

УДК 581.57*591.524/525

А.К. Малиновський

АДАПТАЦІЇ БІОСИСТЕМ: ПРОБЛЕМИ МЕТОДОЛОГІЇ ДОСЛІДЖЕНЬ

Ключові слова: адаптації, методологія досліджень, стрес, гомеостаз, екологічна ніша, еволюція, стійкість, стабільність.

Надзвичайно широке за змістом поняття адаптації вивчається у різних галузях та наукових напрямках – біології, медицині, соціології, психології, історії і т.д., і, за узагальненим визначенням "адаптація" – це зміни, що ведуть систему до набуття і закріплення у ній антиентропійних процесів, до самовідновлення, стабілізації і подальшого розвитку. Поняття адаптації відображає і специфічні, конкретні форми зв'язку біосистем, які формували у процесі розвитку (еволюції) різні рівні організації.

За обсягом і змістом "адаптація" – поняття міждисциплінарне і складне. Наведені визначення в енциклопедіях, словниках і довідниках характеризуються тавтологічністю, а тому відсутністю вказівок на істотні, специфічні, виділяючі саме "адаптацію" ознаки; охоплення визначенням "адаптація", зазвичай одного, переважно медико-біологічного, меншою мірою – двох-трьох класів адаптацій з набагато більшого числа існуючих; у зв'язку з цим відсутністю коректного визначення взагалі, а тому й відсутністю методології вчення про адаптації загалом [26].

Під адаптацією розуміється здатність будь-якої системи отримувати нову інформацію для наближення своєї поведінки і структури до оптимального стану. Системи адаптивні, якщо за зміни у середовищі або у внутрішньому стані, що спричиняє пониження ефективності функцій, вони реагують змінюючи власний стан або стан середовища за напрямом збільшення ефективності. Таким чином термін "адаптація" постає у трьох аспектах: адаптація як властивість системи пристосовуватись до можливих змін – система адаптації; адаптація як процес пристосування адаптаційної системи – власне адаптація; адаптація як метод, ґрунтований на обробці інформації і пристосований для досягнення певного критерію оптимізації – адаптаційні алгоритми [1].

Загальна теорія адаптації сформульована [16] як необхідність встановлення загальних закономірностей адаптивних процесів на усіх рівнях біологічної організації і встановлення закономірних зв'язків з аналогічними процесами у природі і людському суспільстві. Під адаптацією розуміється сукупність реакцій живої системи (біосистеми), що підтримують її функціональну стійкість – підтримання змінних системи у межах, що забезпечує притаманний їй характер функціонування за зміни умов середовища. Як міру пристосування пропонується використовувати витрати енергії – чим вони менші, тим вища пристосованість. Виділяють такі адаптаційні механізми: організмовий (зміни поведінки, структури або функцій у межах спадкової норми реакції), популяційний (перебудова генотипів і генофондів під контролем природного добору) та власне біоценотичні способи пристосування (явища типу екологічних сукцесій) [28].

Ієрархія біосистем і адаптації

До біосистем належать складні системи різних рівнів організації: біологічні макромолекули, субклітинні органели, клітини, органи, організми, популяції, угруповання, екосистеми. В організації біологічних систем відповідно виділяють рівні: молекулярний, клітинний, організмний, популяційно-видовий, біоценотичний і біосферний; організмний, популяційно-видовий, ценотичний, формаційний та біосферний; біомолекулярний, органельний, клітинний, тканинний, органний, організмний, популяційний, ценотичний та біосферний; молекулярно-генетичний, організмний, популяційно-видовий, біоценотичний, біосферний [8, 27].

