

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего
профессионального образования
«ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ СИСТЕМ УПРАВЛЕНИЯ И
РАДИОЭЛЕКТРОНИКИ» (ТУСУР)

Кафедра радиоэлектронных технологий и экологического мониторинга

(РЭТЭМ)
УТВЕРЖДАЮ
Зав. кафедрой РЭТЭМ
_____ В.И. Туев
«__» _____ 2013 г.

А.Г. Карташев

Организм и среда

Учебное пособие

ТОМСК – 2014

СОДЕРЖАНИЕ

	ВВЕДЕНИЕ	
	ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ КОНЦЕПЦИИ БИОСФЕРЫ	4
7	СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ БИОСФЕРЫ.....	
	Развитие автотрофных организмов.....	9
	Многоклеточные организмы.....	12
	Формирование литосферной части биосферы.....	16
	Эволюция нервной системы.....	21
23	ПРИСПОСОБЛЯЕМОСТЬ ОРГАНИЗМОВ К ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ.....	
	Основы генотипической адаптации.....	24
	Микроэволюционные процессы.....	26
	Макроэволюционные процессы.....	29
	Историческое развитие экосистемы.....	34
	фенотипической адаптации на организменном и популяционном уровнях.....	38
	Поведенческие адаптации.....	47
	Устойчивость экосистем.....	49
	Адаптации биосистем к антропогенной среде.....	52
	Вопросы для самопроверки.....	57
	СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	58

ВВЕДЕНИЕ

Экология в самом общем виде определяется как наука о взаимодействии организмов с окружающей средой. Под средой подразумевается всё, что находится вне организма и способно оказывать влияние. Биосистемы приспосабливаются к условиям среды, изменяясь в сторону максимальной выживаемости. Историческое развитие живого мира проходило по эволюционным законам от простого к сложному с повышением организованности биосистем. Биосистемы активно трансформируют среду, и создают собственную среду – биосферу. Биосфера - специфическая биологическая среда жизни живых организмов. В связи с тем, что приспособляемость живых организмов рассматривается в качестве самостоятельного научного направления, окружающая среда воспринимается в качестве внешней по отношению к организму. Появление первых бактерий приводит к трансформации среды обитания. Выяснение закономерностей развития окружающей среды позволит нам лучше понять и закономерности построения техносферы. Известно, биосистемы способны существовать только в специфической измененной среде. Несомненно, что техносфера представляет собой принципиально новую среду обитания. В какой степени техносфера является логичным развитием биосферы? Или это новая среда обитания технических саморазвивающихся систем?

КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ОРГАНИЗМА И СРЕДЫ

Историческое развитие живых организмов на Земле рассматривается с учеными в контексте эволюционных изменений. Понятие эволюции подразумевает такие изменения биосистем, которые характеризуются непрерывностью и направленностью. Первая биологическая теория эволюции была разработана французским философом и натуралистом Ж.Б.Ламарком в 1809 году. Для обоснования биологического разнообразия и приспособления организмов к условиям внешней среды. Ж.Б. Ламарком сформулированы четыре положения: присущее организмам внутреннее стремление к совершенствованию; способность приспосабливаться к условиям окружающей среды; наличие самозарождения и передача по наследству приобретенных в течение жизни признаков. По мнению ученого влияние внешних факторов среды развивает потребность в изменении, осознаваемую организмом и реализуемую. Признаки приобретенные организмом в результате упражнения какого-либо органа в новых целях передаются по наследству и совершенствуются. В то время как другие признаки организма утрачиваются в результате неупотребления в последующих поколениях.

Последующее развитие теория эволюции получила в трудах Ч. Дарвина. Если Ж. Ламарка интересовали изменения во времени, то Ч. Дарвин основное внимание уделял проблеме видообразования, в зависимости от географических условий и особенностей окружающей среды, в которой развиваются организмы. В результате многолетних исследований Ч. Дарвин сформулировал положения, составляющие основу его концепции эволюции: 1 особи в пределах каждого отдельного вида обладают значительной, но непрерывной изменчивостью по морфологическим и физиологическим признакам; 2 изменчивость возникает случайным образом и наследуется; 3 популяции живых

организмов способны значительно увеличивать свою численность; 4 в связи с ограниченностью необходимых ресурсов особи каждой популяции борются за свое существование и сохранение своего потомства; 5 в результате борьбы за существование наиболее приспособленные особи выживают и оставляют потомков с аналогичными признаками;

6 в результате естественного отбора наиболее приспособленные представители данного вида организмов более эффективно адаптируются к окружающим условиям (Нейлоу, 1886). В теории Ч. Дарвина три главных постулата были принципиально новыми. Первый утверждает общность происхождения живых существ, т.е. сходные организмы связаны узами родства и происходят от общего предка. Второй - возникающая изменчивость признаков носит случайный характер. И третий заключается в том, что только естественный отбор, происходящий под влиянием всей совокупности факторов, существующей в данный момент окружающей среды, определяет, какие особи выживут, какие погибнут в борьбе за существование, т.е. естественный отбор является механизмом, который контролирует и определяет направленность последующих этапов эволюционного процесса.

Противоположная точка зрения, отстаивающая автономную закономерность развития эволюционных процессов, представлена в концепции номогенеза у А. Берга (1977), А.А. Любищева (1982), Т. Шардена (1987) и других. По мнению Л.С. Берга номогенез - закономерная эволюция организмов, процесс, идущий в определенном направлении, на основе автономических и хронологических причин. Автономические закономерности - внутренние конституционные свойства организма, определяющие изменение форм биосистем в определенном направлении. Хронологические закономерности обусловлены влиянием географического ландшафта, преобразующего формы организмов в определенном направлении. При этом процессы онтогенеза и филогенеза могут носить элементы, опережающие этапы последующих эволюционных новообразований. Следовательно, современные организмы развились из многих тысяч различных форм, т.е. полифелетично. Последующее развитие

происходило преимущественно конвергентно, на основе закономерностей, охватывающих громадные массы особей на обширных территориях, скачками, параксизмами, мутационно. Наследственные вариации ограничены, и развиваются по определенным направлениям. Борьба за существование и естественный отбор не являются факторами прогресса, т.к. в основном сохраняют норму. Эволюция в значительной степени представляется как развертывание уже существующих задатков. Вымирание видов биосистем происходит в результате как внутренних, так и внешних причин.

Аналогичной точки зрения придерживается и А.А. Любищев: «... процесс эволюции вовсе не связан с проблемами приспособления. Видообразование «основано не на борьбе хаотически возникающих изменений, а на законе эволюции и на наличии подобного сознанию творческого начала». В связи с тем, что не все случаи приспособления, можно разложить на ряд этапов, проходимых под действием естественного отбора. В качестве доказательства сторонниками номогенеза рассматривается открытый Н.И. Вавиловым закон гомологичных рядов: «1. Ближайшие генетические виды характеризуются параллельными и тождественными рядами признаков, и, как правило, наблюдается положение, что чем ближе генетические виды, тем резче и точнее проявляется тождество рядов морфологических и физиологических признаков. Ближайшие генетические виды имеют, следовательно, одинаковые ряды изменчивости. 2. Не только генетически близкие виды, но и роды проявляют тождества в рядах генетической изменчивости. 3. Целые ботанические семейства, характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейства». Следовательно, ряды параллельной морфологической, физиологической и биохимической изменчивости у растений и животных проявляются независимо от условий среды обитания и являются проявлением закономерностей общего внутреннего характера развития организмов.

Аналогичной точки зрения на автономность эволюции придерживается и П.Т. Шарден (1987 г.), отстаивая принцип Омега. Четыре

атрибута Омеги положены в основу эволюции всего мироздания : «автономность, наличность и в конечном счете трансцендентальность» или эмерджентность. По мнению П.Т. Шардена эволюция всей материи целенаправленно развивается в направлении созидания сознания, концентрации психической энергии и развития сверхсознания.

У всех исследователей не вызывает сомнения сам принцип эволюционного развития систем от простых к сложным. Разногласия происходят при выяснении движущих сил эволюции, т.е. закономерностей организации и усложнения биосистем.

Впервые, проблемы глобального изменения верхнего слоя Земли, в результате жизнедеятельности организмов систематически разработана В.И. Вернадским(1994) «В восемнадцатом веке изменения, производимые в Земной коре организмами исследовали геологи, минералоги, географы.». По мнению В.И. Вернадского, «живое вещество обладает мощными средствами для полного изменения термодинамического поля биосферы в отношении происходящих химических реакций.» Развиваемые В.И. Вернадским представления о биосфере, как специфической оболочки Земли, которая сформирована живыми организмами, и в которой только и возможна жизнь рассматривают организм и среду как целостную систему. Среда активно преобразовывается биосистемами, и в то же время является неотделимой частью существования живых организмов. Биосфера, сохраняя свои главные качественные компоненты, определяет основные направления эволюционного процесса живых систем. Аналогичные системные представления развиваются с введением понятия экосистем, биогеоценозов (Сукачев 1945), (Одум 1975) и новыми гипотезами, характерными для современной экологии. По мнению Тенсли (1935) «Хотя организмы могут претендовать на то, чтобы мы уделяли им основное внимание, однако, когда более глубоко задумаемся, то не можем отделить их от конкретной окружающей обстановки, вместе с которой они составляют единую физическую систему». Системное единство организмов и среды принимаемое в современной экологии позволяет с новой точки зрения

рассматривать концепции эволюции, историческое развитие жизни на Земле и общие закономерности формирования биосферы.

СТАНОВЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ БИОСФЕРЫ

В последовательности развития биосферы как специфической среды обитания живых организмов можно выделить как минимум три периода. Первый,- процесс становления биосферы, связанный с созданием благоприятных для развития жизни физико-химических условий, заканчивающийся при формировании биогенных круговоротов CO_2 , O_2 , N , P и других органических и неорганических элементов. Второй, - усложнение самой структуры биосферы, как глобальной экосистемы, в пределах которой происходит эволюция организмов. Третий период связан с развитием принципиально новой среды жизни одного биологического вида - человека- образование и развитие техносферы, приводящей к деградации биосферы.

Необходимость преобразования окружающей среды биосистемами заложена в самой сущности развития самоорганизующих систем. Такого типа системы способны существовать только при условии активного потребления энергии и вещества из окружающей среды (Эйген, 1973). По мнению И.Пригожина сочетание автокаталитических реакций с процессами переноса вещества и энергии приводит к пространственному распределению реагирующих веществ и образованию «диссипативных структур». Повышение энергии в локализованных пространственных структурах и необходимость ее рассеивания согласно второму закону термодинамики приводит к разрушению пространственных упорядоченных структур. Происходит выделение диссипативных предбиологических структур из среды и их изоляция. Электрический барьер является одним из наиболее возможных вариантов сохранения пространственно ограниченных углеводородных систем, аккумулирующих энергию. Репликация предполагает сохранение и накопление информации о первичной функционально упорядоченной структуре, что ведет к

снижению энтропийных процессов в самой системе. Вероятно, что первые предбиологические системы организованы таким образом, что каждый фрагмент системы обладал способностью к воспроизведению.

Первые живые организмы представлены гетеротрофами, которые использовали энергию при расщеплении CH_4 , H_2S , NH_3 и других органических соединений. (Кеньон, Стейнман, 1972). В отсутствие кислородной атмосферы ультрафиолетовое излучение достигало поверхности и способствовало синтезу сложных органических молекул типа аминокислот (Брода, 1978). Ультрафиолет, грозовые разряды являются основными источниками энергии при спонтанном синтезе в восстановительной атмосфере органических соединений. Появление первых бактерий, способных без кислорода в растворе органических соединений синтезировать АТФ с выделением CO_2 привело к существенному изменению химического состава окружающей среды и атмосферы (табл. 1)

Таблица 1.

Вероятный состав атмосферы (Кеньон, Стейнман. 1972 г.)

Парциальное давление газов	4.5-4 млрд. лет до н.э.	4-2 млрд. лет	2 млрд. лет
Основные компоненты $P > 10^{-2}$ атм	CH_4 H_2	N_2 CO_2	N_2 O_2
Минорные компоненты $10^{-4} < P < 10^{-2}$ атм	H_2O , n_2 , H_2S , NH_3 , Ar	H_2O , CO_2 , Ar	H_2O , CO_2
Следовые компоненты $10^{-6} < P < 10^{-4}$ атм	He	Ne, He, CH_4 , NH_3 , SO_2 , H_2S	Ne, He, CH_4 , Kr

Первые живые организмы - хемосинтетики наряду с разложением органических соединений, в основном метана активно использовали соединения серы, нитратов и аммиака. Высвобождение газообразных

веществ из магматических расплавов привело к образованию восстановительной атмосферы, состоящей из CH_4 , CO_2 , CO . По мнению Н. Халленда количество CO в пять раз превышало CO_2 , NH_3 , H_2S . В восстановительной атмосфере впервые появился ферментативный процесс фиксации атмосферного азота, который не может происходить в окислительной среде. Без азота невозможен синтез аминокислот и белков.

Рис.1 Этапы биохимической эволюции биосистем.

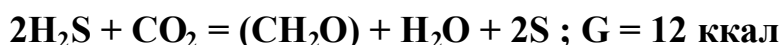
Комплекс ферментов, ответственных за связывание азота, нитрогеназ инактивируется при концентрации кислорода в среде порядка 5%. Поэтому азотфиксирующие бактерии живут в анаэробных условиях. У цианобактерий нитрогеназы расположены в специализированных клетках – гетероцистах с толстыми клеточными стенками и слизистой оболочкой, ограничивающей диффузию кислорода в клетку. В гетероцистах находятся дыхательные ферменты, поглощающие несвязанный кислород. Появившись в раннем докембрии в условиях низкой концентрации связанного азота у прокариотических организмов, биогенное связывание азота обеспечило активное развитие эукариотических организмов. (Шопф, 1981) Первые организмы - хемосинтетики значительно изменили химическое соотношение элементов в атмосфере и водной среде, создали механизм азотфиксации, анаэробный метаболизм и подготовили условия для последующего развития автотрофов и глобального изменения условий окружающей среды.

Развитие автотрофных организмов

В результате активной деятельности первых прокариотических гетеротрофных организмов происходило истощение органических и неорганических энергетически богатых соединений. Потребность в энергетических источниках с необходимостью приводила к развитию фотосинтезирующих бактерий и растений. При фотосинтезе в качестве энергетического источника используется инфракрасная и видимая область спектра солнечного света. Первые фотосинтезирующие бактерии были

анаэробными, т.е. процесс фотосинтеза не сопровождался выделением кислорода. Значительно позднее эволюция анаэробных бактерий привела к развитию первых аэробных бактерий, предшественников современных цианобактерий. В качестве акцепторов электронов в бактериях используется водород, сера и некоторые другие неорганические элементы. Эволюционные преобразования гетеротрофов в автотрофы можно представить в виде схемы (Брода, 1978г.): сбраживающие организмы >зеленые бактерии >пурпурные бактерии> сине-зеленые водоросли. Необходимо отметить, что фотосинтезирующие бактерии не выделяют из воды кислород, и в качестве окислителя используют сульфаты.

