контроле антропогенной трансформации наземной экосистемы

Для моделирования реакций некоторых элементов наземной экосистемы на подтопленной территории в результате заполнения Куйбышевского водохранилища были использованы данные, полученные разными авторами (Гаранин, Ушаков, 1969; Емельянов, 1975).

В данном случае реакция системы в целом состоит в смене полусуходольных и переходных биогеоценозов низинными. При этом поднятие зеркала водоема вызывает подпор грунтовых вод, вследствие чего почва переувлажняется, аэрация ее ухудшается. Эти изменения являются возмущающим фактором («шумом») для всех элементов аборигенного биоценоза, для экосистемы в целом. В такой ситуации для исследователей представляло интерес качественное преобразование связей в трофической сети, т.е. между подсистемами, связанными между собой пищевыми отношениями. В частности, рассматривалось взаимодействие популяции обыкновенного ужа и популяций четырех видов его жертв – остромордой и прудовой лягушек, краснобрюхой жерлянки и чесночницы обыкновенной. Резкое изменение экологической обстановки на рассматриваемой территории не вызвало нарушений в популяции хищника – ужа, который в силу своей экологической пластичности, малой трофической специализации сохранил свою численность почти на прежнем уровне. Если до затопления поймы в рационе ужа преобладали остромордая и прудовая лягушки, то после затопления – чесночница и жерлянка. Это произошло вследствие того, что самым массовым видом наземных амфибий стала чесночница. Она заместила в биоценозе остромордую лягушку, отрицательно реагирующую на повышенную влажность почвы и лесной подстилки.

Таким образом, затопление поймы сначала вывело популяции жертв из состояния равновесия, затем одна подсистема (популяция остромордой лягушки) исчезла, а другая подсистема (популяция чесночницы обыкновенной) вышла на более высокий уровень численности. В течение десятилетия система «хищник–жертвы» стабилизировалась. Сохранение данной системы на рассматриваемой территории было обусловлено дублированием каналов между хищником и жертвами (рис. 4.16).

Представляется, что при создании на основе такой схемы математической модели последнюю можно использовать для мониторинга состояния рассматриваемых популяций и экосистемы в целом в условиях дальнейшего повышения или, напротив, снижения влажности почвы.

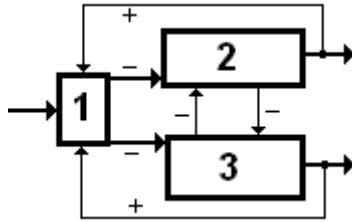


Рис. 4.16. Схема связей в системе «хищник–жертвы» на подтопляемой территории: 1– популяция ужа, 2 – популяция остромордой лягушки, 3 – популяция чесночницы (составлено по материалам книги «Экосистемы...», 1989)

9.2. Кибернетическая концепция структурно-функциональной организации биоценоза

Биоценоз представляет собой исторически сложившуюся совокупность взаимодействующих и взаимосвязанных между собой популяций разных видов в пределах некоторой области поверхностной оболочки Земли. Следовательно, биоценоз является биосистемой. Ее элементами логично считать популяции (демоценозы) видов.

Специфика биоценоза такова, что его структура, состав элементов могут значительно варьировать во времени и пространстве. Поэтому представляется, что в составе биоценоза могут быть выделены **стабильные (облигатные)** и **факультативные элементы**. Стабильные элементы образуют популяции видов, никогда не покидающие пределов биоценоза в течение эволюционно длительного времени. К стабильным элементам можно отнести, например, древесные растения, группы некоторых почвенных беспозвоночных, а также виды облигатных симбионтов (паразитов, мутуалистов, комменсалов) тех и других. Среди факультативных элементов можно выделить: а) *гомофакультативные элементы* – популяции видов, периодически полностью покидающие пределы биоценоза (например, популяции активных мигрантов – некоторых видов птиц, млекопитающих, рыб, головоногих моллюсков, насекомых); б) *гемифакультативные элементы* – популяции видов, особи отдельных онтогенетических стадий которых периодически покидают биоценоз (например, имаго некоторых видов насекомых) или временно не участвуют в его функционировании (например, покоящиеся семена

отдельных видов растений). Естественно, что, как и стабильным элементам, факультативным также сопутствуют свои симбионты, но среди последних могут быть и облигатные виды, невольно мигрирующие со своими хозяевами.

Системообразующие связи биоценоза формируют облигатные элементы. Они же преимущественно создают *подсистемы биоценоза – коадаптивные комплексы*, включающие популяции разных трофических групп (Длусский, 1981), в том числе и их симбионтов (паразитов, мутуалистов, комменсалов).

Биоценозы могут быть отнесены к самоуправляемым системам по следующим признакам. Во-первых, в них относительно легко выделяются иерархически соподчиненные элементы (подсистемы) – популяции (группы популяций) продуцентов, консументов (разного порядка) и редуцентов. Во-вторых, между этими компонентами устанавливаются прямые и обратные связи. В-третьих, на основе таких связей между указанными компонентами формируются контуры регулирования.

В приведенных примерах системно-кибернетический подход был использован в отношении фрагментов экосистем. В разделе 9.1 отмечалось отсутствие в экологической литературе кибернетической блок-схемы экосистемы в целом, включающей в качестве подсистем все основные экологические группы организмов, объединенные в соответствующие контуры регулирования. Представляется, что составление и анализ такой блок-схемы были бы полезны для различных экологических исследований, в том числе мониторинговых. Попытаемся составить блок-схему биоценоза как основы экосистемы (оставляя за рамками совокупность абиотических элементов внешней среды, взаимодействующих со «входами» и «выходами» моделируемого биоценоза). При этом будем исходить из основных принципов организации, функционирования и развития самоуправляемых систем (см. гл. 3), а также используя некоторые положения и данные из области синэкологии. Прообразом блок-схемы биоценоза послужила классическая пирамида трофических уровней, преобразованная в систему блоков-подсистем, образующих соответствующие контуры регулирования, в том числе включающие блоки редуцентов и кобионтов. Высшими управляющими подсистемами в данной системе (рис. 4.17) являются подсистемы кобионтов (в частности, паразитов) и консументов высшего порядка, управляемыми подсистемами низшего уровня – подсистемы продуцентов и редуцентов.

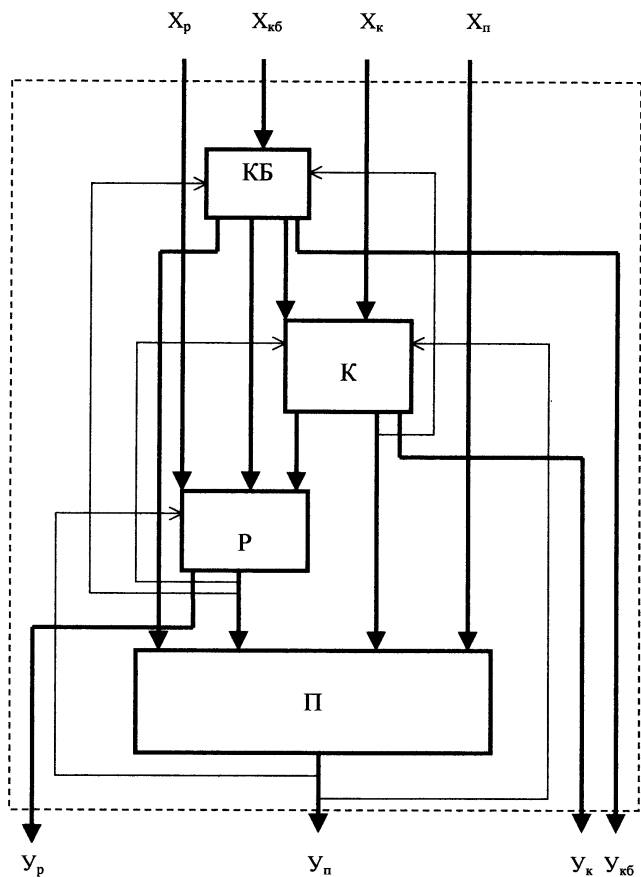


Рис. 4.17. Блок-схема биоценоза (по Савинову, 2000):
 П — продуценты, Р — редуценты, К — консументы, КБ — кобионты;
 X_p , $X_{кб}$, X_k , $X_{п}$ — входы, Y_p , $Y_{п}$, Y_k , $Y_{кб}$ — выходы

Такое структурирование биоценоза проведено на основе сопоставления биоэкологических особенностей представителей выделенных блоков-подсистем с функциональными и «поведенческими» особенностями управляющих и управляемых подсистем самоуправляемой системы (см. гл. 3). Так, например, известно, что амплитуды колебаний численности

паразита или хищника в системах «паразит–хозяин», «хищник–жертва» всегда значительно ниже аналогичных амплитуд хозяина (жертвы) (см., например, Одум, 1975; Яблоков, Юсуфов, 1976), что обусловлено регулирующим воздействием паразитов и хищников на своих хозяев и жертв (Мур, 1984). Аналогичные отношения и колебания численности наблюдаются в системах «продуцент–фитофаг».