Рівні і способи адаптації можуть досліджуватись і аналізуватись у різних аспектах і масштабах, зокрема в аспекті властивостей саморегуляції і самоорганізації. М. Конрад [35] пропонує такі рівні і способи адаптації:

Рівні	Способи адаптації
Угруповання	Пластичність видового складу, заміщення трофічних ланцюгів
Популяція	Зміна чисельності особин, просторовий їхній перерозподіл
Організм	Пластичність онтогенезу
Фенотип	Морфологічна, фізіологічна і поведінкова пластичність
Генотип	Генетична мінливість

Для фітоценозів (біоценозів, екосистем) цілком придатною видається багаторівнева класифікація адаптаційних механізмів управління системи. Відповідно, координація дій тут здійснюється на наступних організаційних рівнях:

1. Організмний – взаємний контроль і взаємодія на рівні макромолекул, мультимолекулярних комплексів, органодів, клітин, тканин, органів, спрямований на підтримання цілісності і виживання організму.

2. Ценопопуляційний – спрямування розвитку ценопопуляції за оптимальним для даної ситуації сценарієм. Структурна і функціональна неоднорідність складу ценопопуляції дає можливість розподілу на адаптаційні підсистеми – групи особин (блоки) або субценопопуляції. Підсистемами ценопопуляції є: а) статеві у дводомних, що включають особини одної статі; б) вікові – в складі яких особини одного вікового стану; в) віталітетні – об'єднують особини однакового життєвого стану [11].

3. Ценотичний – контроль загального розвитку біосистеми, обмеження і спрямування в межах угруповання для підтримання його стійкості і стабільності.

Залежно від ефективності та дієвості механізмів адаптацій, що у підсумку призводять до саморегуляції, які працюють на всіх рівнях, система набуває характерних ознак – формується структура системи. До найголовніших властивостей ценопопуляцій Ю.А. Злобін [11] відносить: складність, яка полягає в характері набору елементів (особин) в ценопопуляції та особливостях взаємодії між ними з урахуванням щільності мережі зв'язків елементів; різноманітність, що визначається якісною неоднорідністю елементів в межах ценопопуляції; цілісність, яка забезпечує внутрішню організованість та взаємозалежність елементів з розподілом її на структурну і функціональну цілісність; стійкість, що виявляється у збереженні

ценопопуляції за дії несприятливих чинників. У такому контексті головний зміст адаптації постає як сукупність процесів у системі, які забезпечують збереження її функцій у стосунку до середовища. Якщо структура системи забезпечує їй нормальне функціонування у певних умовах середовища, таку систему слід вважати адаптованою до таких умов. На цій стадії утворюється динамічна рівновага, за якої зміна усіх параметрів перебуває у межах норми. Визначення і трактування поняття "адаптація" подано у різноманітних довідкових матеріалах, словниках, статтях і монографіях [3, 9, 12, 13, 23, 29, 33, 36, 39, 41 і т.д.].

1. Концептуальні вихідні положення

- Поняття "адаптації" можливо розділити за двома визначеннями: у широкому – адаптація ґрунтується на еволюційному принципі, що враховує сам генезис явища адаптації, і вузькому – відображає тільки онтогенетичний аспект.
- Адаптація біосистем до змін умов середовища починається зі стресових реакцій, тобто реакцій загально захисного характеру – різними засобами, витратами, ресурсами компенсувати критичні зовнішні впливи.
- Адаптація біосистем до змін умов існування – постійний процес спричинений як природними, так і антропогенними чинниками.
- Адаптація розглядається не тільки як властивість живих систем реагувати на зміни середовища існування, але й властивість цих систем активно впливати, змінювати і перетворювати саме середовище.
- Реакції організму на зміни умов існування розділяють умовно на два типи: специфічні і неспецифічні. Стрес – неспецифічна адаптивна реакція на багато чинників, прояв якої Г. Сельє назвав "загальним адаптаційним синдромом". Чим більше чинників викликають дану реакцію, тим вона неспецифічна, чим вужчий клас таких впливів – тим більше реакція специфічна [25]. Стрес відіграє важливу роль у становленні адаптації.
- Адаптація, sukcesія і еволюція можуть розглядатись як моделі один одного [6]. Усі три процеси спрямовані на покращення пристосованості біосистем до умов існування, проте істотно різняться за часовими параметрами і межами змін. Адаптація обмежена можливостями біосистеми до адаптаційних змін, sukcesія додає варіації за рахунок зміни існуючих популяцій і видів, еволюція охоплює майже необмежений потенціал спадкової мінливості.
- Запропонована адаптаційно-компенсаторна концепція пристосування біосистем (від клітини до біосфери), у якій реакції, спрямовані на зміну структури і функцій визначаються як адаптивні, а спрямовані на збереження структури і функцій – як компенсаторні [5]. За зміни середовища, що спричиняє порушення структури і функцій, насамперед, діють компенсаторні реакції, при тому розвивається процес, спрямований на збереження (відновлення) структури і функцій зруйнованих елементів і системи загалом.
- Фенотипічна адаптація – часто супроводжується глибокими структурними неспадковими змінами організму і у поєднанні зі спадковими змінами формують індивідуальний образ біосистеми. Спрямування процесів пристосування – послаблення і упередження негативного впливу середовища на біосистему. На цьому ґрунті виробилось поняття "адаптації як сукупності морфофізіологічних