Принципиальное изменение в автотрофном энергетическом цикле наблюдается на уровне безъядерных синезелёных водорослей, которые с помощью фотохимических реакций осуществляют фотолиза воды и высвобождают кислород. При этом хлорофил растений в отличие от бактериофила, способного поглощать инфракрасный свет, стал поглощать лучи видимого спектра. Необходимо также отметить, что использование воды в качестве восстановителя энергетически менее выгодно, чем H_2S .



В десять раз требуется больше затратить энергии при использовании водорода в качестве восстановителя. В данном случае мы сталкиваемся с ситуацией, когда стратегическое преимущество нового биоэнергетического пути развития биосферы явно доминирует над тактическими энергетическими потерями. Вода на Земле наиболее распространенное соединение, использование CO_2 , H_2O , света и минеральных веществ приводит к биоэнергетической независимости биосистем, появление в атмосфере Земли такого мощного окислителя как кислород определило направление последующего развития биосферы.

Первые фотосинтезирующие бактерии появились около 3 млрд. лет. Увеличение концентрации кислорода в окружающей среде привело к массовому вымиранию различных видов анаэробных организмов.

Происходит экологическая катастрофа глобального масштаба вымирание анаэробных организмов и высвобождению большого количества органики. Немногочисленные виды анаэробов типа азотфиксирующих бактерий стали жить только в местообитаниях, ограничивающих доступ кислорода. Переход с брожения на дыхание, т.е. производства метаболической энергии путем полного окисления органических субстратов кислородом привел к существенному увеличению энергии получаемой организмом и способствовал ускорению биосферного круговорота углерода:



С появлением дыхания (окислительного фосфорилирования) закончился первый этап клеточной или биохимической эволюции живых организмов (рис.1).

В период развития биохимических систем живыми организмами проведены глобальные преобразования окружающей среды, определившие основные направления эволюционного процесса и создавшие условия для образования специфической среды обитания биосферы. Живые системы создают свою среду обитания, развиваются в ней, усложняют и преобразуют что обеспечивает устойчивое и долговременное существование жизни на Земле. Выделяющийся при фотосинтезе в результате фотолиза воды кислород, вступает в химические реакции и окисляет растворимые в морской воде соединения. Закисное двухвалентной формы железо, окисляясь превращалось в двухвалентную форму и выпадало. Поверхностные тонны окисленного железа, с прослойками кремния, так называемые джеспилиты, или формации полосчатого железа составляют основные промышленные запасы железа. Аналогичные процессы окисления характерны и для углеродисто- карбонатных образований верхнего и среднего докембрия (Леонов 1980г.) В течение нескольких сотен миллионов лет происходило своеобразное очищение океанических вод, и практически весь выделяющийся фотосинтетиками кислород расходовался на окислительные процессы.

С появлением в атмосфере 5% концентрации кислорода в верхних слоях атмосферы создается озоновый экран, препятствующий проникновению жесткого ультрафиолетового излучения на поверхность Земли. Аэробными процессами подготавливаются необходимые условия распространения живых систем по всей поверхности планеты. Наличие постоянного источника солнечной энергии, развитие дыхания, обеспечивающего более эффективное извлечение энергии из пищевых продуктов, способствовало преобладанию аэробных организмов в биологических сообществах. Происходят и эндогенные эволюционные изменения прокариотов. Нуклеиновые кислоты, ответственные за накопление и воспроизводство биологической информации, группируются в хромосомы с образованием внутриклеточного ядра. Если группировка нуклеиновых кислот в хромосомы способствовала улучшению информационных каналов кодирования и передачи информации, то образование внутриклеточного ядра повышало устойчивость и надежность генетической информации. Аналогичная структурная организация генетического аппарата существенно снижает шумовые мутационные воздействия. К этому же периоду (1500-1400 млн.лет) можно отнести и появление принципиально нового адаптивного механизма видообразования. С информационной точки зрения изоляционный механизм видообразования можно рассматривать как своеобразный ограничитель степени разнообразия генетической информации.

В зависимости от объема и степени разнообразия генетической информации, существуют дискретные уровни программного обеспечения ее эффективной переработки, которые и закрепляются в процессе видообразования. Суммирование различного типа базовых генетических программ приводит к снижению их дифференцированной эффективности. Уникальность каждого вида биосистем обеспечивает высокий уровень пластичности жизни и позволяет осваивать разнообразные экологические ниши. Процесс видообразования принципиально новый механизм взаимодействия биосистем с окружающей средой. Он характеризует многообразие биосферы со специализацией групп организмов к

абиотическим и биотическим условиям среды. Различные группы организмов начинают формировать свои собственные экологические ниши. По мнению С.С. Шварца (1980г.) видообразование происходит по следующей схеме: развитие популяций в своеобразной среде > возникновение необратимых морфофизиологических особенностей, изменивших отношение популяции к среде > прогрессирующее приспособление, развитие тканевых адаптаций> репродуктивная изоляция на основании тканевой несовместимости > видообразование. К этому процессу необходимо добавить и изменение или трансформацию окружающей среды в направлении создания устойчивой экологической ниши каждым видом живых организмов. Видообразование можно рассматривать в качестве этапа повышения устойчивости биосферы, формирование биогенной среды, создающей упорядоченную, гетерогенную, эволюционирующую структуру биосферы.

Многоклеточные организмы

Развитие многоклеточности организмов в первом приближении можно рассматривать как энергетически выгодное увеличение биомассы при наличии достаточного количества вещества и энергии. С большей фотосинтетической поверхности водорослей аккумулировалось большее количество световой энергии. Многократное повторение клеточных механизмов повышает устойчивость организмов и создает потенциальные условия для развития специализированных клеточных форм, тканей и органов. Для водных автотрофов специализация клеточной структуры ограничилась созданием органов полового размножения, в то время как все тело водоросли представлено талломом, недифференцированным телом растения. После выхода на сушу в условиях освоения новой среды обитания у растений происходит процесс дифференциации органов и тканей.

В отличие от автотрофов водные гетеротрофные организмы развивались по альтернативным направлениям. Неподвижный образ жизни с пластичной динамикой размножения в соответствии с количеством

находящихся в непосредственной близости ресурсов. Второй - перемещение в пространстве в зависимости от степени обилия и разнообразия питательного субстрата. В эволюции гетеротрофов реализовались статическая и динамическая стратегии развития: первая в меньшей степени - коралловые полипы, актинии, грибы и т.д. Вторая получила преимущественное развитие в связи со снижением вероятности вымирания при истощении органического субстрата. Перемещение в пространстве привело к развитию специализированных активных органов движения, созданию периферических анализаторов, организации оперативной памяти. Формируется нервная система - специализированный орган управления, основанный на принципиально иной основе сохранения информации - кодировании и переработке электрических импульсов. Создание нервной системы и анализ сигнальной информации о состоянии окружающей среды, основанный на оперативной (не генетической, временной) памяти, значительно расширило информационную емкость организмов. Ускорились темпы эволюционного процесса гетеротрофов. В определенном отношении грибы можно рассматривать в качестве животных, эволюционирующих без формирования нервной системы. Грибы широко иррадиировали в процессе эволюции, но мало чем отличаются от растений.

Экологическая роль животных заключается в переработке биологических соединений до исходного состояния первичных, в сохранении и ускорении круговоротов биогенной миграции элементов. Высокие темпы эволюции и кардинальные изменения в онтогенезе, строении, развитии новых физиологических систем, коммуникации и поведении животных позволяет считать, что с появлением многоклеточных животных формируется сложная многоступенчатая система биосферных круговоротов вещества и энергии. Появление первичных консументов создало благоприятную экологическую нишу для эволюции вторичных консументов - хищников, деструкторов и паразитов. Биогенные условия среды обитания не остаются постоянными, меняются в зависимости от смены видов, сообществ, биоценозов, эволюционируя по своим системным

законам. Происходит естественный отбор и селекция соответствующих новым условиям автотрофов, гетеротрофов и деструкторов.

С появлением многоклеточных организмов временная структура биосферы приобретает ярко выраженную временную дискретность: организмы рождаются и умирают, одни виды биосистем сменяются другими, одни типы биоценозов трансформируются в другие. Усложняется и индивидуальная жизнь каждого организма. С онтогенетической точки зрения все организмы подразделяются на унитарные и модулярные. Модулярный тип развивается из зиготы в виде единицы строения - модуля, порождающей аналогичные модули. (Бигон и др. 1989г.) Модулярны: растения, губки, гидроиды, кораллы, многие простейшие и грибы. У растений конструктивным модулем является пазушная почка и междоузлие. Прорастание почки в новые листья с новой пазушной почкой порождает новый модуль и т.д. В период созревания растений формируются модули нового типа, ответственные за размножение, у высших растений - цветы.

Большинство животных принадлежит к другому типу организмов - унитарных, строение которых и последовательность этапов онтогенетического развития генетически детерминированно. После оплодотворения яйцеклетки и появления зиготы начинается процесс индивидуального развития, включающий эмбриональную стадию, ювенильную, репродуктивную, старение и смерть.

Впервые появившись 800-700 млн. лет назад многоклеточные организмы рассеялись по всей планете, активно эволюционировали и создали современную биосферу. Массовое развитие многоклеточных беспозвоночных животных выявлено в позднем докембрии - венде. (Войткевич 1988 г.) Морские мягкотелые беспозвоночные: кишечнополостные, медузоподобные плавающие формы, морские черви, членистоногие моллюски, погонофоры и т.д. Наиболее существенные изменения в распространении беспозвоночных произошли на границе венда и кембрия, получившей название «биостратиграфической границы». В этот период у морских животных происходит формирование твердых частей тела: покровов, раковин и внутренних скелетов. Вероятно, водная

среда была насыщена карбонатами, фосфатами, кремнеземами различных модификаций, которые оказывали негативное влияние на скорость утилизации биогенных веществ животными и сдерживали их широкое распространение.

Процесс биоминерализации неорганических соединений появился еще у прокариотов и протекает как внутри так и с наружной стороны клетки. В настоящее время известно более 40 минералов, для которых описано их биогенное происхождение (Хайнц, Киршвик 1989). У эукариотов продукты минерализации располагаются на внешней поверхности клеток, образуя твердые минерализованные структуры типа экзо и эндоскелетов. Достаточно часто они образуются в виде отдельных минеральных зерен или кристаллических агрегатов, которые характеризуются генетически контролируемой структурой и упорядоченной ориентацией кристаллических осей.

Уже к концу докембрия среди животных и растений широко распространилась биоминерализация различных неорганических элементов: кальция, магния, фосфора и т.д. Современные промышленные разработки известняка (кальцита), апатита (фосфаты кальция) являются продуктами биогенной деятельности беспозвоночных животных. Карбонаты кальция наиболее широко концентрировались беспозвоночными при построении наружного скелета, коралловых островов и рифов. Кремнеземы откладывались губками, диатомовыми водорослями, солнечниками, радиоляриями и зелеными водорослями. Твердые скелеты способствовали увеличению размеров животных и переработку биологической продукции. Некоторые ракоскопионы достигали 1 метра, диаметр раковин аммонитов составлял 2,5 метра, длина головоногих моллюсков достигала 10 метров. Среди членистоногих многочисленными являлись трилобиты, известковые отложения которых составляют многметровые толщи. В ордовике распространение получили моллюски, некоторые из которых стали одними из первых хищников. Первые головоногие моллюски - наутилоидей - перемещались по дну. В силурский период многочисленными становятся и другие, более подвижные группы головоногих моллюсков: белемниты и

аммониты. В пермском периоде роисходит массовое вымирание морских организмов, беспозвоночных, способных к биоминерализации. Вероятно, концентрация растворенных в воде неорганических ионов в результате биоминерализации значительно снизилась. Происходит конкурентная борьба за неорганические ионы, недостаток которых приводит к формированию менее прочных наружных скелетов, и большей уязвимости для хищников. В качестве новых прогрессивно развивающихся хищников появляются челюстноротые рыбы. Первые рыбы, вероятно, произошли от олигомерных животных, в теле которых формировалась гибкая спинная струна с характерной массой мышц способной изгибать спину при плавании. Впоследствии образовался осевой скелет с подвижно соединенными позвонками и длинными отростками - ребрами, наружные пластинки и непарные плавники (Валентайн 1981 г.) С увеличением прозрачности воды преимущество в конкурентной борьбе постепенно сдвигается в сторону активно плавающих животных с жестким челюстным аппаратом и лабильными формами поведения. В девоне у группы безчелюстных рыб происходит формирование из передней пары жабарных дуг челюстей, и появляются парные плавники. Образование внутреннего скелета позволило сконцентрировать, защитить и увеличить объем нервных клеток. Закладывается спинной и головной мозг развитие органы чувств: боковой линии электрорецепции, органов обоняния, вкуса и зрения.

Активно подвижный образ жизни, наличие хорошо развитой системы органов чувств стимулировало эволюцию головного мозга рыб. Челюстноротые рыбы представлены двумя основными группами: лучеперыми и лопастеперыми. В то время как лучеперые рыбы эволюционировали в основные живущие сейчас виды рыб, лопастепёрые представлены в современной фауне двоякодышащими и несколькими видами реликтовых рыб. В плавниках лопастеперых рыб имелись костные опорные фрагменты, использование которых в прибрежной среде обитания привело к развитию легочной системы дыхания. Лопастеперые рыбы дали начало примитивным амфибиям и всем остальным позвоночным животным.

В конце мезозойской эры в меловом периоде происходит последнее массовое вымирание беспозвоночных биоминерализаторов, началось оно по мнению К. Несиса с вымирания известковых планктонных организмов: фораминифер и кокколитофид, что привело к гибели гетеротрофных аммонит и других известковых животных. Выжившие коралловые полипы и моллюски достаточно успешно поддерживают неорганический гомеостаз океана, а водоросли, фитопланктон и водные животные сохраняют устойчивые кругообороты системы жизнеобеспечения.

Формирование литосферной части биосферы

После образования озонового экрана, вследствие выделения хемосинтетиками кислорода, наличия геомагнитного поля появилась принципиальная возможность распространения живой материи по сухопутной поверхности Земли. Необходимым условием для существования и развития живых организмов на суше являлось преобразование литосферы и создание устойчивой биологической среды обитания. В качестве необходимых условий развития жизни на суши можно считать наличие воды, связанного азота и разложение биологических остатков на исходные составляющие. Отвечающая всем требованиям специфическая среда обитания - экосистема почвы начала создаваться к началу кембрийского периода. Основным источником воды на суши были пресноводные осадки. Первые почвенные бактерии, синезеленые водоросли, грибы, которые успешно адаптировались в пресных водоемах, заселяли прибрежные, наиболее влажные, богатые дендритом участки суши. Вероятно, почвенная экосистема сформировалась первоначально на дне пресноводных лагун и болот для переработки отмирающих растений. Эффективность таких экосистем без доступа кислорода оказалась невысокой, что подтверждает наличие горючих сланцев и углей которые формировались в пресноводных водоемах и приводили к стагнации углерода.