Показано также, что в коадаптивном комплексе экологически близких видов млекопитающих (лисицы и куньих) поток управляющей информации идет от вида-доминанта (лисицы) к «подчиненным» видам (куньим), первичная активность которых, в свою очередь, отражается на характеристиках этого потока (Мозговой, 2005). В данном случае «подчиненными» являются виды, у которых восприятие внешней среды во многом опосредовано психической деятельностью вида-доминанта, в частности его активностью по обработке информации о состоянии биотопа коадаптивного комплекса. В биоценозах информационные взаимодействия на внутри- и межвидовом уровнях происходят с использованием сигналов физической и химической природы (см., например, Телитченко, Остроумов, 1990). В условиях техногенеза под влиянием различных антропогенных факторов происходит модификация процессов биокommunikации, в частности химической связи (Савинов, 1995).

Анализ блок-схемы биоценоза (рис. 4.17), как нам представляется, позволяет сделать некоторые предположения о характере функционирования и изменениях отдельных блоков-подсистем и всей экосистемы в норме, т.е. при отсутствии отрицательного внешнего воздействия и негативных изменениях внутри экосистемы (например, при наличии химического, физического или биологического загрязнения экосистемы). Подтверждение или, напротив, опровержение наличия таких «характеристик нормы» даст возможность выработать объективные критерии нормального функционирования и развития основных экологических групп и всей экосистемы в целом, что необходимо для осуществления экологического мониторинга.

Итак, можно предполагать следующее.

1. В любой экосистеме за данный период наблюдений средние величины (скорости) количественных и качественных изменений (во времени и пространстве) должны быть максимальны в блоке продуцентов и минимальны в блоках консументов высшего порядка и их кобионтов; при этом за данный период времени для каждой экосистемы должна быть относительно постоянной определенная пропорциональность средних величин (скоростей) изменений в выделенных блоках:

$$V_{np} > V_p > V_k > V_{кб}, \quad V_{np} : V_p : V_k : V_{кб} \approx const,$$

где V_{np} , V_p , V_k , $V_{кб}$ – средние величины количественных и качественных изменений (временных и пространственных) в блоках продуцентов, редуцентов, консументов и кобионтов – консументов высшего порядка соответственно.

Под средними величинами указанных изменений подразумеваются, например, отмеченные за период наблюдений средние значения видового и фенотипического разнообразия, биомассы, запасов энергии у всех (или большинства) элементов каждого блока биоценоза. Под элементами понимаются популяции соответствующих групп организмов.

2. Каждая экосистема характеризуется определенными соотношениями массы, запасов энергии, фенотипического и видового разнообразия между своими блоками-подсистемами:

$$M_{np} > M_p > M_k > M_{кб}, \quad M_{np} : M_p : M_k : M_{кб} \approx const,$$

$$\mathcal{E}_{np} > \mathcal{E}_p > \mathcal{E}_k > \mathcal{E}_{кб}, \quad \mathcal{E}_{np} : \mathcal{E}_p : \mathcal{E}_k : \mathcal{E}_{кб} \approx const,$$

$$P_{np} > P_p > P_k > P_{кб}, \quad P_{np} : P_p : P_k : P_{кб} \approx const,$$

где M , \mathcal{E} и P – символы величин массы, запасов энергии, видового и фенотипического разнообразия блоков-подсистем продуцентов (np), редуцентов (p), консументов (k), кобионтов ($кб$) соответственно.

3. Для каждой экосистемы характерны определенные соотношения средних величин взаимодействия (корреляции различных параметров и величин информационных взаимодействий) между блоками-подсистемами продуцентов, редуцентов, консументов, кобионтов и между элементами (популяциями) каждого из указанных блоков:

$$R_{np-p} : R_{p-k} : R_{k-кб} \approx const,$$

$$H_{np-p} : H_{p-k} : H_{k-кб} \approx const,$$

где R_{np-p} , R_{p-k} , $R_{k-кб}$ – корреляции разных параметров между блоками продуцентов–редуцентов, редуцентов–консументов, консументов–

кобионтов; H_{np-p} , H_{p-k} , $H_{k-кб}$ – величины информационных взаимодействий между парами указанных блоков (и элементами-популяциями пар блоков).

Ранее, при рассмотрении проблемы устойчивости экосистем, В.Д. Федоров (1974) составил уравнения, принципиально сходные с некоторыми из предложенных нами математических выражений (см. пункты 1–3):

$$\frac{P_1 B_1}{P_2 B_2} = \frac{P_2 B_2}{P_3 B_3} = \dots = \frac{P_k B_k}{P_{k+1} B_{k+1}} = const,$$

$$\frac{B_1^x B_1^{жс}}{B_2^x B_2^{жс}} = \frac{B_2^x B_2^{жс}}{B_3^x B_3^{жс}} = \dots = \frac{B_{k-1}^x B_{k-1}^{жс}}{B_k^x B_k^{жс}} = const,$$

где B – биомасса консументов k -го и $(k+1)$ -го порядков; P_k, P_{k+1} – скорости образования этой биомассы (продукция); B_{k-1}^x, B_k^x – биомасса хищников $(k-1)$ -го и k -го порядков; $B_{k-1}^{жс}, B_k^{жс}$ – биомасса их жертв.

Таким образом, если при мониторинге экосистем будут обнаруживаться нарушения условий, указанных в пунктах 1–3, то это, очевидно, можно считать свидетельством развития негативных явлений в контролируемых экосистемах, их «патологией». Так и происходит, например, при загрязнении экосистем высокотоксичными ксенобиотиками (пестицидами), прогрессирующее накопление которых в телах консументов приводит к сравнительно быстрым негативным изменениям в конечных звеньях трофических цепей, вплоть до полной гибели популяций хищников (см., например, Одум, 1975), что является нарушением принципа наивысшей стабильности именно этих звеньев в нормальных условиях функционирования экосистемы (см. пункт 1 данного раздела).

Количественное определение интегральных параметров той или иной экосистемы в условиях техногенеза является актуальной задачей. Особое значение будет иметь единая интегральная количественная характеристика экосистем, которая позволит произвести их сравнение. При этом полнота такой биогеоценотической характеристики зависит, во-первых, от количества исследованных групп или структур организмов, по возможности относящихся ко всем трофическим уровням, во-вторых, от числа изученных абиотических компонентов экосистемы.

Для вычисления интегральных характеристик экосистемы можно использовать известный индекс Шеннона:

$$H = -\sum_{i=1}^n P_i \log_2 P_i \text{ (бит)}.$$

Он позволяет оценить количество потенциальной информации, которое может нести исследуемый объект. Индекс H удобен тем, что его можно использовать в отношении разнородных показателей (видового состава, проективного покрытия и др.), если эти показатели определены во всех сравниваемых экосистемах.