змін організму, спрямованих на збереження відносної постійності його внутрішнього середовища – гомеостазу" [7]. У міру формування стійкої адаптації порушення гомеостазу поступово зникають.

- Адаптаційний ресурс (фактори-ресурси). Моделі факторів-ресурсів для організму (популяції) під впливом негативних чинників ґрунтуються тому, що: 1) існує певний ресурс (ресурси), який спрямовується на нейтралізацію негативних чинників; 2) Дослідження процесів оптимального розподілу ресурсів може пояснити деякі аспекти адаптацій. Найпростіший спосіб – коефіцієнт розмноження, встановлення чинників, що призводять до його змін. "Закон мінімуму" Ю. Лібіха – темп росту залежить від тих елементів живлення, які присутні і доступні у мінімальній кількості, більш узагальнено – існування популяції визначається, насамперед, тими чинниками, котрі найбільш відхиляються від оптимуму, наприклад, мінімізація у потребі в цинку у рослин, що зростає в умовах затінення тощо [20].
- Різноманітність процесів у біосистемах вищих ієрархічних рівнів (фітоценоз, біоценоз, біогеоценоз, екосистема) можливо розділити на дві категорії: 1) процеси, що не виводять систему зі стаціонарного стану, а також процеси, які заміняють одну систему іншою, існуючою як і перша, у стаціонарному стані – сукцесії, за яких видові популяції і типи функціональних зв'язків між ними закономірно і періодично змінюють один одного. Такі сукцесійні процеси адаптивні, можуть проходити безкінечно довго, з різною тривалістю субциклів, за умови постійності зовнішніх до системи умов, а середовище володіє властивостями самовідновлення; 2) власне процеси еволюції біосистем, принципово відрізняються від сукцесій ациклічністю і незворотністю змін макро- і мікрохарактеристик системи, досягнення нового стійкого стану. Головна ендогенна причина нового стану системи – поява нових, більш конкурентоздатних видів [15].
- Внутрішньопопуляційна різноманітність – наслідок адаптації до конкретних умов. Чим ширша різноманітність, тим менша вірогідність вироблення нових адаптацій. Втрачені за тимчасових змін середовища морфи – компоненти збалансованого поліморфізму – здатні відновлюватись за припинення несприятливого впливу, що призвів до їхнього зникнення, що додатково підвищує еволюційну стабільність [24].
- Життєві стратегії слід розглядати як адаптаційні способи виживання і підтримання стабільності популяцій в угрупованні (екосистемі). Зміна первинних стратегій (K, S, R) і набуття вторинних стратегій (RK, RS, SK, KRS) може розглядатись як адаптаційна реакція на зміни середовища
- За стратегіями адаптацій можливий й спрощений поділ на "генералістів" і "спеціалістів". Загалом поліморфізм популяції відображає її стаціонарний стан, який формується декількома стратегіями адаптацій, що підтримує і підвищує її стійкість. Таке розуміння близьке до уявлень про те, що внутрішньопопуляційна різноманітність є чинником стабільності.
- Існування декількох стратегій підвищує вірогідність збереження морфологічної різноманітності (у контексті стратегії охорони біорізноманіття – збереження морфологічної різноманітності популяцій) за зміни умов середовища. Зміна значення співвідношень "генералістів" і "спеціалістів" призведе до того, що

бувши генералісти ставши спеціалістами і (або) навпаки, будуть зберігатись у популяції. Поліморфізм – явище групової адаптації, наслідок еволюції, а тому питання – чи можливе відновлення морф що зникли після зняття чинника, який призвів до її елімінації?