Необходимо отметить, что формирование пресноводных биоценозов лагун, рек и озер можно рассматривать как начальный этап заселения суши

живыми организмами. В этот период на геннорегуляторном уровне у растений и животных формируются физиологические механизмы адаптации к опресненной воде (Хлебович, 1981г.) и создаются локальные пресноводные биогенные кругообороты вещества и энергии.

Следует также отметить, что переход к пресноводному образу жизни кистеперых рыб привел к развитию в девоне костных рыб, которые освоив свободные экологические ниши водоемов суши, заселили моря. Другая группа кистеперых пресноводных рыб (рипидисты) в позднем девоне вышли на сушу в виде земноводных животных. Физический процесс круговорота воды в атмосфере Земли стимулировал развитие многочисленных новых форм жизни и определил общую направленность последующего эволюционного процесса.

Активно развиваются растения, нижняя часть которых находится в воде, верхняя - в воздушной среде. Первые наземные растения - псилофиты, появились в силурском периоде и произошли от водорослей. Это невысокие споровые растения (около 25 см.) с недифференцированным строением талломом, покрытые щетинистыми листьями. Псилофиты не имели специализированных корней, состояли из ветвящихся стеблей и укоренялись при помощи горизонтально тянувшегося корневища.

Выход растений на сушу привел к существенному изменению в чередовании поколений растений. У современных зеленых водорослей наблюдается чередование изоморфных поколений, где гаметофит - половое поколение и спорофит - бесполое поколение представлены одинаковыми многоклеточными отдельными слоевищами. У бурых водорослей наряду с мощным, долгоживущим гаметофитом и эфемерным спорофитом (*Cutleria multibida*) существуют виды с хорошо дифференцированным долговечным спорофитом и редуцированным до нескольких клеток гаметофитом. На суше псилофиты развиваются по изоморфному типу; мохообразные - с доминированием гаметофита; все остальные растения в направлении развития долговременного дифференцированного спорофита. При наличии диплоидного набора хромосом, характерного для спорофитов, адаптация к

новой среде, связанная с морфологической специализацией тканей растений проходила успешно.

Если псилофиты и мхи относительно ровным слоем покрывали плодородные участки суши, расширяя площадную емкость сухопутной растительности, то появление плауновидных в девоне, отмечается созданием вертикальной структуры растительного покрова. Появление древесных форм хвощей и папоротников сопровождалось редукцией гаметофита и прогрессивной специализацией тканей растений. Происходит образование корней, листьев и сосудистой системы, позволяющей растениям достигать внушительных размеров. Процесс перекрестного оплодотворения при чередовании поколений эффективно осуществлялся во влажной среде. Снижение концентрации углекислого газа в атмосфере приводит к ослаблению парникового эффекта и становлению менее влажного климата. Заселение более сухих участков привело к необходимости развития гаметофита на спорофите, и образовании семени у голосемянных растений в середине каменноугольного периода (Рис. 2).

Первые сухопутные животные: нематоды, аннелиды, ракоскорпионы, амфибии не справлялись с переработкой значительной биомассы растительности суши. В результате в палеозойской эре (300 - 350 млн. лет назад) огромные толщи растительной биомассы образуют современные залежи каменного угля. Каменноугольный период можно рассматривать в качестве системного биосферного кризиса, в результате которого происходит стагнация углерода и необходимых для биосистем химических элементов. Растительные амфибии, размножающиеся в водоемах, не обеспечивали достаточно эффективного кругооборота биогенной миграции элементов на суше. Появляется новый тип животных - рептилии. Для рептилий характерно развитие адаптаций размножения - появление яйца, т.е. зиготы с запасом питательных веществ, покрытых плотной оболочкой - скорлупой. Образование яйца, позволяет размножаться животным на суше и приводит к видообразованию, широкого распространения рептилий.

Выход животных на сушу сопровождался крупными морфологическими изменениями в организме. На суше новые

гравитационные условия, соотношение кислорода и углекислого газа, прямое влияние солнечных лучей на поверхность тела, преломление световых лучей, скорость распространения звука и т.д. У вышедших на сушу животных развивается крепкий внутренний скелет, дыхание осуществляется легкими, эволюционирует сердечно-сосудистая, мочеполовая, нервная и покровная физиологические системы. Если у водных животных внутренний химический состав несущественно отличался от химического состава окружающей среды, то у сухопутных разница существенна. Возникает проблема гомеостаза, т.е. сохранения химического, энергетического и физиологического постоянства внутренней среды организма.

Развившись от примитивных амфибий рептилии расселились по всем местообитаниям вытесняя амфибий. Максимального расцвета, достигли пеликозавры и терапсиды, одна из групп которых дала начало млекопитающим (Валентайн, 1981г.). На смену терапсидам пришли динозавры в триасе, которые доминировали в качестве основных гетеротрофов биосферы в течение 150 миллионов лет. Размеры динозавров от мелких до очень крупных достигают 30 метров в длину и весят 40- 50 тонн. Птерозавры и птеродактили - первые летающие позвоночные животные были не менее разнообразные, чем наземные и активно осваивали воздушную среду. Период расцвета динозавров, можно считать кульминационным периодом устойчивого существования биосферы. В теплом и влажном климате планеты растительная жизнь распространялась по литосфере и гидросфере, многочисленные животные активно обеспечивали биосферные круговороты химических элементов. Сформированная биосфера начинает функционировать по своим собственным эндогенным системным законам. Ведущими компонентами в последующем развитии биосистем являются количество солнечной энергии, вода, концентрация углекислого газа в атмосфере, связанный азот, количество фосфора и других жизненно важных химических элементов. Рассмотрим изменения основных химических элементов в атмосфере Земли, таблица 2.

Таблица 2.

Концентрация основных химических элементов в атмосфере Земли. (цит по Войткевичу. 1988г.)

Химические элементы	Первоначально (отсутствие фотосинтеза)	В наше время
H ₂ O	3	3
CO ₂	98	0,03
N ₂	1.5	78
O ₂	СЛЕДЫ	21

Биогенное снижение CO₂ в атмосфере приводило к снижению парникового эффекта и изменению климата. Климат постепенно становился все более холодным и сухим. Появление цветковых растений, способных накапливать в специальных морфологических образованиях, цветках воду и углеводы стимулировало развитие нового класса гетеротрофов- насекомых. Насекомые заселили экологические ниши в более суровых климатических условиях благодаря сложной системе индивидуального развития - метаморфоза и наружного покрова - кутикулы, препятствующей испарению воды, плотной благодаря белкам, задубленным фенолами. Характерно, что для наиболее древних групп насекомых свойственно развитие личиночных стадий без метаморфозов. С изменением климатических условий распространяются насекомые, индивидуальное развитие которых дифференцированно на циклы и проходит в различных средах обитания: почва, вода, разлагающие органические вещества, тела растений и животных. Метаморфозное развитие насекомых соответствует климатическим сезонам года и повышает выживаемость. Первичным для насекомых являлось питание твердым органическим детритом, и только новые группы стали использовать соки растений, кровь животных и жидкие органические вещества.(Догель, 1981).

Другое комплексное изменение происходит в развитии позвоночных животных - появление постоянства температуры тела, шерстяной покров, внутриутробное развитие зародышей, использование искусственных

укрытий, забота о потомстве. Постоянство температуры тела, характерное для птиц и млекопитающих, значительно повышает энергитический обмен гетеротрофных организмов, что приводит к ускорению биогенной миграции элементов в биосфере. Гомойотермное преимущество позволило животным заселить относительно незаполненные экологические ниши консументов с сухим и холодным климатом. Физиологическая высокая, постоянная активность животных способствовала увеличению объема и усложнению нейронной организации мозга. Как следствие постоянства энергитического обмена формируется подвижность, использование и строительство тёплых укрытий, гнездовая, миграционная и общественная формы поведения животных. Преимущество получают стадные формы поведения животных, обусловленные развитием нервной системы.

В связи с изменением климата, снижением влажности и температуры изменяется наземная растительности. В конце мелового периода активно распространяются покрытосемянные растения, для которых характерно появление плода - специфического образования цветковых растений, сохраняющего влагу и питательные вещества. Развитие плодов происходило по двум основным направлениям: большое количество мелких, содержащих небольшое количество влаги плодов, характерное для однодольных растений; и увеличение плода в объеме с мясистой, содержащей воду и углеводы структурой. Появление плодов радикальным образом изменило пищевую базу и трофические связи в биосфере. Специализированными источниками пищи: нектаром цветов и плодов воспользовались насекомые и новые виды гомойотермных животных - птицы и млекопитающие. Сотрудничество оказалось взаимовыгодным, насекомые, птицы и животные способствовали активному и повсеместному распространению покрытосемянных, нектар и плоды в качестве продуктов обеспечивали надежное снабжение пищевыми ресурсами новые виды животных.

Похолодание и снижение влажности приводит к глобальным системным трансформациям в биосфере, повышающим устойчивость биосферы в новых климатических условиях. Устойчивость достигается появлением и распространением новых высокоадаптированных видов

растений и животных. По существу развивается множество новых трофических взаимоотношений, которые вызывают перестройку биогеоценозов в направлении доминирования покрытосемянных растений. В свою очередь насекомые, млекопитающие и птицы в качестве консументов создают новую систему гетеротрофных отношений на суше и в водной среде..

Зональное формирование климатических зон, определяет особенности ландшафтов с характерными для каждого типа видами животных и растений. Биосфера становится дифференцированной в зависимости от конкретных климатических условий, типа почв и адаптированных к этим условиям видов растений и животных.

Эволюция нервной системы

В совокупности комплексных изменений от низших животных к высшим позвоночным можно выделить несколько общих закономерностей (Грант, 1980). Повышение энергетического уровня биологических процессов, увеличение скорости метаболических процессов, повышение эффективности размножения, включая заботу о потомстве, улучшение восприятия сигналов внешней среды и способности реагировать на внешние раздражения: повышение способности к управлению средой и уменьшение зависимости от нее. По мнению И.И. Шмальцгаузена (1982г.) низкие скорости эволюции характерны для организмов, составляющих нижний уровень цепей питания, а высокие скорости для консументов первого и второго порядка, с активным перемещением в пространстве.

Развитие нервной системы в организме животных в качестве приемника и анализатора информации о состоянии окружающей среды оказало существенное влияние на направленность и темпы эволюционного процесса гетеротрофов. Первые зачатки нервной системы в качестве чувствительных, воспринимающих раздражение и генерирующих энергетический потенциал клеток обнаруживается у кишечнополостных животных (Догель, 1981). Последующая эволюционная направленность в

развитии животных непосредственно связана с усложнением нервной системы, как управляющего органа внутри организма, так и анализатора внешней информации. Значительно увеличилась скорость переработки информации. Появилась возможность у организма к накоплению и анализу информации в относительно короткие интервалы времени, сравнимые с длительностью индивидуальной жизни животных. Информация эффективно использовалась при биологических, морфологических и поведенческих адаптациях животных. Взаимодействие оперативной информации с генетической, приводит процессу видообразования, увеличению продолжительности онтогенеза, объема мозга, усложнению поведения.

Структурная основа нервной системы достаточно хорошо представлена на уровне плоских червей. Так у турбеллярий она состоит из мозгового ганглия и отходящих от него нервных стволов. Последующее развитие нервной системы происходит в сторону выделения нервных стволов и соединяющих их нервных перемычек, увеличению размеров мозгового ганглия, превращающегося в основной управляющий орган всего организма. Параллельно наблюдается погружение нервной системы в поренхиматозную ткань. С образованием защитных тканей вокруг ганглий и стволов нервной системы.

Вероятно, характер защиты определил и эволюцию развития нервной системы. На первом этапе защита осуществлялась по механизму создания наружного плотного скелета, обеспечивающего защищенность всего организма животного. Наружные плотные оболочки вполне оправдывали себя в условиях водной среды, где вес не имеет решающего значения. В этих условиях наиболее совершенной представляется нервная система малюсков, в особенности кальмаров и осминогов, которые были полновластными хозяевами положения до появления костных рыб.

Выход животных на сушу привел к значительному уменьшению размеров организма животных с твердыми наружными покровами. Членистоногие в новых сухопутных условиях среды дали широкую видовую радиацию, адаптировавшись на генетическом уровне практически

во всех экологических нишах. Несмотря на относительно небольшой объем нервных клеток, представленных в виде ганглиев, формируются сложные формы поведения. Для паукообразных: построение ловчих паутинных сетей, семейных домиков, брачные танцы и разнообразные алгоритмы поведения охоты. В классе насекомых появляются социальные организации пчел, муравьев и термитов и поведенческих алгоритмов насекомых-опылителей. (Фриш, 1980) Адаптивные алгоритмы поведения отрабатываются в течение индивидуальной жизни многих поколений животных при генетическом закреплении на уровне инстинктов. В связи с тем, что для беспозвоночных не характерно воспитание и обучение потомства, передача поведенческих алгоритмов осуществляется посредством биохимического влияния нервной системы на генетический аппарат. Общественные насекомые образуют высокоорганизованные сообщества, с кастовым разделением, сотрудничеством, альтруизмом, разделением труда и языком. Следовательно, уже на уровне насекомых можно наблюдать все основные элементы, характерные для социальной структуры человеческого общества, достаточно жестко закрепленные на уровне инстинктивных форм поведения.

Альтернативный путь развития внутреннего скелета оказался значительно перспективнее. Хордовые, хрящевые и позвоночные с увеличивающимся в объеме спинным и головным мозгом получили селективное преимущество в качестве основных консументов водной, наземной и воздушной среды. Усложняется поведение животных, элементы которого наследуются (Смит, 1981г.) Действительно, трудно представить появление птиц с геном, обеспечивающим изначально идеальное строительство гнезд или осенне-весеннее миграционное поведение (Тинберген, 1974). Усложнение поведения, связанное с заботой о потомстве, необходимость передачи поведенческих алгоритмов в период воспитания молодняка приводит к развитию условных рефлексов, увеличению длительности периода индивидуальной жизни особи. Большое значение приобретают общественные формы организации животных: семья, стадо, в

пределах которых происходит групповой отбор, развивается коммуникационное общение.

Эффективность коммуникационного общения внутри социальной группы животных обеспечивается созданием системы сигналов-символов, определенным образом кодированной информации, воспринимаемой периферическими анализаторами звука, света, запаха. Совокупность символов создает язык, некоторую упорядоченную структуру сохранения и передачи сигнальной информации. Развитие языка способствует увеличению объема символической информации, которая формирует модели реальности в оперативной памяти животного. Человекообразные обезьяны и человек, благодаря развитию своего мозга, стадного образа жизни и языка оказались наиболее развитыми в направлении создания нового типа восприятия окружающей среды на основе символического мировосприятия.