Обычно биоценологические исследования проводятся на площадках стандартного размера или в пределах некоторого объема (например, при исследованиях водных экосистем), поэтому можно вычислить потенциальные плотности биотической (D_b) и абиотической (D_{ab}) информации в их пределах (Савинов, 2005в):

$$D_b = \frac{1}{S_1} \sum_{k=1}^Q H_k \text{ (бит/м}^2\text{)}, \quad D_b = \frac{1}{V_1} \sum_{k=1}^Q H_k \text{ (бит/м}^3\text{)},$$

$$D_{ab} = \frac{1}{S_1} \sum_{i=1}^N H_i \text{ (бит/м}^2\text{)}, \quad D_{ab} = \frac{1}{V_1} \sum_{i=1}^N H_i \text{ (бит/м}^3\text{)},$$

где S_1 – площадь стандартной площадки, м²; V_1 – объем части водной экосистемы, м³; H_k – количество информации в k -м биотическом объекте, бит (например, в выборке из популяции наземных или водных животных, в фрагменте фитоценоза и др.); H_i – количество информации в i -м абиотическом объекте, бит (например, в части горизонта почвенного профиля, объеме почвенного раствора или экологической зоны водоема и т.д.).

Примерный общий объем потенциальной биотической (H_b) и абиотической (H_{ab}) информации в пределах экосистемы составит (Савинов, 2005в):

$$H_b = \bar{D}_b \cdot S \text{ или } H_b = \bar{D}_b \cdot V ;$$

$$H_{ab} = \bar{D}_{ab} \cdot S \text{ или } H_{ab} = \bar{D}_{ab} \cdot V ,$$

где S – общая площадь биогеоценоза, V – общий объем экосистемы,

\bar{D}_b – средняя плотность биотической информации в пределах экоси-

стемы, \bar{D}_{ab} – средняя плотность абиотической информации в пределах экосистемы.

Специфику информационных процессов биоценоза можно отразить коэффициентом информационной аутентичности (K_a) (Савинов, 2005б):

$$K_a = \sum_{i=1}^n H_{ci} / \sum_{j=1}^m H_{pj},$$

где H_{ci} – информация в i -й группировке (структуре) консументов, H_{pj} – информация в j -й группировке (структуре) продуцентов.

9.3. Проблема эволюции систем биоценологического уровня

В последнее время активно обсуждается проблема эволюции биоценозов и экосистем (Чернов, 1983, 1996; Жерихин, 1987; Вахрушев, Раутиан, 1993; Северцов А.С., 1998, 2005; Гиляров, 2003; Яблоков, Юсуфов, 1998, 2004), а для обозначения исторических преобразований такого масштаба давно был предложен специальный термин – *филоценогенез* (Сукачев, 1942). Однако спектр мнений, высказываемых по указанной проблеме, весьма широк: от признания явления и механизмов эволюции на биоценологическом уровне до отрицания таковых. Сложности, как обычно, обусловлены методологическими причинами, и это проявляется, прежде всего, в неоднозначных трактовках соответствующих терминов.

Так, для описания структурно-функциональных изменений биоценозов во времени в экологии используется понятие «*сукцессия*». Этот англоязычный термин, произошедший от латинского слова *successio* – следование, преемственность (Дворецкий, 1976), переводится как «последовательность, непрерывный ряд, преемственность» (Аракин и др., 1980, с. 679). Биологические словари содержат, например, следующие трактовки экологического термина «сукцессия»: 1) установление последовательности разных сообществ в определенной области и период времени (A dictionary..., 1976); 2) последовательная смена во времени одних биоценозов другими на определенном участке земной поверхности (Биологический..., 1986); 3) последовательная, обычно необратимая (редко циклическая) смена био(гео)ценозов, преемственно сменяющихся на одной и той же территории в результате влияния внутренних и/или внешних факторов (Снакин, 2000). В цитированных источниках указывается, что сукцессионный ряд, т.е. череда сменяющихся друг друга раз-

ных биоценозов, в естественных условиях завершается *климаксом* – состоянием последнего в сукцессионном ряду, узлового биоценоза. Климаксовый биоценоз развивается (изменяется) гораздо медленнее предшествующих ему биоценозов и длительное время находится в относительном равновесии с окружающей средой.

Б.М. Миркин (1979), разграничивая понятия «сукцессия» и «эволюция», определяет сукцессию как закономерный процесс преобразования биоценозов, который не приводит к формированию качественно новых сообществ (т.е. таких, которых никогда не было в данной местности). По его мнению, эволюция биоценоза – это процесс формирования *качественно нового сообщества* за счет флорогенеза (возникновения новых видов) и селектогенеза (выработки новых сочетаний видов). В результате эволюция происходит на фоне сукцессий.

В отношении точки зрения Б.М. Миркина на эволюцию биоценозов необходимо сделать уточнения: во-первых, этот процесс сопровождается не только флорогенезом, но и филогенезом консументов и редуцентов, т.е. всех других групп организмов данного биогеоценоза (микроорганизмов, животных); во-вторых, селектогенез, или процесс естественного отбора, будет не только одним из основных механизмов формирования качественно других коадаптивных комплексов (из новых и прежних видов биоценоза), но и филогенеза авто- и гетеротрофов экосистемы; в-третьих, если эволюция происходит на фоне сукцессий, то это означает, что каждая сукцессия является микроэтапом, т.е. частью эволюции и ее результатом. Это аналогично представлению филогенеза организмов цепью их онтогенезов, которые, в свою очередь, диалектически являются итогами эволюции (Яблоков, Юсуфов, 2004). Тогда цепь относительно однотипных сукцессий во времени и есть эволюция данного типа биогеоценозов и их совокупностей – экосистем. В отличие от индивидуального развития организма *сукцессия является совокупностью огромного множества специфично и неравномерно взаимодействующих цепей онтогенезов различных и одинаковых биологических видов на протяжении десятков – тысяч их поколений в течение многих десятков – сотен (а возможно, и более) лет в пределах данного биогеоценоза.* Можно представить, какое огромное количество контуров регулирования за это время непрерывно возникает, видоизменяется, распадается и формируется вновь в великом множестве биосистем (различного уровня) и их комплексов в данном биоценозе. Масштабы этих явлений резко возрастают при переходе к экосистемам большего размера и максимальны – в пределах биосферы.

Рассмотренные трактовки понятий «сукцессия» и «эволюция» разных авторов в целом представляются корректными, за исключением допускаемой возможности цикличности (обратимости) сукцессий. Особое возражение вызывает такая позиция, когда сукцессия резко противопоставляется эволюции и рассматривается только как циклический тип трансформации сообщества, как обратимые изменения, позволяющие ему вернуться в исходное состояние (Богатырева, 2001). По-видимому, такая точка зрения обусловлена весьма широкой трактовкой термина «сукцессия», который часто используется для описания формирования и развития сообществ любого уровня, а не только истинно биогеоценотического, т.е. включающего продуцентов, консументов и редуцентов.

С позиций диалектического материализма историческое развитие материальных объектов, в том числе и надорганизменного уровня, происходит по спирали. Поэтому даже такое, на первый взгляд, циклическое явление, как ежегодное развитие микросообщества лесной подстилки, которое можно рассматривать в качестве *микросукцессии* в зоне умеренного климата, не будет абсолютно повторяемым. Спиральность хода этого процесса во времени (хотя и очень слабо выраженная) обусловлена следующими причинами. Во-первых, мутационный процесс, непредсказуемая рекомбинация генов, популяционные волны и естественный отбор очень медленно, но необратимо изменяют генофонды популяций в сообществах и биоценозах, в том числе и в популяциях деструкторов растительных остатков. Во-вторых, космические условия вокруг Земли, оказывающие непосредственное влияние на все процессы исторического развития биосферы, также очень медленно, но необратимо меняются в процессе всеобщей эволюции Вселенной. По этим причинам *макросукцессия*, т.е. сукцессия макросообщества, например, лесного фитоценоза (или лесного биоценоза в целом), является еще более значимой стадией его эволюции. Потому что после климаксового состояния данного фитоценоза начнется новая сукцессия совершенно другого биоценоза – *метабиоценоза*, т.к. глубокая физико-химическая трансформация среды прежним биоценозом – *пробиоценозом* не даст возможности воспроизведения большинства его компонентов. Таким образом, сукцессии разных компонентов биоценоза (микро- и макросукцессии) и последнего в целом следует рассматривать в качестве разномасштабных процессов, периодов и этапов эволюции данного биоценоза. Сукцессии являются и механизмом, и продуктом эволюции, затрагивающей экосистемы (Яблоков, Юсуфов, 2004).