- Розселення, захоплення нових **екологічних ніш** і адаптація до нових ніш призводить до диференціації первинної популяційної системи, формування нової популяційної системи виду – зростання внутрішньопопуляційної різноманітності з подальшим морфоутворенням, що супроводжується зростанням фенотипічної різноманітності, а у перспективі – до утворення нових форм, підвидів і видів.
- Зменшення/збільшення розмірів індивідів і зміна поведінки при зростанні/спаданні щільності має адаптивне значення, дозволяє підтримувати чисельність за змін середовища. Стабілізуючи чисельність популяції, такі пристосування є прикладом від'ємних зворотних зв'язків. Відносність їхня проявляється у тому, що зрівноважений стан між середовищем і популяцією ніколи не настає і добір призводить до вироблення спадкових адаптацій. При цьому від'ємні зворотні зв'язки змінюються позитивними.
- Зміни вікової (статевої) структури популяції і темпів (інтенсивності) розмноження мають адаптивний характер. Це від'ємні зворотні зв'язки, що стабілізують популяцію. Через постійний стан нерівноваги між популяцією і середовищем (насамперед, через інерцію біосистем, т.з. "ефект запізнювання"), плодючість (продуктивність) корегує природний добір, підтримуючи максимальну живучість потомства.
- Адаптація ґрунтується на відборі фенотипів, а з ними і онтогенезів. Процес створення фенотипів як цілісних систем – не тільки нагромадження адаптивних рис і елімінація певних особин, але й добір на найбільш стійке відтворення адаптивної норми в онтогенезі. Тому становлення нового фенотипу включає дві сторони: його появу і перебудову механізмів його формування, які забезпечують цю появу все більш незалежною від порушуючих чинників; другий процес йде неперервно услід за першим і забезпечується генетичною неоднорідністю популяції одного фенотипу. Шляхом добору змінюються онтогенези у середині популяції, онтогенези стають однотипними.
- Нова елементарна ознака як ступінь у розвитку нової адаптації, спочатку створюється добром як адаптивна модифікація попередньої норми, реалізується тільки у тих умовах середовища, де вона має селективну перевагу.
- Адаптивна модифікація є продуктом добору (а не прямого пристосування), її генетичне "закріплення" означає перетворення варіанту адаптаційної норми у безумовну норму, а не перехід набутої зміни у спадкову. Ознаки діляться не на спадкові і набуті, а на стійкі до зовнішніх змін і залежні від них. Проте не зрозуміло, на чому ґрунтується необхідність модифікаційного етапу у становленні елементарних адаптацій.
- Завдяки мінливості темпів онтогенезу в популяції завжди присутні групи особин, що зберігають свою пристосованість незважаючи на флуктуації середовища (завдяки цьому популяція зберігається, нові адаптації не виникають). Кожна стадія онтогенезу може адаптаційно змінюватись під прямою дією добору, при тому не порушуючи нормального проходження наступних стадій.