Способность к созданию моделей реальности ослабило инстинктивное подчинение человека законам природной среды, позволило трансформировать внешнюю среду в благоприятном направлении. Создаётся антропогенная среда обитания, сменяющая относительно медленные темпы биологической эволюции культурной эволюцией человеческого сообщества.

Начавшийся более 700 миллионов лет назад процесс развития нервной системы, в качестве универсального регулятора физиологических систем организма, способствовал более высоким темпам эволюционных изменений животных и привел к созданию новой, антропогенной глобальной среды обитания человека, претендующего на право универсального регулятора биосферных процессов.

ПРИСПОСАБЛИВАЕМОСТЬ ОРГАНИЗМОВ К ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ

Живые системы способны существовать при условии потребления из внешней среды энергии и вещества. На определенном этапе происходит вещественно-энергетическое истощение среды и биосистемы преобразуют

среду в направления максимального использования ресурсов. Создаются системы биогенных кругооборотов вещества и энергии, обеспечивающие длительное существование живых существ. Эффективности биогенных кругооборотов предшествует дифференциация биосистем на автотрофные, гетеротрофные и деструктивные группы организмов. Для успешной реализации стратегии выживания происходит увеличение объема информации в трех известных нам формах: генетической, фенотипической (нервная система, биохимия, морфология) и культурной в человеческом обществе. Внешняя среда становится компонентом биосферы, преобразованной за 3.5 миллиарда лет биосистемами в определенном направлении, способствующем повышению выживаемости живой материи. Каждый организм, популяция, вид, биоценоз как элементы подсистемы биосферы стремятся к самосохранению – выживанию и максимальному размножению. Все находящее вне биосистем рассматривается в качестве их конкретной среды обитания, в которой они вступают в конкурентные взаимоотношения с другими биосистемами при использовании вещественно- энергетических ресурсов. Способность биосистем изменяться в направлении, увеличивающем их выживаемость и размножение в конкретных условиях среды, называется адаптацией.

В самом общем виде адаптация подразделяется на генотипическую и фенотипическую адаптации.

Основы генотипической адаптации

Современное многообразие живого мира в настоящее время составляет от 4.5 до 5 млн. видов, в то время как общее число видов, заселивших Землю с начала возникновения жизни составляет несколько миллиардов (Грант, 1980). Количество видов существенно зависит от таксономических групп таб. 3. Максимальное число видов в группе автотрофов характерно для цветковых растений, в группе гетеротрофных организмов – для членистоногих, насекомые, взаимодействующие с доминирующей группой растений, составляют более 750 тыс. видов. Разнообразие видов является результатом генотипической адаптации

организмов. Гены, кодирующие синтез белка получили название структурных, а гены, регулирующие активность других генов – регуляторных. (Рэфф, Кофмен, 1986 г.) По мнению Г. Менделя наследственные детерминанты - гены дискретны, они не сливаются. У каждой особи имеются по два гена – аллеля для каждого признака, которые распределяются между гаметами – по одному на каждую гамету. Каждая взрослая особь несет либо два идентичных аллеля – гетерозиготная особь. При этом экспрессия одного аллеля доминирует над экспрессией другого.

Необходимо отметить, что невозможно однозначно определить, какая часть ДНК эквивалентна одному менделевскому гену (Кейлоу, 1986 г.) Дело в том, что нуклеиновые кислоты кодируют не морфологические признаки – цвет глаз, волос и т.д., а аминокислоты, формирующие признаки. Поэтому разделение организмов на признаки с позиции молекулярной генетики условно. Экспериментально показано, что участки ДНК, кодирующие определенные белки, могут перемещаться в молекуле ДНК, т.е. гены подвижны и не обязательно дискретны. Высказана гипотеза о возможности влияния соматических мутаций на генотип половых клеток. По мнению современных исследователей, основой генетической изменчивости, а значит и генетической адаптации биосистем являются мутации. Мутации подразделяются на мелкие – точковые и крупные - хромосомные. Мелкие мутации более адаптивны, чем крупные, и оказывают существенную роль на эволюционные процессы. Мутации носят случайный характер, т.е. они не направлены. Эволюция организмов происходит путем изменения частот генов. Изменения частот генов наблюдаются в результате мутаций, поступления и оттока генов в популяции, дрейфа генов и естественного отбора, которому принадлежит доминирующая роль.

Современная синтетическая теория видообразования основана на следующих принципах: источником изменчивости являются точечные мутации структурных генов; эволюционные изменения происходят в результате изменения частот генов; направленность изменений определяется естественным отбором. В исследованиях последних лет большое внимание уделяется генам регуляторам, ответственным за

интеграцию морфогенеза животных в процессе онтогенеза (Рэфф, Кофман, 1986 г.). Таблица 3.

**Ориентировочное число описанных современных видов
(Грант,1980 г.)**

Группы организмов	Число описанных видов
Вирусы	200
Бактерии	1630
Простейшие, одноклеточн водоросли	30000
Миксомицеты	400
Настоящие грибы	40000
Бурые и красные водоросли	3400
Зеленые водоросли	5280
Мохообразные	23000
Папоротникообразные	10000
Голосеменные	640
Цветковые растения	286000
Губки	4800
Мшанки родственные группы	3750
Кишечнополостные	5300
Нематоды и родственные группы	12500
Плоские черви	12700
Кольчатые черви	8500
Иглокожие	6000
Моллюски	107250
Членистоногие	838000
Хордовые	43000
всего	1445850

Сдвиг сроков развития различных морфогенетических структур в онтогенезе животных, т.е. гетерохрония, происходящая в результате изменения экспрессии регуляторных генов, рассматривается в качестве одного из факторов видообразования. Реализующая морфологическая модификация основывается на уже существующих процессах развития, создает возможность для быстрых эволюционных изменений в связи с относительно простой генетической регуляцией и повышенной способностью к диссоциации.

В процессе видообразования виды организмов с лабильным геномом занимают центральное, стволовое положение, в то время как дочерние виды с консервативным геномом становятся узкоспециализированными группами. Представления современных представителей неodarвинизма основываются на постепенной, градуальной реорганизации генофонда вида или популяции в результате накопленных ранее мутаций (Симпсон, 1983). Противоположной точки зрения о взрывном, эволюционном процессе придерживаются сторонники сальтационизма: А. Коржинский, Г. Фриз, Р. Гольфидт. Предполагается, что значительные, быстрые изменения геномом осуществляется в результате вновь появляющихся крупных мутаций, позволяющих видам адаптироваться к условиям окружающей среды. Происходит реорганизация регуляторной системы генома в результате макромутаций и системных мутаций, которые появляются в экстремальных абиотических условиях экологической периферии ареалов. К такому типу макромутаций относится полиплодия и системные мутации (Стегний, 1993 г.). Процессы генотипической адаптации биосистем подразделяются на микроэволюцию и макроэволюцию.

Микроэволюционные процессы

Микроэволюционные процессы характерны для относительно небольших временных интервалов, происходят на пространственно ограниченных территориях на уровне популяций и формируют механизмы видообразования. Основной элементарной эволюционной единицей является популяция. Под популяцией понимается совокупность особей одного вида, в течение длительного времени заселяющих определенное

пространство, внутри которой осуществляется свободное скрещивание, общий генофонд и изоляция от других особей данного вида. Популяция развивается в пространственно-временном отношении, как определенное целое, которое наследственно изменяется во времени и реально существует в природных условиях. (Тимофеев-Рясовский, Воронцев, Яблоков, 1977 г.). Необходимым условием существования и развития популяции является наличие общего генофонда. Генофонд конкретной популяции организмов содержит как мономорфные так и полиморфные гены. В каждом поколении аллельные формы полиморфных генов представлены с определенной частотой. В соответствии с законом Харди-Вайнберга частоты аллелей в популяциях будут оставаться постоянными из поколения в поколение. Менделевские механизмы наследования признаков не приводят к изменениям частот генов и к эволюционным изменениям.

В качестве эволюционных факторов, изменяющих частоту генов в генофонде популяции, принято считать мутации, поток генов, дрейф генов, онтогенетические изменения, популяционные волны, изоляцию и естественный отбор. Первые два фактора: мутации и поток генов создают генетическую изменчивость, в то время как остальные принимают участие в отборе и формировании новых частотных генетических вариантов. Спонтанная частота мутаций для генов бактерий находится в пределах от 10^{-7} до 10^{-10} ; для генов кукурузы, дрозофилы, мыши и человека – в пределах 10^{-4} – 10^{-6} . Мутации генов и хромосом служат источником генетической изменчивости, но изменение структуры популяции происходит очень медленно.

Поток генов или мутация происходит в том случае, когда особи из одной популяции перемещаются в другую и скрещиваются с ними. скорость потока генов зависит от различий в частоте аллеля между исходной популяцией и иммигрантами и от скорости иммиграции. Носителями потока генов у высших животных являются отдельные организмы, у сидячих морских животных – свободно плавающие личинки, у высших растений – пыльца и семена, у грибов – споры. Следовательно, возникающие мутации по одному или нескольким генам рассеиваются благодаря потоку генов. В

результате рекомбинации у организмов с половым размножением создается индивидуальная генотипическая изменчивость в скрещивающейся популяции.

Адаптивным эволюционным фактором являются открытые в 1905 г. С.С. Четвериковым популяционные волны, наблюдаемые во всех популяциях живых организмов. Популяционные волны изменения численности организмов приводят к изменению генофонда вида по нескольким направлениям. Периодические и аperiodические значительные колебания численности популяции приводят к случайному и значительному повышению концентрации редко встречающихся в популяциях мутаций и генотипов. Восстанавливающаяся после депрессии численности, популяция включает в свой состав мутации и генотипы, которые сохранились в репродуктивной совокупности, в то время как другие мутации элиминируются. Во-вторых, для восходящей части популяционной волны характерно снижение относительной смертности особей, что ведет к увеличению генотипического разнообразия. В то время как на нисходящей кривой при усилении давления естественного отбора снижается разнообразие, что приводит к дополнительной селекции наиболее устойчивых генотипических признаков. При значительном расширении ареалов популяции, происходит выход генотипов в другие не типичные для данной популяции экологические ниши, что приводит к адаптации в новых средовых условиях. По мнению Е.Е. Евдокимова (1999 г.), если какое либо возмущение совпадает с периодом базового цикла мальтузианского параметра популяции, то происходит перестройка динамического режима поведения популяции с хаотического на циклический. При этом увеличивается вероятность селекции редких мутаций и повышается выживаемость вида.

Если популяция организмов малочисленна, случайные флуктуации частот аллелей и генотипов приводят к закреплению или элиминации конкретных аллелей. Эффект получил название дрейфа генов и характерен для небольших экспериментальных популяций, состоящих из небольших изолированных колоний, при периодических колебаниях. При образовании

большими популяциями изолированных дочерних колоний, каждая из которых формируется одной или несколькими особями основателями. Новые колонии в первых поколениях проходят через так называемое «узкое горлышко» низкой численности, названное принципом основателя.

В связи с тем, что в больших полиморфных популяциях обмен генами уменьшается в результате различного рода изолирующих механизмов, изоляцию популяции рассматривают в качестве одного из основных эволюционных факторов. В качестве изолирующих механизмов рассматриваются: географическая, экологическая и репродуктивная изоляция, дифференцируется на временную, этологическую, механическую и изоляцию гамет. К данному классу явлений относятся также тканевая несовместимость и нежизнеспособность гибридов (Грант 1980). В результате изоляции происходит закрепление групповых генетических различий. Изоляция осуществляет первоначальный этап видообразования.

Естественный отбор можно рассматривать в качестве процесса взаимодействия популяции с условиями окружающей среды, в результате которого повышается вероятность приспособляемости одних групп организмов по отношению к другим. Приспособленность определяется как среднее число потомков, оставленных конкретным генотипом по сравнению со средним числом потомков конкурирующих с ним генотипов. По мнению В. Гранта необходимо выделять две основные формы отбора. В первом случае селективное преимущество определяется лучшей адаптированностью популяции к среде обитания и происходит совершенствование приспособляемости организмов. Во втором случае одна группа особей оставляет большее количество потомков, чем другая в связи с более высокой плодовитостью, независимо от адаптивных возможностей. В результате такая форма отбора может привести к распространению генотипов вредных для вида в целом; например человеческая популяция, в которой не происходит биологическая селекция.

Внутрипопуляционный отбор проявляется в различных формах, основными из которых являются: отбор по относительной жизнеспособности, по фенотипическим признакам, стабилизирующий,

ведущий и дизруптивный и или разрывной отбор. Эффективность отбора существенно зависит от его давления и длительности влияния в определенном направлении. Под давлением отбора понимают степень различия в относительной жизнеспособности конкурирующих групп организмов, выражаемую в процентах. Под направлением отбора понимают положительный или отрицательный отбор определенных генотипов.

В реальных природных условиях носителем генотипа является фенотип – конкретная адаптированная к условиям среды особь. В экологии в реальных природных условиях исследуют закономерности фенотипической изменчивости организмов. В качестве единицы изучения выступает фенотип – отдельный, дискретный наследственно обусловленный признак индивида (Яблоков, 1980 г.). Основное отличие фена от остальных признаков заключается в его диагностической ценности, по присутствию фена можно составить представление о генотипе. Естественно, что в связи со сложностью и неоднозначностью реализации наследственной информации трудно ожидать однозначного соответствия гена с феном. В то же время фены всегда отражают определенные характерные генотипические черты особей и генетическую структуру популяции. По мнению А.В. Яблокова фенотипическая популяционная изменчивость может быть классифицирована: 1) по типам – морфологическая, биохимическая, физиологическая, этологическая; 2) по размерности – весовая, линейная, объемная, калориметрическая, полиморфическая; 3) по отношению к факторам – возрастная, половая, генеративная. С.С. Шварц (1980) выделяет индивидуальную изменчивость, хронографическую – варьирование средней нормы изменчивости в различных жизненных циклах популяции, микропопуляционную, межпопуляционную и географическую.

Следовательно, фенотипическая изменчивость, формирующаяся в процессе индивидуального развития организмов, отражает генетическую конституцию организмов и ее конкретную реализацию фенотипа при комплексном влиянии факторов среды. Основным механизмом приспособления к вариациям внешней среды с определенной

консервативностью генотипа, является последовательная его реализация в онтогенезе живых организмов.

Макроэволюционные процессы

Под макроэволюцией понимают исторический процесс развития живых организмов на Земле, приводящий к формированию крупных таксонов: родов, семейств, отрядов, классов и типов. Рассматривая эволюцию как процесс прогрессивной экспансии жизни на планете, основанный на создании в процессе филогенеза новых экологических ниш. С.С. Шварц (1980) считает, что таким способом в круговорот биосферы вовлекаются новые среды жизни, повышающие стабильность биосферы. Образование крупных таксонов происходит в результате конкуренции путем создания прогрессивными видами, новых экологических ниш. Каждый вид своеобразен в генетическом, морфофизиологическом и экологическом аспектах. Виды, характеризующиеся широкой экологической валентностью, способны создавать ёмкие экологические ниши, в которых возможна широкая адаптивная радиация автотрофных и гетеротрофных организмов. Например, покрытосемянные растения. Можно выделить два основных типа эволюционных преобразований: ведущие и специальные (Шварц, 1980). Виды первой группы обеспечивают развитие широкой адаптивной радиации и дают начало новому роду. Узкоспециализированные виды, приобретая морфологические особенности родового уровня, основывают монотипические таксоны.