Как было показано в главах 4 и 5, биосистемы организменного уровня представляют собой самовоспроизводящиеся пространственно неразделенные симбиотические самоуправляемые системы, или аутоценозы, элементами которых являются особь организма-хозяина и особи его симбионтов (паразитов, комменсалов, мутуалистов), между которыми нередко происходит обмен генетической информацией; популяции, или демоценозы, – это системы, элементами которых служат пространственно-разделенные аутоценозы, обменивающиеся генетической и иной информацией. Биоценоз – это самовоспроизводящаяся, самоуправляемая система, элементами которой являются демоценозы, обмен генетической информацией между которыми почти отсутствует (за исключением редких явлений межвидовой гибридизации и горизонтального переноса генов вирусами). Несмотря на это, облигатные элементы биоценоза (оседлые, коренные виды организмов) коадаптированы, биоценоз в целом является адаптирующейся биосистемой. В этой связи, трудно согласиться с мнением о том, что основным отличием исторического развития биоценозов от эволюции популяций и видов является неадаптивный характер эволюционного развития надвидовых сообществ (А.С. Северцов, 1998).

Эволюционное развитие биоценоза, как и любой самоуправляемой, адаптирующейся системы, происходит вследствие возникновения и разрешения противоречий между его элементами и подсистемами – демоценозами и их коадаптивными комплексами. Еще И.И. Шмальгаузен (1968) указывал, что движущими силами, регулирующими структуру и эволюцию биоценозов, являются внутренние взаимоотношения между их элементами, хотя в основе филоценогенезов лежит эволюция организмов – самых интегрированных систем и индивидуальных представителей биологических видов. А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфов (2004) также полагают, что непрерывное взаимодействие всех биотических и абиотических компонентов биогеоценоза служит причиной его изменений и сопредельных экосистем. При этом они поддерживают взгляды о существовании естественного отбора экосистем, который, по их мнению, выражается в отборе и сохранении коадаптивных комплексов видовых популяций вместе с их биотопами.

Противоречивые взаимоотношения между демоценозами и их коадаптивными комплексами регулируются и эволюционно развиваются в рамках экосистемных контуров регулирования (рис. 4.17). Возникающие вследствие этих процессов биоценозические изменения носят адап-

тивный характер. Подтверждение этому дает анализ роли хищничества в эволюции животных, предпринятый С.М. Голубковым (2000) на примере влияния рыб на структуру таксоноценоза и эволюцию водных насекомых. Анализ показал, что рыбы как ключевые хищники пресноводных экосистем в большой степени определяют состав, структуру и продуктивность водных биоценозов. Так, сильный пресс этих хищников обуславливает: 1) подавление популяций насекомых с крупными размерами тела, ведущих пелагический и нектонный образ жизни; 2) развитие популяций насекомых с поведенческими и конституциональными приспособлениями для снижения эффективности пищевого поведения рыб. Последние активно влияют на сукцессии сообществ гидробионтов. Например, воздействие рыб на ранних и средних стадиях сукцессии, с одной стороны, обуславливает доминирование в зообентосе мелких беспозвоночных – «ранних» иммигрантов. С другой стороны, под влиянием рыб угнетается развитие: 1) популяций подвижных и относительно крупных видов нехищного макрозообентоса (многих видов поденок и ручейников), доминирующих на поздних стадиях сукцессии гидробиоценоза; 2) популяций крупного, хищного макрозообентоса (личинок стрекоз и веснянок, водных клопов и жуков). На поздних стадиях сукцессии эти процессы сменяются механизмами вытеснения ранних иммигрантов более поздними: а) мелкие донные беспозвоночные потребляются крупными хищными насекомыми; б) крупные донные беспозвоночные могут вытеснять мелких, реализуя свое территориальное поведение и пищевую активность, разрушая микробиотопы мелких соскребателей. В результате в сообществе пресноводного макробентоса мелкие виды с большими R/V -коэффициентами постепенно замещаются крупными видами насекомых с малыми значениями этих коэффициентов, т.е. происходит замена r -стратегов K -стратегами. При этом формируются трофические уровни нехищных и хищных беспозвоночных. Последние, интенсивно выедавая особей «ранних» видов-иммигрантов, ускоряют сукцессию сообщества.

На средних и поздних стадиях сукцессии пресноводного сообщества основным направлением эволюции консументов второго порядка становится формирование приспособлений, уменьшающих межвидовую конкуренцию и снижающих уязвимость нехищных беспозвоночных к воздействию беспозвоночных и позвоночных хищников (Голубков, 2000). Жизнедеятельность рыб блокирует тенденции к увеличению средних размеров их жертв и развитию популяций нектонных и планктонных форм водных насекомых. Пресс со стороны рыб способствует развитию

у водных насекомых широкого спектра разнообразных приспособлений, стабилизирующих их взаимоотношения с рыбами. В частности, к таким приспособлениям могут быть отнесены, во-первых, суточные вертикальные миграции беспозвоночных, во-вторых, специальные убежища, создаваемые насекомыми и позволяющие им защитить себя от рыб и хищных беспозвоночных: например, личинки поденок сем. *Ephemeridae* могут не только закапываться в донный грунт, но и создавать U-образные ходы, а личинки ручейников строят специальные убежища-домики из различных материалов (хвоинки, мелкие камешки, раковинки отмерших моллюсков и т.д.) (Голубков, 2000).

По мнению С.М. Голубкова (2000), деятельность рыб как «ключевых хищников» препятствует доминированию в современных сообществах беспозвоночных крупных и подвижных насекомых (конкурентов рыб) и вследствие этого значительно уменьшает (блокирует) возможность перехода сообщества на позднюю стадию сукцессии. Однако при отсутствии рыб в древних пресноводных экосистемах микроэволюционные процессы, направления макроэволюционных изменений у водных насекомых и характер сукцессионных процессов были иными. Отсутствие развитой ихтиофауны во многих пресноводных экосистемах мезозоя должно было способствовать преобладанию сообществ донных беспозвоночных, находящихся на поздних стадиях сукцессии. В этом случае в конкурентной борьбе побеждали крупные, активнодвигающиеся беспозвоночные: крупные подвижные жертвы могли противостоять относительно мелким хищникам, а нектонные крупные хищники могли потреблять относительно крупных подвижных жертв. Сравнение жизненных форм водных насекомых в пресных водах мезозоя и кайнозоя показало, что главные направления эволюции этих гидробионтов в указанные геологические эры сильно различались (Голубков, 2000). При относительно слабо развитой ихтиофауне водные насекомые юры и раннего мела активно осваивали пелагиаль и соответственно развивали адаптации к активному плаванию и парению в толще воды. Напротив, в насыщенных ихтиофауной водных экосистемах палеогена основным направлением адаптиогенеза водных насекомых становится выработка приспособлений к донному образу жизни. Этому способствовали также: а) недостаток рыб-бентофагов, б) отсутствие пресса со стороны крупных беспозвоночных хищников, в) распространение эвтрофного типа лимногенеза. Формирование в конце палеогена – начале неогена сообществ погруженных макрофитов снизило эффективность воздействия рыб на крупных беспозвоночных, поскольку они могли использо-

вать заросли этих растений как укрытия (Голубков, 2000). Поэтому тенденции к освоению водными насекомыми экологических ниш в бентали и пелагиали уравнивались.

По мнению С.М. Голубкова (2000), направление эволюции водных насекомых в мезозое в общем отражает характер сукцессий сообществ макробентоса в современных водоемах со слабым влиянием рыб: от мелких животных к более крупным, от относительно малоподвижных к nektonным формам. При этом потенциальный спектр жизненных форм, которые могут возникнуть в ходе сукцессии биоценоза, обуславливается характером эволюции отдельных групп организмов в данный период времени. Спектр этих эволюционных изменений организмов оказывается значительно шире (явление адаптивной радиации). Так, в конце мезозоя основные черты жизненных форм водных насекомых, характерные для поздних стадий сукцессии сообществ беспозвоночных, были выражены сильнее, чем в сообществах современных водоемов. «Таким образом, сукцессионные и эволюционные аспекты в развитии экосистем тесно взаимосвязаны» (Голубков, 2000, с. 449).