Современные представления о способах видообразования систематизированы в (Грант, 1980 г.) Таблице 4.

Основные типы видообразования.

Типы изменчивости	Факторы, закрепляющие изменчивость	Способы видообразования	Вероятные типы видообразования
Обычная	Отбор	Аллопатрич	Географическо

существующая изменчивость	широким свободным скрещиванием	еская	е
Обычная изменчивость	Имбридинг и отбор	Аллопатрическая	Квантовое
Гибридизация	Имбридинг и отбор	Биотически-симпатрическая	Рекомбинантно е и гибридное
Гибридизация и новые мутации	Имбридинг и отбор	Биотически-симпатрическая	Аллополиплоидия
Обычная изменчивость	Имбридинг в небольших популяциях	Смежно-симпатрическая	Смежносимпатрическая у свободно скрещивающихся
Обычная изменчивость	Имбридинг путем самооплодотворения	Биотически-симпатрическая	Биотическисимпатрическое у самооплодотворяющихся организмов
Обычная изменчивость	Отбор с широким свободным скрещиванием	Биотически-симпатрическая	При дизруптивном отборе

Необходимо отметить, что конкретное выявление способов видообразования не решают проблему появления новых признаков, позволяющих новому виду формировать экологическую нишу и осуществить широкую радиацию. В то же время в историческом развитии биосферы можно выделить группы организмов практически неизменившихся. К персистентной группе биосистем можно отнести бактерий, которые практически не изменились с раннего докембрия: серобактерии, азотобактерии и т.д. (Войткевич, 1988 г.), синезелные водоросли, грибы, мхи, плауновые, папоротники и голосемянные растения. Среди беспозвоночных животных можно привести род брахиопод,

появившихся в ордовике около 450 млн. лет назад, двухстворчатые моллюски, мечехвосты, иглокожие, головоногий моллюск - наутилус и т.д.

Персистентные организмы характеризуются повышенной устойчивостью к абиотическим факторам среды, занимают экологические ниши относительно малозаселенные, в которых конкурентная борьба не играет существенной роли, и образуют пионерные сообщества, заселяющие разрушенные местообитания.

Вторая группа организмов— Автотрофные зеленые растения эволюционировали в соответствии с последовательностью освоения ими новых местообитаний, вначале это были морские бассейны, пресноводные водоемы, прибрежные влажные почвы и остальная поверхность земли. Обладая достаточно широкой экологической валентностью, растения в соответствии с климатическими особенностями каждого региона образовали виды и жизненные формы, расселяющиеся по планете. В качестве системных адаптаций в истории растений можно выделить: создание фотосинтетического цикла; половое размножение и обусловленное им чередование поколений доминирование гаметофита- мхи; редукция гаметофита и образование семени— голосемянные; образование плода, цветка— покрытосемянные растения. Первые этапы эволюции растений формировались относительно независимо от мира животных, последний этап развивается в непосредственном взаимодействии с животным миром, коэволюционно. Распространение цветковых растений взаимосвязано с видообразованием и численностью насекомых; млекопитающих и птиц— с урожаями семян и плодов.

Рис.3. Филогенез животных (Рэфф, Кофмен 1986г).

В формировании экологических ниш все в большей степени доминирует биологическая компонента. Историческое развитие животного мира происходило в среде, созданной растительным миром, и определялась качеством и количеством биологических продуктов, конкуренцией и эффективностью их пространственно- временной адаптации. Основные эволюционные этапы развития животных, представленные на рис 4 и

позволяют выделить два основных направления, определившихся на первых этапах развития.

Первый тип – первичноротые, наружный скелет, относительно небольшие размеры, многочисленное видообразование, превалирование эмбриональной, личиночной стадии развития над взрослой в онтогенезе и закрепление приобретенных поведенческих алгоритмов на генетическом уровне в качестве инстинктов. Непостоянство температуры тела этого типа животных определяет сезонную динамику численности и границы их массового распространения. Заселенность ими всех сфер приводит к ускорению биогенной миграции элементов, созданию высококалорийной белковой кормовой базы для позвоночных животных и осуществлению ими регуляторных функций в биоценозах в качестве разнообразных паразитов животных и растений. В генетическом отношении это наиболее вариабильная группа биосистем, число и разнообразие видов которых неполностью описанно до настоящего времени.

Вторая группа – вторичноротых животных, развивалась в направлении создания внутреннего скелета организма, значительного увеличения спинного и головного мозга. Для них характерны относительно более крупные размеры, развитие постоянства внутренней среды организма – гомеостаза и гомеорезиса. Сокращение периодов и эмбриональной и личиночной стадии онтогенетического развития до 1-5% от всей продолжительности жизни и значительное увеличение продолжительности индивидуальной жизни. Высшие позвоночные, обладая постоянством температуры тела, остаются активными в течение всей своей жизни, за исключением периодов сна и зимней спячки, характерной для млекопитающих северных широт.

Необходимость пребывания в активной фазе привела к необходимости организации сложных форм поведения, основывающихся на безусловных и условных рефлексах. Переход на внутреннее эмбриональное развитие привел к сокращению численности потомства, но увеличил длительность периода заботы о потомстве. Появляются сложные формы поведения гнездового периода, семейные и социальные отношения. По мнению В.И.

Вернадского – «мы непрерывно можем проследить процесс цефализации от мозга моллюсков, ракообразных и рыб до мозга человека. Нет ни одного случая, чтобы появился перерыв, и существовало время, когда добытые этим процессом сложность и сила центральной нервной системы, были потеряны, и появлялся геологический период с меньшим, чем в предыдущем периоде совершенством центральной нервной системы». Отношение головного мозга к спинному составляет: у черепахи- 1/2, у копытных- 2, у кашачьих-4, у высших обезьян-16, у человека- 64 (Баландин, 1979 г.).

Для млекопитающих и птиц характерны и ускоренные процессы видообразования. Представленные на рис.4 скорости эволюционных процессов в двух группах животных наглядно иллюстрирует этот процесс.

Рис.4. Разнообразие семейств млекопитающих (А) и двустворчатых моллюсков (Б) в течении длительного периода. (Кейлоу, 1986 г.).

В то же время количество видов позвоночных животных значительно ниже видового разнообразия членистоногих. Направленность эволюции млекопитающих, связанная с усложнением организации головного мозга привела к появлению человека, созданию им новой техногенной среды обитания и появлению культурной эволюции.

Историческое развитие экосистем

. Структурно-функциональная основа биосферы - экосистема, сформировалась с появлением автотрофных фотосинтезирующих организмов в докембрии и состоит из автотрофов, консументов и редуцентов. Экосистема построена по принципу циклического кругооборота вещества и использования солнечной энергии, аккумулирующей

фотосинтетиками. Схематическое представление зависимости потоков энергии и биогенных элементов дает диаграмма (рис.5).

Необходимо отметить, что замкнутость по веществу в экосистеме относительна, т.к. вещество постоянно хоть и в небольших количествах диффундирует из кругооборота. Азот в системе зрелого леса находится в биогенном круговороте около 1800 лет, кальций в течение 80 лет (Бигон и др. 1989). Устойчивость экосистем пропорционально пространству, занимаемому экосистемой. В качестве механизмов, обеспечивающих эффективность и динамическую пластичность экосистем, рассматриваются процессы видообразования каждого из функционально-структурных уровней. Адаптация экосистем осуществляется, путем естественного отбора конкретных видов, обеспечивающих эффективный кругооборот биогенных элементов. В результате сложного процесса формируются биоценозы, характерные для различных климатических зон и особенностей местообитания, которые в совокупности формируют биосферу земли. В историческом аспекте можно выделить этапы формирования экосистем. Первый этап докембрийский– водоросли, бактерии; кембрийский период: водоросли, бактерии, морские и пресноводные беспозвоночные; силурский–средний девонский: формирование наземных экосистем. Господство папоротников в позднем девоне и карбоне, выход беспозвоночных и позвоночных на сушу, относительно невысокая эффективность гетеротрофных организмов и как следствие стагнация растительной биомассы в виде каменных углей и горючих сланцев.

Появляются семенные растения в позднем девоне, формируются биотопы голосемянных растений в пермском, триасовом и юрском периодах, господствуют динозавры. Начиная с мелового периода, происходит вытеснение голосемянных цветковыми растениями, коэволюция растений и насекомых, вымирание динозавров, радиация млекопитающих и птиц.

Плейстоценовая эпоха характеризуется созданием техногенных экосистем одним видом млекопитающих— человеком и соответствующей деградацией ранее исторически сложившихся биocenозов. Необходимо отметить, что историческая смена экосистем до появления техносферы осуществлялась по принципу доминирования вновь создающихся биocenозов с сохранением ранее сформировавшихся экосистем в качестве переходных этапов сукцессии. Благодаря такой системной организации структура биосферы приобрела высокую степень динамической устойчивости.

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ

Фенотипическая адаптация проявляется в способности биосистем к изменениям под воздействием факторов внешней среды в течение индивидуальной жизни. Известно пять основных сред обитания в биосфере, характеризующихся своими специфическими особенностями: морская, пресноводная, наземная, воздушная биологическая и антропогенная. Среды подразделяется на отдельные компоненты— экологические факторы: абиотические, т.е. физико-химические и биотические. Влияние каждого фактора на живой организм в зависимости от интенсивности может быть представлено в виде колоколообразной зависимости рис.6 (Проссер 1977 г.)

Рис.6. Существования биосистем от интенсивности воздействующего фактора.

Совокупность аналогичных колоколообразных зависимостей факторов определяется в качестве экологического спектра организма, популяции, вида. В то время как пространственно-временных зависимостей абиотических и биотических экологических факторов рассматривают в качестве экологической ниши организма и вида. Экологическая ниша

популяции и вида включает экологическую нишу отдельного организма. Экологическая валентность подразделяется на широкую—эврибионтную и узкую— стенобионтную. В естественных условиях экологические ниши различных видов не совпадают, они разнесены в пространственно-временном- трофическом отношении и являются основой при формировании сообществ, биоценозов, экосистем и биосферы. Экологические ниши видов— динамический конкурентный процесс адаптации, естественного отбора и эволюции.

Несмотря на то, что организмы, особи выступают в качестве носителей генетической информации и поэтому являются основными элементами фенотипической адаптации популяции, вида, сообщества и обладают рядом адаптивных признаков, но сводимых к свойствам отдельных организмов. Представления об адаптации основываются на концепции гомеостаза. Согласно гомеостатическим взглядам организмы способны поддерживать постоянство внутренней среды, несмотря на изменения окружающих условий. Энантиостаз—сохранение функционального постоянства, обеспечивающего существование биосистем, сохранение, накопление и передачу генетической информации (Хочачка, Сомеро, 1988). В связи с тем, что любые приспособительные реакции организма обеспечиваются биохимическими процессами, П. Хочачка рассматривает три типа адаптивных биохимических стратегий. Адаптация макромолекулярных компонентов клеток, концентрация которых, например, ферментов может меняться или образуются макромолекулы новых типов—изоинзимы или аллоинзимы. Второй механизм обеспечивается приспособлением микросреды организма, в которой функционируют макромолекулы, изменяющие осмотическую концентрацию или состав растворенных веществ. Третий тип— метаболическая регуляция, связанная с изменением активности ферментов, обеспечивающая локомоцию, рост, анаэробиз, диапаузу, спячку.

Регуляторные процессы в большей степени зависят от типа и концентрации низкомолекулярных веществ: ингибиторов и активаторов ферментов. В результате реализации стратегий биохимической адаптации

сохраняются фундаментальные свойства биосистем, независимо от внешних условий. Сохраняется структурная целостность макромолекул при их функционировании в конкретных условиях, энергетическое обеспечение жизнедеятельности АТФ; восстановительными эквивалентами, необходимыми для биосинтеза; предшественниками синтеза нуклеиновых кислот, белков и запасных веществ ит.д.

Скорость биохимических реакций существенно зависит от температуры. По отношению к колебаниям температуры среды все организмы подразделяются на пойкилотермные, имеющий зависимый от внешней температуры уровень обмена веществ с непостоянной температурой тела и гомойотермные— теплокровные животные с устойчивым уровнем обмена веществ и постоянной температурой тела. Промежуточное положение занимают гетеротермные организмы, у которых в активном состоянии сохраняется постоянная температура, а в неактивном, во время спячки наблюдается снижение обмена веществ. Для пойкилотермных биосистем в большей степени характерны пассивные формы фенотипической адаптации при значительных изменениях внешних факторов, которые заключаются в снижении уровня метаболизма. В различных формах временного прекращения активной жизнедеятельности. В то время как гомойотермные организмы вынуждены выработать для себя целый комплекс биохимических, физиологических и поведенческих адаптаций.

Фенотипические адаптации на организменном и популяционном уровнях.

Фенотипические адаптации организмов функционируют в двух основных направлениях. С одной стороны в их задачу входит сохранение генотипа особи, с другой стороны они являются основным элементом естественного отбора. При всем разнообразии адаптивных реакций можно выделить три основных этапа их формирования; первый—срочной, но несовершенной адаптации; второй – совершенной долговременной

физиологической; третий– физиолого- морфологический или акклиматизации, совершающийся в ряду поколений на уровне жизненных форм без существенного изменения генетической информации (Меерсон 1986г, Шварц 1980г.). Срочный этап адапционных реакций развивается непосредственно после действия фактора, основывается на свойствах раздражимости и безусловно- рефлекторных реакциях. Проявления срочной адаптации: бегство, увеличение теплопродукции или теплоотдачи, сердцебиение и т.д. реализуются на базе ранее сформировавшихся физиологических механизмов. Деятельность организма проходит на пределе физиологических возможностей, с почти полной мобилизацией функциональных резервов, подчас не адекватной величине воздействующего фактора.

Долговременный этап адаптации формируется при длительном или многократном влиянии на организм факторов среды. Как правило, развивается в результате неоднократной реализации срочной адаптации и постепенного изменения в организме, превращения организма из неадаптированного в адаптированный. Переход от срочного, несовершенного этапа адаптации к долговременному позволяет существовать организму в новых условиях среды. В результате долговременной физиологической адаптации отклонившиеся под воздействием внешних факторов показатели физиологического состояния организма через определенный период времени возвращаются к норме или устанавливаются на новом уровне их функционирования.(Рис.8)

Рис.8.Схематическое изображение реагирования организма на внешнее воздействие в двух (А и Б) наиболее обычных форм реагирования.
(Гаузе 1941г)

1– исходный уровень, 2– новый уровень

Открытая Г. Селье в 1936 году стресс- реакция, определяемая как общий адаптационный синдром (О.А.С.), заключается в мобилизации энергетических и структурных ресурсов организма. Стресс– это

неспецифическая реакция организма, т.е. она возникает независимо от природы воздействующего фактора. В развитии реакции стресса выделяют три основные стадии. Первая – реакция тревоги, мобилизация энергетических ресурсов организма, характеризуется поступлением в кровь стероидных гормонов корковым слоем надпочечников, преобладание катаболических процессов в клетках, снижение сопротивляемости организма. Вторая стадия – резистентности или адаптации, наблюдается в том случае, если интенсивность воздействующего фактора соответствует компенсаторным возможностям организма. При этом вновь проявляются симптомы реакции тревоги, приводящие к патологическим изменениям: гипертрофии коркового слоя надпочечников, инволюции тимино-лимфатической системы, язвам желудка и двенадцатиперстной кишки. Следовательно, биологическое значение стресса заключается в повышении резистентности организма при действии неблагоприятных факторов и в то же время позволяет животному избежать повреждающего действия раздражителя до того как вызванные им изменения приобретут патологический характер (Панин 1983г.)

В то же время долговременные механизмы адаптации приводят к увеличению массы функционирующих структур и формированию структурного следа адаптаций, который реализуется через активацию синтеза нуклеиновых кислот и белка в органах и физиологических системах, ответственных за приспособление организма к конкретному фактору (Меерсон 1986г.). После формирования структурного следа адаптации повторное воздействие фактора не вызывает столь сильных изменений в организме.

Общая физиологическая схема развития физиологической адаптации (рис.8.) позволяет выделить основные этапы данного процесса в организме животных (Меерсон 1986г.). Первый этап срочной адаптации; мобилизирующий существующие приспособительные механизмы, и включающий энергетически расточительные ориентировочные реакции. Для него характерны: гиперфункция физиологической системы, ответственной за адаптацию к конкретным факторам, повышении

мощности данных физиологических систем и уменьшением стресс-синдрома. Третий этап– сформировавшейся долговременной адаптации с наличием системного структурного следа, отсутствием стресса и адекватным приспособлением к определенной ситуации. Четвертая стадия– функциональной адаптации наблюдается при чрезмерной нагрузке на адаптивные системы, и приводит к гипертрофии клеток и нарушением их структурно- функциональной целостности.

По мнению В. Хлебовича (1981) в приспособлении организмов и популяций целесообразно выделять адаптивные реакции, длящиеся в течении секунд, минут; регуляции–часы; физиологические адаптации, акклимации–сутки, недели. Различные группы организмов при действии разнообразных факторов среды адаптируются от нескольких дней до 3–4 недель, с наиболее характерными сроками: 10– 15 суток (Хлебович 1981г.).

По отношению длительности периодов адаптации простейших существует две противоположные точки зрения. По мнению одних исследователей длительность адаптации составляет часы и сутки, по мнению других– новый уровень функционирования стабилизируется в течении 20–30 суток. По мнению В. Калюжина (1999г.), изучавшего влияние температуры на популяцию дрожжей, дрожжи могут находиться в двух физиологических состояниях. Одно соответствует им в диапазоне температур 12– 33 С, другое 36–39 с. В пределах каждого из диапазонов адаптивные процессы протекают в течении одного–двух поколений. В то же время длительность периода адаптации существенно увеличивается до 5– 6 поколений в случае перехода от одного диапазона температур к другому. Необходимо отметить, что простейшие обладают широкой экологической валентностью, что позволяет им адаптироваться в самых неблагоприятных условиях: отстойниках радиоактивных отходов, критических для жизни температурных диапазонах и концентрированных солей тяжелых металлов.

Развитие и механизм реализации физиологической адаптации существенно зависят от структурно- функциональной организации организма. В этом отношении все биосистемы условно разделяются на конформеры и регуляторы (Проссер 1977г.). Конформеры как правило пойкилотермные организмы, при изменении условий среды изменяют свое функциональное состояние, т.е. конформируются. В целом конформеры значительно устойчивее к колебаниям своей внутренней среды, чем внешней. В результате адаптации у них может происходить смещение пределов устойчивости по отношению к изменениям внутренней среды.

Регуляторы в основном гомойотермные животные в процессе адаптации сохраняют постоянство функционального уровня, т.е. осуществляют регуляцию. В связи с этим животные этой группы имеют относительно узкие пределы устойчивости к изменениям внутренней среды и значительно более широкие к вариациям внешней среды. Как механизм конформации, так и регуляции рассматривается в качестве гомеостатических механизмов, и проявляются совместно в организмах различных групп. На первых этапах влияния внешнего фактора компенсируются физиологическими реакциями регуляторного типа. При длительном воздействии включается комплекс акклимационных преобразований. В динамике численности популяции большое значение отводится возрастной, половой и групповой структуре. Изменение этих показателей позволяет осуществлять эффективную адаптивную стратегию. Под адаптивной популяционной стратегией понимается комплекс популяционных показателей, изменяющихся в результате приспособления к компонентам среды. При взаимодействии со средой по мнению современных исследователей (Levins 1968, Надаёаааёёёё 1988) часть организмов используют стратегию «крупного зерна», когда среда воспринимается в относительно общем виде и адаптация реализуется за счет неспецифических адаптивных реакций. Другая часть организмов в большей мере пользуется стратегией «мелкого зерна», при которой приспособление использующих гетерогенность среды при максимальном соответствии с внешними факторами. Соответственно двум адаптивным

стратегиям в популяциях существуют группы «генералистов» и «специалистов». Аналогичный полиморфизм по адаптивным стратегиям позволяет достаточно эффективно осваивать новые среды обитания с образованиям подвидов новых популяций. Образование подвидов проходит через этап морфо- физиологической адаптации к новым условиям, когда в течении нескольких поколений в результате фенотипической адаптации и отбора происходит формирование популяций подвида. По мнению С.С. Шварца (1980), если происходит направленное изменение условий среды, развиваются и морфофизиологические особенности, изменяющие «норму реакции» популяции к внешним факторам. Последующее приспособление приводит к образованию новых тканевых адаптаций, ведущих в свою очередь к смещению вектора отбора в сторону наиболее устойчивых генетических вариантов. Необходимо отметить, что длительность существования популяций существенно зависит от интенсивности потребления пищевых ресурсов. В процессе эволюции сохраняются только те популяции, скорость размножения которых достаточно хорошо коррелирует с количеством пищевых ресурсов их среды обитания (В. Уини-Эдвардс). Следовательно, одним из адаптивных механизмов популяций является тенденция к сохранению собственной среды существования. Каждый вид стремится к устойчивому сохранению своей экологической ниши и противодействует внешним факторам изменениями плотности и численности популяции.

Адаптации животных к хроническим факторам окружающей среды рассматриваются в качестве одного из механизмов эволюционных изменений биосистем. Широко исследуются алгоритмы сформировавшихся адаптивных процессов (Шварц, 1980, Дильман, 1987). Значительно меньше известно о биологических механизмах становления и формирования адаптивных процессов. В рассмотренных нами поведенческих реакциях, онтогенезе млекопитающих, популяций, сообществ беспозвоночных и дрожжевых грибов прослеживаются частные и универсальные процессы адаптации.

Постнатальный онтогенез животных представляет собой развёртывание генетической программы индивидуального развития организма с целью оптимальной реализации воспроизводства и сохранения преимуществ вида. Физиологические системы млекопитающих обеспечивают развитие и

приспособление животных к меняющимся условиям окружающей среды. Выявленные в наших исследованиях статистические зависимости возрастных динамик гистоморфологических показателей физиологических систем: крови, щитовидной и надпочечных желёз, сперматогенеза позволили выделить четыре типа интегральных показателей - компонент постнатального развития млекопитающих. Первая компонента включает: рост, увеличение массы тела и соответствующих им показателей, характеризующийся аллометрической возрастной динамикой. Для второй интегральной возрастной составляющей – пролиферативной активности характерна активация в постэмбриональном периоде с последующим снижением в течение жизни. Третья компонента связана с дифференцировкой клеток и в колебательном режиме изменяется в постнатальном развитии животных. Четвёртая составляющая, включающая интенсивность эндокринных процессов, носит колебательный характер возрастной зависимости, чувствительна к влиянию факторов и обеспечивает соответствие реакций физиологических систем и окружающей среды

Следовательно, постнатальный онтогенез животных может быть представлен в виде динамических процессов роста и увеличения массы тела, клеточного деления, интенсивность которых снижается в зависимости от возраста и волнообразных изменений дифференцировки тканей и эндокринных систем, синхронизирующих разнонаправленные процессы развития организма. Вероятно, характер колебательных физиологических изменений определяет степень устойчивости организма к внешним воздействиям и продолжительность индивидуальной жизни животных и человека. Усиление интенсивности неблагоприятных факторов приводит к увеличению амплитуды и частоты колебаний физиологических систем.

Изучение хронических факторов, по продолжительности воздействий сравнимых с периодом индивидуальной жизни животных, позволило выявить особенности физиологических адаптаций в постнатальном развитии животных. Длительное влияние переменного электрического поля приводит к куммулятивным изменениям физиологических систем, наиболее выраженным в критические периоды ювенильного и инволюционного периодов животных. Изменения в системе сперматогенеза при действии электрического поля выражаются в снижении количества сперматозоидов и сокращении длительности активного периода сексуальной деятельности животных.

Постоянная цеолитовая подкормка стимулирует физиологические процессы в молодом возрасте млекопитающих, менее эффективна на этапе половозрелости и приводит к негативным процессам в старости. Исследования выявили негативные последствия длительного применения цеолитов в среднем и старом возрасте,

которые проявляются в снижении уровня сексуальной активности, численности сперматозоидов и дисбалансе в системе крови животных. Необходимо подчеркнуть, что сбалансированность внутренней среды организма, и введение, как и необоснованное выведение биологических активных веществ оказывает негативное воздействие на физиологическое состояние животных и человека.

Изучение длительного влияния зоопрепаратов на физиологическое состояние мышей в молодом, среднем и старом возрасте выявило волнообразный характер адаптивных реакций. В начальный период действия наблюдается повышение исследуемых показателей, которое сменяется угнетением. Поэтому при регламентации каждого из зоопрепаратов в качестве биологических добавок необходимо учитывать не только безопасную физиологическую дозу, но и длительность использования биологически активных добавок для каждого возрастного периода животных и человека. Профилактическое при облучении, предварительное введение препарата приводит к повышению радиорезистентности и более мягкому развитию адаптивных реакций организма млекопитающих при действии относительно небольших доз ионизирующего излучения.

Выделены четыре составляющие адаптационного процесса в постнатальном онтогенезе млекопитающих. Первая составляющая, ответственная за изменения роста и массы тела, при действии хронических факторов варьирует в пределах интенсивности ростовых процессов. Вторая компонента аналогична возрастной динамике пролиферативной активности, и длительное влияние факторов приводит к изменениям её возрастной динамики, ускоренному торможению и старению организма. В третьей составляющей присутствуют адаптивные процессы дифференцировки клеток тканей. Типичен волнообразный характер развития адаптивных реакций в постнатальном онтогенезе животных, и внешние воздействия приводят к сдвигам и десинхронизации колебательных возрастных показателей состояния организма. Аналогичный десинхронизирующий характер возрастных адаптаций проявляется и в эндокринных процессах, частота и амплитуда которых изменяются при действии хронических факторов на развивающийся организм. Возрастная устойчивость в различные периоды индивидуальной жизни животных и человека оказывает корректирующее влияние на интенсивность и успешность адаптаций в постнатальном онтогенезе.

Таким образом, можно выделить основные черты возрастной адаптации млекопитающих при действии хронических факторов. Первичные нарушения проявляются в изменениях ритмических показателей: нарушается частота и амплитуда, происходит десинхронизация возрастной динамики нейроэндокринных показателей и дифференцировки клеток. Рассогласование возрастных процессов пролиферации и дифференцировки клеток приводит к изменениям в развитии и

росте животных. Нарушения возрастной динамики пролиферативных процессов стимулирует онкологические процессы, и ускоряет старение организма животных и человека.

Вероятно, колебательные физиологических процессы связаны с устойчивостью организма млекопитающих к внешним воздействиям, продолжительностью индивидуальной жизни животных и процессами видообразования. Эндокринные физиологические процессы и интенсивность дифференцировки различных тканей и органов можно рассматривать в качестве физиологических регуляторов индивидуальной и видовой адаптации животных. Хроническое влияние внешних факторов приводит к изменениям колебательных процессов, нормы реакции, устойчивости, физиологическим и морфологическим трансформациям организма животных.

Придерживаясь геномной регуляции старения организмов, развиваемой В. П.Скулачёвым (2013), нами предложена гипотеза о том, что физиологическая реализация гена старения выражается в инверсии показателей каждой из физиологических систем млекопитающих в постнатальном онтогенезе. Нормированные профили каждой из физиологических систем состояния животных в старом возрасте инвертированы относительно профиля физиологического состояния молодых животных. Показатели с относительно высоким уровнем значений понижаются, физиологические показатели с относительно низкими уровнями значений повышаются. Процесс инверсии растянут в постнатальном развитии, динамика развития инверсионных процессов специфична для каждой физиологической системы и проявляется при сравнении нормированных профилей состояний молодых и старых животных. Генетически детерминированный инверсионный механизм старения млекопитающих обеспечивает плавный переход к гомеостазу старения и в зависимости от видовых и индивидуальных особенностей может варьировать в широких временных пределах.

Результаты исследований влияния хронических факторов на структуру ловчих сетей пауков-кругопрядов позволяют считать, что различные виды воздействий изменяют поведение пауков, что отражается в изменении структуры и конфигурации ловчих сетей. В зависимости от интенсивности действующих факторов и их длительности нарушения в поведении пауков, оцениваемые по изменениям в структуре ловчих сетей, носят адаптивный или необратимый характер. Адаптивные изменения поведения пауков разнообразны, повторяемы и периодичны. Нарушения локализуются в ловчих и свободных областях сетей пауков, существенно зависят от вида воздействий и их интенсивности. Так на автодорогах изменяются размеры ловчих сетей, снижается уровень их

структурированности. При действии химических веществ увеличивается количество изменений в структуре ловчей зоны. Радиоактивные факторы приводят к нарушениям поведения пауков: появлению значительного количества отклонений в структуре ловчей зоны, искривлению или перекрыванию радиусов, а также отклонениям в других областях ловчих сетей пауков кругопрядов.

При действии внешних факторов, превышающих адаптивный уровень, независимо от вида воздействий ловчие сети становятся неструктурированными, нарушаются геометрические пропорции, пауки прекращают плести сети, мигрируют из опасных районов или погибают. Хронические влияния, развивающиеся в пределах адаптивного поведения, изменяют наиболее вариабильные поведенческие элементы пауков при строении ловчей зоны. Изменённые и закреплённые естественным отбором поведенческие алгоритмы встраиваются в структуру общего стереотипа поведения и стимулируют процессы видообразования животных. Следовательно, влияние хронических факторов в пределах адаптивной нормы приводит к постепенному развитию в колебательном режиме новых особенностей поведения, физиологических свойств и изоляции популяций паукообразных. Влияние факторов превышающих уровни адаптации приводит к разрушению поведенческих алгоритмов построения ловчих сетей, миграции, вымиранию неприспособленных особей, отбору устойчивых особей и видообразованию.