Сходство последовательной смены жизненных форм организмов в ходе сукцессии и эволюции групп организмов является закономерным: с одной стороны, направление сукцессии сообществ и эволюции организмов обусловлено процессами конкуренции и отношениями типа «хищник–жертва»; с другой стороны, сами эти биоценотические отношения «зависят от положения сообщества на сукцессионном градиенте биотических и абиотических условий среды» (Голубков, 2000, с. 449). При этом процессы видообразования должны интенсивнее происходить в развивающихся, нестабильных сообществах (некогерентная эволюция – Красилов, 1986; Голубков, 2000). В.А. Красилов (1986) полагает, что в условиях когерентной эволюции видов в климаксовых экосистемах конкуренция становится стабилизирующим фактором и процесс видообразования значительно замедляется (Красилов, 1986). Представляется, что это положение необходимо скорректировать: в условиях климакса конкуренция между членами биоценоза ослаблена, но не изменяет своей сущности как явления, составляющего механизм естественного отбора. Процесс видообразования в климаксовых экосистемах замедлен из-за того, что конкуренция здесь ослаблена сильно развитыми коадаптациями, взаимообусловленными экологической специализацией членов биоценоза и кооперацией между ними.

М.И. Будыко (1975) также полагает, что особенности экосистемы могут существенно влиять на характер процесса эволюции. Но, по его

мнению, успех той или иной группы организмов в борьбе за существование в значительной мере определяется степенью их *приспособленности к условиям, способствующим поддержанию устойчивости экосистемы*, в которой обитает данная группа организмов. Организмы, «не выполняющие» этого условия, могут некоторое время увеличивать свою численность, но довольно быстро обрекают себя на вымирание, нарушая равновесие, сложившееся в экосистеме. Поэтому критерием, определяющим результат естественного отбора, необязательно является увеличение численности популяции данного вида.

По мнению М.И. Будыко (1975), в более устойчивых экосистемах популяции, представляющие те или иные виды, имеют больше возможностей сохраняться длительное время. При этом естественному отбору свойственна тенденция сохранять те группы организмов, эволюция которых повышает устойчивость данной экосистемы. Одновременно отбор элиминирует менее устойчивые экосистемы и поддерживает существование более устойчивых. В последних, находящихся в относительно стабильных условиях, биологическая эволюция (биоэволюция – А.С.) организмов происходит гораздо медленнее, поскольку их филогенетические изменения сильнее согласованы (скоррелированы). Поэтому, очевидно, для стабильных экосистем более характерны микроэволюционные процессы (Будыко, 1975). Несмотря на это, за достаточно длительные периоды времени такие процессы могут перерастать и в макроэволюционные явления. Ускорению биоэволюции и повышению частоты макроэволюционных явлений способствует дестабилизация условий внешней среды (например, значительные климатические изменения) и, соответственно, экосистем.

М.И. Будыко (1975) полагает, что для объяснения больших различий в скоростях эволюции разных групп организмов важны знания баланса биомассы и энергии в экосистемах. Он отмечает, что биосфера включает в себя глобальную энергетическую систему, образованную живыми организмами. Основным источником энергии для этой системы является космическая энергия Солнца, трансформируемая в трофических сетях. При этом глобальная энергосистема является совокупностью элементарных энергетических систем на уровне биогеоценозов. Структура потока энергии в биогеоценозах очень неоднородна: в одних звеньях трофических цепей энергия концентрируется преимущественно в больших по размеру организмах, в других – распределяется в многочисленных мелких живых существах. При этом *размер организмов*, определяющий количество заключенной в них энергии и величину энергии,

необходимой для поддержания их жизнедеятельности, является *важнейшим фактором эволюции* (Будыко, 1975). Так, в фитоценозах крупные растения по сравнению с мелкими (часто и сильно затененными) имеют преимущества в получении, во-первых, солнечной энергии, во-вторых, воды из более глубоких слоев почвы, что, в частности, делает крупные растения долговечнее мелких. У животных увеличение размера тела повышает их устойчивость к колебаниям температуры внешней среды, уменьшает опасность элиминации другими животными и, как правило, также увеличивает продолжительность жизни.

Энергия, получаемая многими растениями и животными из внешней среды, в первом приближении пропорциональна поверхности их тела, а энергия, расходуемая на жизнедеятельность, пропорциональна их массе (Будыко, 1975). Поэтому рост размера организма, как правило, сопровождается увеличением притока энергии на единицу его поверхности. При этом необходимый для организмов приток энергии определяет оптимальный для занимаемой ими экологической ниши размер тела. По мнению М.И. Будыко (1975), популяции с одной и той же биомассой на единицу площади биотопа, но состоящие из организмов разного размера, обладают неодинаковой устойчивостью к изменению условий внешней среды. В частности, у крупных животных с малым коэффициентом воспроизводства биомассы относительно низка смертность в стабильных условиях внешней среды, но при дестабилизации последней они оказываются в менее выгодном положении по сравнению с видами мелких животных. Они сохраняют свои экологические ниши даже при существенных изменениях во внешней среде и, следовательно, в значительно большей степени влияют на состояние экосистем, являясь их наиболее устойчивыми компонентами.

Таким образом, наряду с абиотическими факторами биоценотические отношения играют важную роль в процессах микро- и макроэволюции организмов. При этом, например, в водных экосистемах на эти процессы значительное влияние оказывают «ключевые хищники», изменяя состав, структуру и продуктивность водных биоценозов (Голубков, 2000). Представляется, что регулирующее воздействие элементов верхних трофических уровней на функционирование биоценоза этим аспектом не ограничивается: необходимо учитывать, во-первых, роль симбионтов (паразитов, мутуалистов, комменсалов) зоо- и фитофагов, во-вторых, нетрофических способов информационных взаимодействий (химических и визуальных факторов) организмов в процессах регуляции и эволюции биоценозов.

Излагая свою концепцию экосистемной эволюции, В.А. Красилов (1986, с. 73) справедливо указывает, что каждый биоценоз (и их система в масштабах планеты) «получает эволюционные импульсы от взаимодействия Земли с другими небесными телами, в результате которого происходят, в частности, периодические изменения параметров вращения, вызывающие деформацию, расслоение, проскальзывание на геофизических границах внутри и в основании литосферы. Возникают напряжения, разрешающиеся геологическим кризисом – резкой активизацией движений блоков земной коры и магматизма». Этот кризис сильно нарушает сложившиеся экологические условия: изменяет океанские течения, соотношение моря и суши, ее макрорельеф, и все это отражается на климате. В результате таких изменений биосфера на некоторый период времени дестабилизируется. «Если в нормальных условиях эволюция экологических систем направлена в сторону усложнения структуры, дающего более эффективное использование энергетических ресурсов, то в критических ситуациях происходит упрощение структуры путем «снятия» конечных стадий ценотической сукцессии, сокращение разнообразия (организмов – *A.C.*) за счет доминирующих видов этих стадий» (Красилов, 1986, с. 73–74). Критические условия стимулируют отбор организмов с ускоренным онтогенезом, что повышает гено- и фенотипическую изменчивость на его ранних стадиях. В результате возникает макрополиморфизм популяций, происходят нарушения генетической изоляции, резко усиливаются гибридизационные процессы и вирусная трансдукция генов (Красилов, 1986). По мере стабилизации экологических условий направленность эволюции видов данного биоценоза обуславливается возрастающей гетерогенностью биотопа, дифференциацией экологических ниш, углублением специализации разных групп организмов. При этом макрополиморфные популяции распадаются и возникающие дочерние группы дают начало новым линиям в ходе развертывающейся адаптивной радиации. Она обуславливает усиление одних и ослабление других функций организмов, направляя эволюцию генома. «Внешние факторы, воздействующие на транскрипционную активность гена, отражаются и на репликационной активности, в результате чего возрастает функциональная интеграция (различных биосистем организма – *A.C.*), способствующая включению гена на более ранней стадии накопления сигнала (прогрессивно развивающиеся признаки проявляются на все более ранних стадиях – погружаются в онтогенез)» (Красилов, 1986, с. 74). При этом естественный отбор структурно-функциональных элементов происходит на всех уровнях организации – от субклеточного до организменного.

Итак, *биосистемы* можно определить как системы разного уровня организации (от молекулярного до биоценотического), обладающие свойствами, специфичными для живой природы. Анализ организации, функционирования и эволюции живых систем разных уровней с позиций системно-кибернетического подхода показал, что рационально выделить системы *пара-, суб-, над- и организменного типов*. К параорганизменным системам могут быть отнесены вирусы и внеклеточные высокомолекулярные соединения (биомолекулы), возникновение которых невозможно вне живой природы. Это могут быть специфичные биомолекулы клеток, отдельные эндо- и экзометаболиты, некоторые органические продукты распада клеток. В тип суборганизменных систем входят субклеточные биомолекулы, клеточные органеллы, ткани и слагающие их клетки, органы и системы органов. Биосистемы организменного типа (одно- и многоклеточного уровней) являются аутоценозами – морфо-функционально интегрированными сообществами симбиотических организмов (хозяина и его паразитов, мутуалов и т.п.). Аутоценозы, принадлежащие к одному биологическому виду, образуют реальные ценотические системы первого порядка – демоценозы, соответствующие популяционному уровню. Демоценозы разных биологических видов входят в состав слабо интегрированных надорганизменных биосистем второго порядка – биоценозов.

Резко заметна исторически сложившаяся специфика организации, функционирования и эволюции организменного и надорганизменного образований прокариотических, растительных, животных биосистем и грибов. Несмотря на это, с кибернетической точки зрения, все биосистемы организменного и надорганизменного уровней различных царств являются самоуправляемыми (адаптирующимися) системами. В самом общем плане каждую такую систему можно представить в виде элементарного контура регулирования, включающего управляющую и управляемую подсистемы (управляющую систему и объект управления), взаимодействующие на основе прямых и обратных связей. На уровне аутоценоза (организма) в качестве главной управляющей подсистемы может, например, рассматриваться генотип, в качестве управляемой – фенотип, а дополнительной управляющей – блок симбионтов. Соответственно, на уровне демоценоза (популяции) взаимодействуют контуры регулирования аутоценозов одного биологического вида, а на уровне

биоценоза – разных видов. Следовательно, эволюция видовых, надвидовых систем и биоценозов будет обусловлена историческими преобразованиями соответствующих совокупностей контуров регулирования, относящимся ко всем уровням данных систем.

Итак, в системном аспекте биологическая эволюция представляет собой необратимые изменения элементов контуров регулирования, прежде всего организменного и надорганизменного уровней биосистем. Необратимые изменения их элементов, во-первых, обусловлены онтогенетическими преобразованиями управляющих подсистем организменного уровня в допустимых пределах (мутации в МГСУ и процессы включения в состав последних генетического материала плазмид и вирусов, не приводящие к летальному исходу, рекомбинация генов при панмиксии).

Во-вторых, эволюцию биосистем обуславливают и долговременные избирательные воздействия исполнительных подсистем (фенотипа) на элементы управляющих подсистем по каналам обратной связи. В свою очередь, эти избирательные воздействия стимулируются влиянием специфических экологических факторов. Однако эффективность таких опосредованных эктогенетических воздействий на МГСУ и другие управляющие подсистемы невысока. В противном случае нарушатся кибернетические принципы самоуправления и одна из важнейших эволюционных закономерностей – возрастание автономизации процессов индивидуального развития биосистем в ходе филогенеза. При отсутствии коррекции деятельности управляющих подсистем, включая МГСУ, со стороны управляемых подсистем (в том числе и в зависимости от экологической обстановки) невозможно осуществление онто- и филогенеза. В-третьих, неизменными факторами, обуславливающими биологическую эволюцию, являются естественный отбор биосистем и популяционные волны, необратимо меняющие гено- и фенотипы, а следовательно, и совокупности контуров регулирования на популяционном и биоценозическом уровнях. При этом следует учитывать, что естественный отбор как один из важнейших факторов биологической эволюции действует и на организменном уровне. В аутоценозе в целом и на суборганизменном уровне происходит отбор лучших элементов (среди однотипных) по степени адекватности данной биосистеме (например, нейронов, синапсов, нейронных групп, митохондрий у животных и человека, хлоропластов – у растений, симбионтов и клеток тканей хозяина – в процессе симбиогенеза).

Наряду с этим, в условиях техногенеза активно создаются разнообразные **биотехнические системы** – совокупности биологических и технических элементов, объединенных в единую функциональную систему целенаправленного поведения. Особое значение имеет антропогенное интегрирование биосистем (разного уровня организации) с микроэлектронными системами, которое осуществляется вследствие единой электромагнитной природы многих управляющих процессов в живых и электронных системах. Несомненна огромная важность создания и изучения данной категории систем в условиях происходящего техногенного преобразования биосферы в **биотехносферу** и освоения Вселенной человечеством. По-видимому, биотехносфера будет представлять собой предельно допустимых масштабов (в рамках сохранных к тому времени жизненно необходимых квазибиосферных экосистем) совокупность биотехнических систем разных уровней организации: техноорганизменного, технопопуляционного, техноценотического (последние составят основу техноэкосистем). Ноосфера, о которой писал В.И. Вернадский, останется идеалом, к которому человеческое общество будет стремиться в течение всей своей истории.

Биосистемология как новое научное направление призвана изучать принципы и частные аспекты *организации, функционирования и эволюции всех указанных выше биосистем* (как ископаемых, так и рецентных) всех царств живой природы с позиций диалектического материализма и на основе тектологического и кибернетического подходов, с учетом условий техногенеза. Соответственно, результаты таких исследований, во-первых, представляют методологическую базу для всех биологических наук (прежде всего интегративных – теории эволюции, общей экологии) и связанных с ними (прямо или косвенно) других научных направлений (например, кибернетики, материалистической философии). Во-вторых, системные исследования позволяют получать теоретические (прогностические) разработки частных биосистемных аспектов, т.е. модели организации, функционирования и развития конкретных биосистем. Оба указанных направления дают возможность объективнее, целенаправленнее, а значит быстрее развивать и прикладные области – биотехнологию, медицину, рациональное природопользование и охрану природы. Системно-кибернетическое моделирование организации, функционирования и эволюции биосистем разных уровней позволит не только интегрировать различные области знаний, но и разработать на этой основе рациональную методологию и методы встраивания человеческой цивилизации в биосферу и сопредельные пространства Вселенной.

Александрова В.Д. Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66. Вып. 3. С. 101–113.

Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб: Наука, 2000. 147 с.

Атлас Б.А., Бутов А.С., Волков Н.И., Голоскоков П.Г., Ступин О.К. Экономическая кибернетика на водном транспорте. М.: Транспорт, 1978. 280 с.

Афанасьев В.Г. Мир живого: системность, эволюция и управление. М.: Политиздат, 1986. 334 с.

Ахметова Е.В., Зернов Д.В., Ивашиненко Н.Н., Иудин А.А., Митрофанова И.В., Мышляева Т.В., Прыкина Ю.Ю., Савинов А.Б., Сорокина А.В., Стрелков Д.Г., Ушакова Я.В., Якуничева С.А. Образ жизни и здоровье студентов. Н. Новгород: Изд-во НИСОЦ, 2003. 113 с.

Бабынин Э.В. Адаптивный мутагенез: возрождение ламаркизма или новый взгляд на дарвинизм? // Успехи соврем. биологии. 2001. Т. 121. № 6.

Балашов Е.П. Эволюционный синтез систем. М.: Радио и связь, 1985. 328 с.

Белов П.Т. Философия выдающихся русских естествоиспытателей второй половины XIX – начала XX в. М.: Мысль, 1970. 488 с.

Бизина Е.В. Соотношение пресса хищников и обеспеченности ресурсами в регуляции структуры и функционирования сообществ: обзор гипотез // Журн. общ. биологии. 1997. Т. 58. № 5. С. 26–45.

Биологическая кибернетика / Под ред. А.Б. Когана. М.: Высш. шк., 1977. 408 с.

Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.