Восстановление численности дождевых червей после нефтезагрязнений происходит в колебательном режиме параллельно снижению остаточной концентрации нефтепродуктов. При равных дозах внесения, бензин приводит к большей смертности дождевых червей, чем дизельное топливо и нефть.

Следовательно, для адаптивного поведения животных при хроническом влиянии факторов характерно изменения вариабильных элементов поведения, повторяющиеся отклонения от основного стереотипа с неоднократным возвращением к нему и выбором оптимальных алгоритмов поведения.

Хроническое влияние нефтезагрязнений на сообщества раковинных амёб приводит к адаптивным трансформациям сообществ. Первый этап характеризуется усилением колебательных процессов сезонных динамик видов, дифференцированным снижением численности в зависимости от устойчивости родов в сообществе к нефти. На втором этапе в зависимости от морфологической и физиологической устойчивости тестаций происходит формирование различных групп по степени их устойчивости к загрязнениям. Вымирают неприспособившихся виды, усиливается конкуренция выживших групп амёб с различной степенью устойчивости. Конкурирующие группы видов реализуют тактику ассинхронных колебаний сезонных динамик численности. Происходит увеличение амплитуды,

изменение частоты и десинхронизация колебаний численности видов тестаций в группах сообществ. Наблюдается расслоение каждой из групп по степени их устойчивости на уровне родов и видов. Просматривается развитие колебательных и асинхронных процессов в динамике численности животных на уровне видов.

Третий этап адаптации проявляется в построении новой структуры сообществ амёб. Необходимо отметить, что каждый из этапов перестройки сообществ обратим, при снижении интенсивности и времени действия факторов способен к восстановлению. Многолетние нефтезагрязнения на заболоченных торфяных почв Западной Сибири приводят к формированию новых, с относительно небольшим видовым спектром, устойчивых сообществ раковинных амёб.

Адаптивные реакции сообществ коловраток при действии нефтезагрязнений приводят к динамическим изменениям в структуре сообществ. Повышение уровня загрязнённости стимулирует волнообразный процесс размножения всех выживших видов коловраток. После вымирания и сокращения численности неустойчивых видов наблюдается период активного размножения, отбор устойчивых видов и особей, заселения ими зоны обитания и перестройка структуры сообществ. В качестве неблагоприятных факторов можно рассматривать недостаток кислорода, влияние нефтезагрязнений и других загрязнителей. Адаптивные реакции численности популяций коловраток при действии хронических факторов носят волнообразный затухающий характер. В результате колебательные подъёмы численности различных видов не накладываются друг на друга в стационарном сообществе. Действие негативных факторов приводит к смещению пиков численности отдельных видов, к нарушениям атоколебательной структуры сообщества и конкуренции.

Коловратки относятся к наиболее древним многоклеточным животным и генетически закреплённые механизмы адаптации вероятно заложены в развитии всего комплекса адаптивных реакций животных. Необходимо отметить, что основные черты динамической адаптации: увеличение амплитуды колебаний, изменения частота в сторону увеличения, десинхронизация внутрисистемных процессов и установление устойчивого режима колебаний прослеживаются и на уровне простейших организмов: дрожжи, раковинные амёбы. В онтогенезе млекопитающих наблюдаются аналогичные колебательные процессы развития адаптивных реакций физиологических систем. Вероятно, колебательный характер динамической адаптации можно рассматривать в качестве основного механизма адаптации животных при хроническом действии факторов.

Концепция динамической адаптации животных, разрабатываемая нами, рассматривает последовательность развития адаптивных реакций при действии

хронических факторов: торможение, активация, нормализация. Каждый из этапов триады функционирует в колебательном режиме, выбирая оптимальный уровень реагирования. В зависимости от интенсивности и длительности действующих факторов изменяется амплитуда и частота колебаний показателей. Возможно развитие нескольких вариантов: изменения амплитуды колебаний и периодичности при незначительном варьировании частоты, изменения частоты без увеличения амплитуды, изменения частоты и амплитуды, диссинхронизация колебаний адаптивных показателей биосистем (Карташев, 2014).

Поведенческие адаптации

Поведение животных – одна из наиболее пластичных форм в многообразном использовании окружающей среды, расширении ареала и коммуникационного взаимодействия между организмами. В результате поведенческих реакций организм способен перестраиваться, благодаря образованию временных связей функциональных структур головного мозга. Преимущество поведения заключается в минимальном количестве энергии пускового звена – сигнальной информации, в скорости перестройки поведенческих реакций и энергетической эффективности. В основе формирования поведения животных лежат инстинктивные безусловные рефлексы (Слоним 1967). По мнению А.Д. Слонима, все врожденные акты поведения организма в среде обитания можно разделить на три группы:

1. **Рефлексы на сохранение внутренней среды организма и постоянства вещества.**
 - а) Пищевые, обеспечивающие постоянство вещества.
 - б) Гомеостатические, обеспечивающие постоянство внутренней среды.
2. **Рефлексы на изменение внешней среды организма.**
 - а) Оборонительные.
 - б) Средовые – ситуационные.
3. **Рефлексы связанные с сохранением вида.**
 - а) Половые.
 - б) Родительские.

В соответствии со схемой Г. Темберга различные формы поведения животных могут быть классифицированы следующим образом: 1. Поведение, определяемое обменом веществ: пицедобывание и прием пищи, мочевыделение и дефекация, запасание пищи, покой и сон, потягивание; 2. Комфортное поведение; 3. Оборонительное поведение; 4. Поведение, связанное с размножением, : территориальное, копуляция и спаривание; забота о потомстве; 5- Постройка нор, гнезд, убежищ; 6 Социальное поведение.

В свою очередь Тинберген рассматривает иерархически организованный нервный алгоритм, отвечающий на определенные внешние и внутренние стимулы комплексом координированных жизненно целесообразных движений. В контексте этолого- психологических комплексов выделяют первичные инстинкты– примитивные формы деятельности организмов: пищевые, дыхательные и т.д. ; вторичные– связанные с размножением, миграцией, не полностью совпадающие с направленностью первичных инстинктов. И третичные– сложные формы поведения, синтезирующие первичные инстинкты с приобретенными навыками животного. Следовательно, головной мозг животного способен создавать сложные алгоритмы поведения, закрепляемые на генетическом уровне и реализуемые под влиянием определенных разрешающих стимулов (Смит 1981). Создание сложных поведенческих алгоритмов аналогичных строительству паутины, постройке гнезда, нересту рыб, социальной организации общественных насекомых предполагает отбор и совершенствование поведения животных, возможность передачи приобретенной нервной системой информации на генетический уровень. Генетически закрепляется функциональная схема поведенческого алгоритма, позволяющая варьировать элементы схемы в широких пределах в зависимости от условий окружающей среды. Так ловчая сеть паука-крестовика сохраняя общность структуры, может варьировать свои показатели в достаточно широких пределах в зависимости от размеров попадаемых насекомых, силы ветра, типа биоценоза и т.д.

Естественно, что на основе инстинтивных форм поведения формируется и многообразная условнорефлекторная деятельность животных, образование конкретной структуры поведенческих актов в зависимости от условий внешней среды и внутреннего состояния организма. Исследователи павловской школы рассматривают безусловный рефлекс– инстинкт в качестве основы, на которой формируются в течение онтогенеза условные рефлексы. Система условных рефлексов– стереотип объединяет наследственные формы поведения. Для условных рефлексов характерно закрепление при повторном воздействии и затухании при изменении внешних условий.

Одной из форм приобретенного стереотипа поведения, носящей все признаки инстинкта является импринтинг. Импринтинг– своеобразная форма памяти– запечатливание на всю жизнь положительной реакции после однократного предъявления стимула без подкрепления (Слоним 1979г.). Такая форма поведения появляется в первые чувствительных периоды жизни животных. У птиц– 6 суток, млекопитающие– до 35 суток. Благодаря ранней форме запечатления утят, выведенные из яиц, насиженных курицей, послушно следуют за своей приемной матерью. В результате импринтинга происходит формирование видовых особенностей поведенческой адаптации. Воспринимается система сигналов, характерных для популяции, язык общения, привязанность к родителям, гнезду, норе, микроландшафту. Закрепляются особенности социальной организации популяций: семейные, клановые и стадные.

К особенностям поведенческой адаптации животных можно отнести опережающий эффект реакции организма при изменении условий окружающей среды. Опережение осуществляется по трем направлениям: использование сигнальной информации, организации социальной структуры и создание специфических сред жизни, характерных для каждого вида: гнезда, норы, убежища, плотины, ловчие сети и т.д. Эволюция поведенческих аспектов адаптации привела к образованию новой среды обитания одного доминирующего вида– антропогенной среде. Необходимо отметить, что успешность поведенческой адаптации приводит к снижению

скорости генотипической адаптации, к определенной консервации видов. Так в семействах пауков, использующих ловчие сети в течение 250 миллионов лет, практически не наблюдается существенных морфологических изменений. Аналогичная ситуация просматривается, у социально организованных насекомых: пчел, муравьев и термитов.

Устойчивость экосистем

Под биоценозом подразумевают эволюционно сложившуюся систему различных организмов, взаимосвязанных между собой, пищевыми, энергетическими и информационными взаимодействиями. Как отмечает Н. Реймерс (1994), биоценоз заселяет определенный биотип и пространственно ограничен. Биоценоз с проходящим через него потоком энергии в процессе саморегуляции развивается в сторону устойчивого состояния и зависит от энергетической эффективности и возможностей структурно-функциональной перестройки при внешних воздействиях. Устойчивость экосистем рассматривают в двух аспектах: локальном и общем (Бигон и др. 1989). Локальная устойчивость характеризует способность биоценозов к возвращению в исходное состояние после незначительных нарушений. Общая устойчивость обуславливается аналогичным процессом в случае крупных нарушений. При устойчивом функционировании биоценозов в узком диапазоне экологических факторов их относят к динамически хрупким, или к динамически прочным сообществам. Каждое сообщество имеет свою трофическую структуру, через которую проходит энергия, эффективное потребление которой является системной основой любого биоценоза (Рис.11).

Рис.15. Обобщенная модель трофической структуры и потока энергии для наземных биоценозов (Heal, Maclean 1975г.). ЧПП– чистая первичная продукция; МОВ– мертвое органическое вещество; ФФ– фитофаги; Х– хищники; ДФ– детрофаги; М– микроорганизмы; МФ– потребители

микроорганизмов; П– позвоночные; БП– беспозвоночные; Д– потери на дыхание.

Во всех экосистемах можно выделить три основных трофических уровня: систему продуцентов, консументов и редуцентов. Из каждой 100 Дж энергии чистой первичной продукции продуцентов 55 Дж ежегодно переходит в продукцию редуцентов, около 1 Дж– в продукцию консументов, производящих только 2% вторичной продукции (Бигон и др. 1989г.). Следовательно, нижний предел устойчивости биоценозов определяется сохранением двух основных, первичных в эволюционном отношении трофических уровней: продуцентов и редуцентов. В реальности, за исключением некоторых водных биоценозов крайнего Севера, существующие сообщества состоят из 3-4 трофических уровней. Систему консументов можно рассматривать в качестве наиболее лабильной, неустойчивой, изменяющей свой видовой и численный состав, при нарушении экологического равновесия. Повышение сложности биоценозов, выражающееся в увеличении биоразнообразия, соответствует повышению устойчивости.

Экологический анализ различных типов биоценозов позволил разделить их на две основные группы: сложные, хрупкие сообщества, существующие в стабильной абиотической среде, аналогичные тропическим и простые, но более прочные, существующие в изменчивой среде. В исследованиях шести сообществ: тундры, тропического леса, листопадного леса умеренного пояса, соленого марша, пресноводного ручья и пруда при стандартном нарушении–10% - сокращении исходной биомассы быстрее восстанавливалась прудовая система. Леса и соленый марш характеризовались промежуточной восстановительной способностью, в то время как скорость восстановления тундры оказалась самой низкой. Восстановление сообществ зависит от притока энергии на единицу наличной биомассы. Чем больше поток энергии, проходящий через экосистему, тем быстрее нейтрализуются последствия нарушений.

При сохранении биоценозов проявляется правило экологического дублирования (Реймерс 1994г.): исчезающий вид в пределах одного

трофического уровня, сменяется другим аналогичным видом, более мелкий сменяет более крупного, эволюционно проще организованный - высокоорганизованного; генетически более лабильный - генетически менее изменчивого. Копытных в степи заменяют грызуны, крупных хищных птиц - вороны, и т.д. Аналогичной точки зрения придерживается и А. Еленкин (1921) в сформулированном им принципе подвижного равновесия - при взаимодействии необычных факторов среды сообщество структурно изменяется с доминированием других наиболее адаптированных к новым условиям видам организмов, с сохранением дублирующих видов, способных к активному замещению в случае новых значительных средовых изменений. Чем больше нарушаются оптимальные условия существования биоценоза, тем ниже биологическое разнообразие и тем относительно большее число особей наблюдается в каждом присутствующем виде.

При взаимодействии со средой часть организмов используют стратегию «крупного зерна», когда среда воспринимается в относительно общем виде и адаптация реализуется за счет неспецифических адаптивных реакций. Другие организмы пользуются стратегией «мелкого зерна», при которой используется неоднородность среды при максимальном соответствии с внешними факторами. Соответственно двум адаптивным стратегиям в популяциях существуют группы «генералистов» и «специалистов». Аналогичный полиморфизм по адаптивным стратегиям позволяет достаточно эффективно осваивать новые среды обитания с образованием подвидов в новых популяциях. Образование подвидов проходит через этапы морфо- физиологической адаптации к новым условиям, когда в течении нескольких поколений в результате фенотипической адаптации и отбора происходит формирование популяций подвида. По мнению С.С. Шварца (1980), если происходит направленное изменение условий среды, развиваются морфофизиологические особенности, изменяющие «норму реакции» популяции к внешним факторам. Последующее приспособление приводит к образованию новых тканевых адаптаций, ведущих в свою очередь к смещению вектора отбора в сторону наиболее устойчивых генетических вариантов. Необходимо

отметить, что длительность существования популяций существенно зависит от интенсивности потребления пищевых ресурсов. В процессе эволюции сохраняются популяции, скорость размножения которых достаточно хорошо соответствует пищевым ресурсам их среды обитания (В. Уини-Эдвардс). Следовательно, одним из адаптивных механизмов популяций является тенденция к сохранению собственной среды существования. Каждый вид стремится к устойчивому сохранению своей экологической ниши и противодействует внешним факторам изменениями плотности и численности популяции.

Необходимо отметить, что сообщества активно преобразуя среду обитания, изменяются сами. Такая последовательная и закономерная смена фаз развития биоценозов получила название сукцессии, в результате которой формируется наиболее устойчивая, высокая по степени замкнутости биогеохимических круговоротов климаксовая экосистема. Каждая сукцессионная фаза подготавливает среду для прохождения последующей фазы. Рассматривают первичные и вторичные сукцессии. Первичные сукцессионные процессы наблюдаются при заселении новых мест обитаний. Вторичные или восстановительные происходят при разрушении сложившихся сообществ в результате деятельности человека или природных катаклизмов: пожаров, наводнений и т.д. Чем значительней нарушается среда обитания, тем на более ранних фазах заканчивается сукцессионный процесс. На основании составления сукцессионных рядов можно производить региональную оценку нарушенности естественной среды обитания.

Таким образом, механизм сохранения устойчивости экосистем можно рассматривать как многоступенчатый процесс последовательного усложнения биоценологических систем с сохранением всех предыдущих уровней устойчивости. Аналогичный процесс многоуровневого дублирования биоценозов является общим для всех биосистем, и обеспечивает их высокую надежность.

Адаптации биосистем к антропогенной среде

К основным типам антропогенного изменения природной среды можно отнести: качественные и количественные изменения химического состава воздуха вод и почв; нарушение водного режима, нарушение температурного режима, увеличение уровня ионизирующей радиации; изменение электромагнитного фона; нарушение физических и механических характеристик почвенного покрова; изменение природной освещенности; изменение звуковых и вибрационных колебаний среды.

Биотические трансформации: коренное преобразование экосистем, выпас скота и другие виды локального природопользования; интродукция видов, не свойственных местной биоте; массовое разведение, выпуск или переселение видов аборигенной фауны. Массовое уничтожение видов в природе. Адаптивные реакции биосистем к антропогенным воздействиям классифицированы следующим образом: изменение химического состава тела и накопление ксенобиотиков; изменение репродуктивного потенциала особей, варьирование продолжительности стадий онтогенеза; изменение морфологических и физиологических показателей особей; нарушение поведения. Изменение генетической структуры, пространственной структуры, возрастной структуры, соотношения полов и численности популяций. Рассогласование сроков развития отдельных видов, изменения трофических цепей сообществ, образование новых экологических ниш техногенного происхождения и активное их заполнение; ускорение изменение направленности эволюционных процессов.

Техногенное воздействие на природную окружающую среду приводит к серьезным изменениям всех элементов биосферы. Направленность вызванных изменений очевидна – снижение биологически опасного влияния и уменьшение численности человечества, как единственного источника неблагоприятных экологических последствий. Наблюдается ускорение темпов видообразования инфекционных микроорганизмов. По мнению В.И. Покровского (1992) глобальные экологические нарушения привели к появлению новых и широкому распространению ранее малораспространенных инфекций: ВИЧ, бактериозов, стафилококков, сальмонеллеза др., что позволяет говорить о «современной эволюции

эпидемического процесса». Изменение патогенных микроорганизмов под влиянием антибиотиков, ПАВ, пестицидов, дезинфекторов выражается в увеличении сроков их выживаемости, интенсивности размножения и усилении патогенности.

Наблюдается и перераспределение инфекционных болезней, связанных с локализацией возбудителя в организме хозяина, т.е. перехода антропонозов в зоонозы и сапронозы. Широкое распространение энцефалита и лаймы в Сибирском регионе связывается с сокращением численности хищников мышевидных грызунов. Характерно, что техногенное загрязнение стимулирует инфекционные заболевания в минимальных внутригодовых периодах. Если раньше эпидемический процесс регулировался иммунологической структурой населения, то в эпоху технического прогресса существенно зависит от степени антропогенного загрязнения окружающей среды (Савилов и др 1996). В отношении различных нозологических форм установлена зависимость многолетних уровней инфекционной патологии и степенью загрязнения атмосферы.

Длительное хранение продуктов питания сопряжено с распространением плесневых грибов, содержащих ядовитые для человека вещества. Сравнительно недавно (1960 г.) в Англии был открыт афлотоксин, выделяемый грибом *Aspergillus flavus* (желтая плесень), развивающийся на кормах птиц и животных. Афлотоксины вызывают рак печени и почек у животных и человека. (Фелленберг, 1997). Массовый рост фитопланктона в результате загрязнений вод богатыми для развития водорослей веществами, приводит к накоплению в экосистеме фитотоксинов, блокирующих передачу нервных импульсов. Токсины фитопланктона нарушают нервно-мышечное сокращение, затрудняют дыхание и повреждают почки.

Интенсивная сельскохозяйственная деятельность человека, связанная с разрушением коренных сообществ и заменой их продовольственными монокультурами приводит к разрушению почвенного покрова и переходу плодородных земель в полупустынные и пустынные экосистемы. Деградация плодородных земель сокращает сельскохозяйственные угодья и повышает энергетические затраты для получения необходимого количества

продуктов питания. В природных биоценозах происходит замена чувствительных к техногенным загрязнениям видов растений на устойчивых. Растения аккумулируют токсичные загрязняющие вещества и радионуклиды, усиливают их опасное влияние для животных и человека. Значительное накопление тяжелых металлов характерно для грибов, винограда и целого ряда других пищевых продуктов растительного происхождения, что приводит к распространению заболеваний, порожденных техногенной средой.

Широкое использование химических средств для защиты сельскохозяйственных культур: гербицидов, бактерицидов, фунгицидов, инсектицидов, нематоцидов и других приводит к накоплению пестицидов в трофических цепях биоценозов. Токсичность пестицидов ускоряет селекцию устойчивости к ним видов растений и животных. Что приводит к использованию более токсичных препаратов и расширению масштабов их применения (Фелленберг, 1997). Все большее количество продуктов питания человека становятся экологически опасными. Аналогичная ситуация наблюдается и при использовании удобрений и различных гормональных препаратов и генетически трансформированных сельскохозяйственных растений и животных.

Целенаправленное уничтожение человеком крупных животных и птиц привело к существенному измельчению фауны. Небольшое число видов достаточно успешно адаптировались к техногенной среде обитания: домашние и сельскохозяйственные животные, вороны, воробьи, голуби, крысы, тараканы, клопы и т.д. Численность других животных существенно зависит от интенсивности промысловой деятельности и степени антропогенной нарушенности природных биоценозов (Шубин, 1992). Строительство атомных станций, создание хорошо охраняемых природных комплексов вблизи радиоактивных отстойников, интенсивно используется перелетными птицами и многими животными в качестве резервных мест размножения. Численность и биологическое разнообразие в аналогичных биотопах превышает количественные показатели других биотопов, несмотря на повышенный фон радиоактивности. Аккумулируя вместе с

продуктами питания радионуклиды, животные и птицы способствуют широкому распространению радиоактивных элементов. Происходит своеобразный обмен токсическими компонентами между странами и континентами. Если прилетающие в Россию весной утиные из Африки, содержат повышенное количество пестицидов, то на обратном пути осенью они улетают с хорошей концентрацией радионуклидов.

По мнению С.С. Шварца: “Эволюция, подстегиваемая химизацией и локальным повышением радиоактивного фона, грозит создать формы, с которыми трудно будет справиться даже современной технике”. Промышленная деятельность человека приводит к новой территориально–механической изоляции различных популяций, что способствует адаптивным изменениям видов животных. Например, на мясных складах мыши образуют популяции при температуре ниже 100 градусов. Вероятно, адаптации такого типа могут объяснены непосредственным влиянием низких температур на физиологические показатели самок, которые формируют морфофизиологические особенности потомства (Шварц, 1980). В зонах антропогенного влияния структура ареала и пространственная структура популяций претерпевает существенные изменения, что неизбежно сказывается на направленности и темпах микроэволюционного процесса. Для первичных беззубых молей на городской территории можно выделить участки по степени их заселения: сплошное распространение, сетчатое, очаговое и участки, не пригодные для заселения. В связи с освоением целинных земель в Казахстане и созданием лесных полос защитных на юг проникли многие сибирские виды сетчатокрылых. Темпы распространения видов–колонизаторов оказываются достаточно высокими: долгоносик (*Lissorhoptus oruzophilus*) за десять лет заселил всю территорию Японии. На Британских островах, среди иммигрантов насчитывается 137 видов равнокрылых и около 100 видов жесткокрылых насекомых. Как правило, расширяются ареалы эволюционно более молодых видов с первоначальным закреплением в антропогенно нарушенных местообитаниях.

Групповые изменения фенетической структуры популяций связаны и с изменением генетической структуры. Достаточно подробно исследовано влияние поллютантов на насекомых на примере промышленного меланизма. Показано, что дым, двуокись углерода, окислы серы и азота приводят к появлению до 70 % темно-окрашенных мутантов ночных бабочек, пядениц и божьих коровок. Меланизм наследуется как рецессивно, так и доминантно. При действии инсектицидов смещение генетической структуры популяций наблюдается в направлении увеличения резистентности, формирующейся на основе физиологических и поведенческих реакций. Так у капустной моли в течение 8–9 поколений устойчивость к поллютантам увеличилась в 50–350 раз. В районах сильного промышленного загрязнения наблюдается увеличение численности сосущих насекомых (Homoptera), долгоносиков, лубоедов, короедов, трубковертов, молевидных чешуекрылых, листоверток, сосновых совок и т.д. Следовательно, техногенные воздействия, изменяя генетическую структуру популяций, трансформируют и трофическую структуру сообществ. В качестве общей тенденции можно отметить увеличение численности фитофагов, при относительном снижении сапрофитов и хищников. Происходит сохранение ограниченного числа видов первичных консументов из числа сосущих с большим разнообразием вторичных. (Козлов, 1990).

По отношению к интенсивности эволюционных изменений большинство ученых придерживаются мнения, что в современных климаксовых сообществах эволюционные процессы развиваются медленно, в связи с отсутствием свободных экологических ниш. Происходят медленные изменения в результате конкурентного вытеснения видов, дробления ниш, сохранения структуры сообщества и повышения устойчивости экосистем. Такой тип филогенеза В.А. Красилов определил как когерентный. При некогерентном типе филогенеза, который происходил в более ранние геологические эпохи и наблюдается сейчас в результате антропогенного биоценотического кризиса, носит взрывной характер. Происходит ускорение темпов филогенетических изменений, лавинообразный тип видообразования, непредсказуемость направленности

эволюционных изменений и невозможность торможения некогерентной эволюции внешними воздействиями.

Таким образом, взаимодействия биосистем с внешней средой многообразны, уникальны в той же степени, как и сама жизнь. Сфера жизни каждого организма формируется им самим в зависимости от его потребностей и возможностей. Совокупность сфер жизни всех организмов, существующих в конкретных абиотических условиях, становится эволюционирующей во времени средой жизни. От степени приспособляемости, длительности использования вещественно–энергетических ресурсов зависит устойчивость организмов, видов и таксонов. Изменения, происходящие в системе организм–среда, начинаются с вариацией средовой компоненты. В то же время успешное освоение новых сред осуществляется при помощи преадаптаций и естественного отбора. Видообразование, фенотипическая адаптация, формирование биоценозов, ландшафтов и биосферы трансформируют костную среду обитания, превращая ее в среду жизни с высокой степенью устойчивости. Преобразование внешней среды начинается с создания специфических физико–химических условий жизни, формирования биологической сферы жизни и усложнения внутренней биологической структуры. В зрелых экосистемах происходит эволюция высокоорганизованных консументов. Основу организационной структуры составляет развитие новой более лабильной информационной системы – нервной системы. Усложнение поведения, забота о потомстве, стадный, социальный образ жизни, использование дополнительных источников энергии и искусственных орудий труда позволило человеку создать новую сферу жизни – техносферу.

Техносфера животных – высших приматов. Развитие техносферы происходит в результате разрушения естественных эволюционно сложившихся биоценозов. В техносферной круговорот вовлекаются многочисленные естественные и искусственные химические элементы; в том числе радиоактивные элементы и другие вещества мутагенного действия. На определенном этапе, характерном для современного мира, техносфера становится экологически опасной не только для существования

человечества, но и для всей биосферы. В то же время культурная эволюция, экологические знания с необходимостью ведут к изменениям основных принципов структурного устройства техносферы. Реализация экологических закономерностей позволит трансформировать техносферу в среду жизни всех видов. Войдя в систембиосферы, видоизмененная техносфера повысит устойчивость биосферы и будет способствовать развитию естественных эволюционных процессов на Земле и в Космосе.

Вопросы для самопроверки

. 1) Концептуальные проблемы взаимодействия организма и Среды.

2) Экологический спектр организма, вида.

3 Теория эволюции .

Номогенез.

Устойчивость сообществ.

Этапы становления биосферы.

Особенности создания техносферы.

Адаптационное значение циклических изменений численности популяций.

Этапы первичного биогенеза.

Популяционно–видовой уровень адаптации.

Эволюция автотрофных организмов.

Адаптивное значение онтогенеза.

Экологическое значение многоклеточности организмов.

Безусловные и условные рефлексы.

Импридинг.

Заселение суши.

Основные этапы эволюции растений.

Адаптивное значение критических периодов онтогенеза.

Эволюция животных.

Адаптивное значение стресса.

Козволюция насекомых и покрытосеменных растений.

Структурный след адаптации.

Акклиматизация.

Экологическая ниша организмов.
Эволюция нервной системы.
Генотипическая адаптация.
Фенотипическая адаптация организма.
Микроэволюция.
Адаптивное значение биоритмов.
Биогенетический закон, экологическое значение.
Структурные и регулярные гены.
Основные закономерности макроэволюции.
Эволюция экосистем.
Экологическая валентность.
Биологическое понятие вида.
Способы видообразования.
Типы мутаций и их значение в эволюции.
Физиологическая адаптация. Адаптации биосистем к антропогенным воздействиям

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Изд-во “Наука”. Л., 1977.–372 с.
2. Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. Изд-во “Мир”. М., 1978. – 300 с.
3. Вернадский В.И. “Живое вещество и биосфера”. Изд-во “Наука” М., 1994. – 670 с.
4. Грант В. Эволюция организмов Изд-во “Мир” М. 1980. – 397 с.
5. Карташев А.Г. Адаптации животных к хроническим факторам. Lambert, 2014, 260 с.
6. Любищев А.А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов. Изд-во “Наука”, М., 1982, – 277 с.

7. Меерсон Ф.З. Общий механизм адаптации и роль в нем стрессреакции, основные стадии процесса. В кн.: Физиология адаптационных процессов. Изд-во “Наука”, М, 1986 – с.77–119.
8. Покровский В.И. Инфекционные болезни в Российской Федерации.// Терапевт.архив.–1992.– № 11. –С. 3–7.
9. Скулачев В., Скулачев М., Жизнь без старости. Изд. Эскмо. 2013. 256 с.
10. Тимофеев–Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. / Краткий очерк теории эволюции. Изд-во “Наука”, М., 1977, 297 с.
11. Тинберген Н. Социальное поведение животных. Изд-во “Мир” М.,1993, 146 с.
12. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. Изд-во “Наука”, М., 1980, 275 с.