Биотехнические системы: теория и проектирование. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. 220 с.

Богданов А.А. Тектология. Всеобщая организационная наука. М.: Экономика, 1989. Кн. 1. 304 с. Кн. 2. 351 с.

Борисов В.И., Королев В.И., Максина И.В., Пасека А.А., Фомин Л.Б. Электрическая модель клетки синусового узла сердца. Н. Новгород: ННГУ, 1999. 22 с.

Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.

Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М.: Советское радио, 1958. 215 с.

Вопросы кибернетики. Вып. 12. Проблемы биомедицинской кибернетики. М., 1975. 203 с.

Гайнутдинов М.Х., Яргунов В.Г., Калининкова Т.Б., Гайнутдинов Т.М., Варламов В.Е. О роли децентрализованной системы управления в приспособлении популяции малощетинковых червей *Tubifex tubifex* к действию высокой температуры среды // Экология. 2000. № 6. С. 478–480.

Гелашвили Д.Б., Солдатов Е.Н., Чупрунов Е.В. Меры сходства и разнообразия в оценке флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков // Поволжский экол. журн. 2004. № 2. С. 132–143.

Гельднер К. Кибернетика и ее будущее. М.: Радио и связь, 1983. 97 с.

Геодакян В.А. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации // Проблемы передачи информации. Т. 1. Вып. 1. 1965. С. 105–113.

Геодакян В.А. Теория полового дихроморфизма // Механизмы адаптации животных и растений к экстремальным факторам среды. Тез. 6-й Ростовской обл. научн.-практ. школы-семинара. Т. 1. Ростов/на-Дону, 1990. С. 5–10.

Геодакян В.А. Эволюционная теория пола // Природа. 1991. № 8. С. 60–69.

Гладышев М.И. Концепция биогеоценоза с позиций общей теории систем // Экология. 1990. № 4. С. 11–19.

Голубков С.М. Роль хищничества в эволюции животных: влияние рыб на структуру таксоценоза и эволюцию водных насекомых // Успехи соврем. биологии. 2000. Т. 120. № 5. С. 441–451.

Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. Саратов: Изд-во «Научная книга», 2002. 160 с.

Гусев Н.Б. Протеинкиназы: строение, классификация, свойства и биологическая роль // Сорос. образоват. журн. 2000. № 12. С. 4–12.

Денисов А.А., Колесников Д.Н. Теория больших систем управления. Л.: Энергоатомиздат, 1982. 260 с.

Джордж Ф. Основы кибернетики. М.: Радио и связь, 1984. 272 с.

Дымшиц Г.М. Молекулярная биология. Новосибирск: Новосибирск. ун-т, 2000. – <http://www.nsu.ru/education/biology/molbiol/>

Емельянов В.В., Курейчик В.М., Курейчик В.В. Теория и практика эволюционного моделирования. М.: Физматлит, 2003. 432 с.

Ермаков Е.И., Мухоморов В.К. Эволюция мер многообразия как отражение развития процесса первичного почвообразования в модельной почвенно-растительной системе // Докл. АН. 2001. Т. 379. № 6. С. 837–841.

Животовский Л.А. Ламарк был прав // Химия и жизнь. 2003. № 4. С. 22–25.

Журавлева Н.А. Механизм устьичных движений, продукционный процесс и эволюция. Новосибирск: ВО «Наука», 1992. 141 с.

Иванов А.В. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 287 с.

Ивашов А.В. Популяционные системы и их атрибуты // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. № 5. С. 614–625.

Игамбердиев А.У. Роль перекисом в организации метаболизма растений // Сорос. образоват. журн. 2000. Т. 6. № 12. С. 20–27.

Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. М.: Высш. шк., 1989. 591 с.

Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. М.: Academia, 2001. 432 с.

Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 118 с.

Кирпотин С.Н. Жизненные формы организмов как паттерны организации и пространственные экологические факторы // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66. № 3. С. 239–250.

Клир Д. Системология. Автоматизация решения системных задач. М.: Радио и связь, 1990. 544 с.

Колков А.И. Гармония и творчество // Вопр. психологии. 1989. № 1. С. 83–90.

Колчанов Н.А., Матушкин Ю.Г. Биологические самовоспроизводящиеся системы: принципы организации и закономерности эволюции // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1050–1059.

Кольман Я., Рем К.-Г., Наглядная биохимия. М.: Мир, 2000. 469 с.

Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 140 с.

Краткий философский словарь. М.: ТК Велби, Изд-во «Проспект», 2004. 496 с.

Кулаева О.Н. Хлоропласт и его полуавтономность в клетке // Сорос. образоват. журн. 1997. № 7. С. 2–9.

Кулинский В.И. Передача и трансдукция гормонального сигнала в разные части клетки // Сорос. образоват. журн. 1997. № 8. С. 14–19.

Левич А.П. Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. 181 с.

Левич А.П. Принцип максимума энтропии и теоремы вариационного моделирования в экологии сообществ // Успехи соврем. биол. 2004. Т. 124. № 6. С. 515–533.

Лукин Е.И. Различия в скорости эволюции разных систем органов и приспособлений к размножению и развитию животных // Зоол. журн. 1964. Т. 43. Вып. 8. С. 1105–1120.

Ляпунов А.А. Об управляющих системах живой природы и общем понимании жизненных процессов // Проблемы кибернетики. Вып. 10. М.: Гос. изд-во физ.-мат. лит-ры, 1963. С. 179–193.

Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 352 с.

Марков А.В. Проблема происхождения эукариот // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 3–12.

Мельников Г.П. Системология и языковые аспекты кибернетики. М.: Сов. радио, 1978. 368 с.

Миркин Б.М. О некоторых современных концепциях динамики растительных сообществ // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40. № 4. С. 569–578.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.

Мозговой Д.П. Информационно-знаковые поля млекопитающих: теория и практика полевых исследований. Автореф. дис. докт. биол. наук. Тольятти, 2005. 49 с.

Моничев А.Я., Гелашвили Д.Б. Энтропия и информация: экологический аспект // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2001. Вып. 1(2). С. 52–59.

Номура М. Регуляция биосинтеза рибосом // В мире науки. 1984. № 3. С. 58–70.

Нухимовский Е.Л. Проблема классификации в биоморфологии семенных растений // Успехи соврем. биологии. 1980. Т. 90. Вып. 2(5). С. 286–307.

Нухимовский Е.Л. Природа, жизнь и проблема жизнесохранения // Успехи соврем. биологии. 1984. Т. 98. Вып. 2(5). С. 292–306.

Нухимовский Е.Л. Особенности фенетической организации биоморф семенных растений // Успехи соврем. биологии. 1986. Т. 102. Вып. 2(5). С. 289–306.

Нухимовский Е.Л. Статус биоморфологии и первый принцип фенетической организации биоморф семенных растений // Успехи соврем. биологии. 1987. Т. 104. Вып. 2(5). С. 231–250.

Онопrienko Ю.И. Информационный и энергетический аспекты эволюции // Эволюционные исследования. Макроэволюция. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 44–57.

Опарин А.И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М.: Наука, 1968. 173 с.

Оприотов В.А., Пятыгин С.С., Ретивин В.Г. Биоэлектrogenез у высших растений. М.: Наука, 1991. 216 с.

Парухин А.М. Паразитические черви промысловых рыб южных морей. Киев: Наук. думка, 1976. 184 с.

Полевой В.В. Внутриклеточные и межклеточные системы регуляции у растений // Сорос. образоват. журн. 1997. № 9. С. 6–11.

Полевой В.В. Физиология целостности растительного организма // Физиол. раст. 2001. Т. 48. № 4. С. 631–643.

Полынова Г.В. Функциональная роль иерархической системы отношений в популяциях ящериц (Reptilia : Sauria) // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 3. С. 338–352.

Попов Л.С., Корочкин Л.И. Генетически запрограммированная смерть клеток (апоптоз) // Генетика. 2004. Т. 40. № 2. С. 149–166.

Проворов Н.А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62. № 6. С. 472–495.

Проворов Н.А. Молекулярные основы симбиогенной эволюции: от свободноживущих бактерий к органеллам // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66. № 5. С. 371–388.

Ратнер В.А. Генетические управляющие системы. Новосибирск: Наука, 1966. 181 с.

Ратнер В.А. Молекулярно-генетические системы управления. Новосибирск: Наука, 1975. 287 с.

Ратнер В.А. Концепция молекулярно-генетических систем управления. Новосибирск: Изд-во НГУ, 1993. 118 с.

Ратнер В.А. Генетика, молекулярная кибернетика: личности и проблемы. Новосибирск: Наука, 2002. 272 с.

Редько В.Г. Эволюционная биокибернетика // Вестник РАН. 1997. Т. 67. № 9. С. 800–803.

Редько В.Г. Лекции по эволюционной кибернетике. М., 1999. – <http://www.keldysh.ru/pages/BioCyber/Lecture1.html>

Редько В.Г. Эволюционная кибернетика. М.: Наука, 2001. 156 с.

Розенберг Г.С. Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 265 с.

Розенберг Г.С. О системной экологии // Журн. общ. биологии. 1988. Т. 69. № 5. С. 580–591.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (Учебное пособие). Самара: Самарск. научн. центр РАН, 1999. 396 с.

Савинов А.Б. О зависимости характера эволюционных изменений и взаимоотношений отделов тела от их функциональной специфичности у насекомых // Тез. докл. научн. конф. молод. учен. Волго-Вятского региона, посвященной 60-летию образования СССР. Горький, 1983. С. 38.

Савинов А.Б. О системном подходе к организации насекомых с целью исследования ее эволюционных изменений // Макроэволюция (матер. 1 Всес. конф. по проблемам эволюции). М.: Наука, 1984. С. 94–95.

Савинов А.Б. Сравнительно-морфологический анализ скелетно-мышечной системы груди цикадовых в связи с вопросами их филогении. Автореф. дис. канд. биол. наук. Киев: Ин-т зоологии АН УССР, 1987. 25 с.

Савинов А.Б. Мускулатура груди нимфы и имаго ивовой пенницы *Aphrophora salicina* Gz. (Homoptera, Aphrophoridae) // Энтомол. обозр. 1990. Т. 69. Вып. 1. С. 36–47.

Савинов А.Б. Модификация дистантной хемокоммуникации насекомых в условиях антропогенного загрязнения окружающей среды // Успехи соврем. биол. 1995. Т. 115. Вып. 2. С. 156–165.

Савинов А.Б. Методы фенотипической индикации популяций животных // Экологический мониторинг. Ч. 3. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 1998. С. 105–144.

Савинов А.Б. Системно-кибернетический подход к объектам биосферы как методологическая основа преподавания экологии и экологических исследований // Экологическое образование и воспитание в Нижегородской области на рубеже веков. Матер. V научн.-практич. конф. Н. Новгород, 1999. С. 108–109.

Савинов А.Б. Методология системно-кибернетического подхода в экологическом мониторинге // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Ч. 4. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2000. С. 342–366.

Савинов А.Б. Роль теории эволюции в экологическом образовании и подходы к решению некоторых ее проблем // Экологическое образование и воспитание в Нижегородской области. Н. Новгород: ННГУ, 2003. С. 86–87.

Савинов А.Б. Метод биоиндикации экосистем по соотношению адаптивных и инадаптивных потенциалов популяций и биоценозов (информационно-энтропийный аспект) // Методы популяционной биоло-

гии. Сб. матер. докл. VII Всерос. популяц. семинара. Ч. 1. Сыктывкар, 2004. С. 183–184.

Савинов А.Б. Популяция, вид и биоценоз как самоуправляемые симбиотические системы // Популяции в пространстве и времени. Сб. матер. докл. VIII Всерос. популяц. семинара. Н. Новгород, 2005а. С. 359–360.

Савинов А.Б. Новая популяционная парадигма: популяция как симбиотическая самоуправляемая система // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005б. Вып. 1 (9). С. 181–196.

Савинов А.Б. Метод интегральной количественной оценки экосистем (информационно-энтропийный аспект) // Современные аспекты экологии и экологического образования. Матер. Всерос. науч. конф. Казань, 2005в. С. 377–378.

Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.

Северцов А.С. Эволюция популяций и эволюция биоценозов // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 5. С. 517–526.

Северцов А.С. Теория эволюции. М.: Владос, 2005. 380 с.

Соколов Е.Н., Незлина Н.И. Нейродарвинизм: моделирование отбора нейронных групп // Журн. высш. нервн. деятельн. 2005. Т. 55. № 4. С. 459–471.

Суходолец В.В. Смысл генетического кода: реконструкция этапа предбиологической эволюции // Генетика. 1985. Т. 21. № 10. С. 1589–1600.

Тахтаджян А.Л. Principia tectologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб.: СПХ-ФА, 1998. 118 с.

Телитченко М.М., Остроумов С.А. Введение в проблемы биохимической экологии. Биотехнология, сельское хозяйство, охрана среды. М.: Наука, 1990. 288 с.

Украинцев Б.С. Самоуправляемые системы и причинность. М.: Мысль, 1972. 254 с.

Управление и информация. Вып. 10. Математические методы в биологии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1974. 361 с.

Федоров В.Д. Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1974. № 3. С. 402–415.

Федоров В.И. Классификация управляющих систем организма. Дополнение к теории функциональной системы П.К. Анохина // Успехи соврем. биологии. 2000а. Т. 120. № 1. С. 3–11.

Федоров В.И. Принципы организации и функционирования живых систем. Ч. 1. Кибернетические основы организации и функционирования сложных систем. Новосибирск: Изд-во НГТУ, 2000б. 88 с.

Федоров В.И. Принципы организации и функционирования живых систем. Ч. 2. Управляющие системы организма. Новосибирск: Изд-во НГТУ, 2003. 142 с.

Федоров В.И., Шутова С.В. Основы кибернетической физиологии. Тамбов: Изд-во ТГУ, 2004. 128 с.

Флейшман Б.С. Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368с.

Фукс-Киттовский К. Проблемы детерминизма и кибернетики в молекулярной биологии: факты и гипотезы о соотношении между автоматами и живым организмом. М.: Прогресс, 1980. 375 с.

Хайтун С.Д. Фундаментальная сущность эволюции // Вопросы философии. 2001. № 2. С. 152–166.

Чураев Р.Н. Контуры неканонической теории наследственности: от генов к эпигенам // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66. № 2. С. 99–122.

Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. М.: Наука, 2005. Кн. 1. 281 с. Кн. 2. 337 с.

Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 224 с.

Экосистемы в критических состояниях. М.: Наука, 1989. 155 с.

Эпштейн В.М. Системный подход к изучению процессов управления филогенетическими преобразованиями. Владивосток, 1983. 35 с. Деп. ЦНИИТЭИРХ 15.06.83. № 505 рх-Д83.

Эпштейн В.М. Обратные связи между различными органами и центральной нервной системой в филогенезе пиявок // Эволюционные исследования. Макроэволюция. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 37–43.

Эпштейн В.М. Филогенетическая кибернетика // Проблемы макроэволюции. М.: Наука, 1988. С. 157–158.

Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высш. шк., 2004. 310 с.

Dolan M.F., Melnitsky H., Margulis L., Kolnicki R. Motility proteins and the origin of the nucleus // Anat. Rec. 2002. V. 1. № 3. P. 290–301.

Suprin M., Larkin R.M., Chory J. Signal transduction between the chloroplast and the nucleus // Plant Cell. 2002. V. 14. № 5. P. 327–338.

Савинов Александр Борисович

**БИОСИСТЕМОЛОГИЯ
(системные основы
теории эволюции и экологии)**

Учебное пособие

Формат 60×84 1/16.

Бумага офсетная. Печать офсетная.

Уч.-изд. л. 14,1. Усл. печ. л. 12. Заказ 842. Тираж 1000.

Издательство Нижегородского госуниверситета им. Н.И.Лобачевского
603950, Н. Новгород, пр. Гагарина, 23.

Типография Нижегородского госуниверситета им. Н.И. Лобачевского.
Лиц. ПД №18-0099 от 04.05.2001.
603000, Н. Новгород, ул. Б. Покровская, 37.