- Преадаптації – еволюційні ознаки, які на початку не мали виразної пристосувальної цінності, але котрі дають особині (популяції, виду, фітоценозу, біогеоценозу, екосистемі) можливість виживання за зміни умов середовища. Генетичним механізмом преадаптації є нагромадження прихованого резерву спадкової мінливості у процесі мутацій. "Ефект Болдуїна" – один з можливих шляхів формування адаптацій шляхом перетворення в норму певної часткової реакції, яка у нових умовах набула пристосувального значення [32]. Для цього потрібно не спрямованість мутаційного процесу, а дія стабілізуючого добору.
- Зазвичай вважається, що адаптогенез починається з певних генетично зумовлених змін, завдяки чому й досягається стійкість. Адаптогенез як процес адаптації – відбір серед генетично неоднорідних особин і може проявлятися, принаймні фенотипічно, як: 1) модифікації за екстремальних зовнішніх впливів, з наступною дестабілізацією індивідуальних феногенезів; 2) проявляється у звичайних умовах розвитку.
- Філогенетична адаптація – процес, що триває протягом життя багатьох поколінь, тому **гомеостаз** конкретного організму є наслідок філогенетичної адаптації.
- Адаптаційний потенціал виду – міра пристосувальних можливостей у мінливих умовах довкілля, визначається як сукупність адаптацій що проявляються в популяціях у різних частинах ареалу і за різних умов середовища.
- Ступінь цілісності біосистеми – відображає ступінь (рівень) її адаптованості.

2. Адаптація біосистем вищих рівнів (фітоценоз, біоценоз, екосистема) – компенсаторні механізми

Видова структура біосистеми вищих рівнів (фітоценоз, біоценоз, екосистема) найбільш чутлива до змін і першою реагує на збурення, тоді як уся матеріально-функціональна матриця біосистеми ще не зруйнована і не втратила стійкості. У такому стані біосистема залишається достатньо пружною і тимчасова утрата її елементів відновлюється (ультрагомеостаз за А.Д. Арманд). Компенсаторним механізмом може бути часткове або повне заміщення видового складу з домінуванням компонентів більш толерантних до певної дії, що спостерігається за вирубування, випасу, рекреації і т.д. Деструкція біосистем, спричинена впливом чинників що поза нормою реакції, має три рівні:

1. Втрата біорізноманіття і втрата первинного типу. Загальна чисельність видів при цьому може не змінюватись або збільшуватись за рахунок інвазійних, внаслідок втрати замкнутості і цілісності, і утворенні вакантних ніш. На цьому рівні можуть діяти адаптаційні механізми, що спрямовані на стабілізацію адекватну новим умовам.

2. Руйнування і початок розпаду первинного типу і можливий перехід у новий морфологічний стан, проте зберігається ймовірність відновлення первинного типу, наприклад, пригнічення дигресивних домінантів, які створюють принципово новий тип ценобіотичних стосунків.

3. Розпад – глибока трансформація екотопу, принципова неможливість відновлення первинного типу, наприклад, зміна гідрологічного режиму унаслідок вирубки, що унеможливило відтворення не тільки первинного типу лісу, а й лісу загалом і т.д.

Стійкість і кризи біосистем можна розглядати у межах флуктуаційних змін їхнього стану і структури. Вихід за межі флуктуаційних змін (за межі циклу) означає неможливість повернення до первинного стану, а інколи і до самовідновлення. Така флуктуаційна динаміка біосистем є одним з найважливіших преадаптаційних механізмів їхньої стабілізації.

Для визначення спрямованості змін необхідне розуміння рівнів функціонування систем, фізіологічних резервів регуляторних механізмів і ступеня напруги регуляторних систем. Ступінь адаптаційної напруги характеризує "ціну адаптації" біосистеми до умов середовища. Нестача механізмів адаптації означає зниження надійності біосистеми, розвиток нової форми життєдіяльності – зміни структури і функцій.

Стійкість будь-якої біосистеми може забезпечуватись балансом альтернативних стратегій регуляції життєдіяльності – пасивної і активної. Перша – стратегія економічності, полягає у пониженні активності і функціональних енергозатрат, пріоритетна за умов дефіциту зовнішньої енергії – анабіоз, зимова сплячка, стан спокою тощо. За екстремальних змін середовища (лісові пожежі) насіння багатьох видів рослин не проростає одночасно, утворюючи ґрунтовий банк насіння більшості популяцій квіткових рослин, спори характерних для цього типу лісу бактеріофлори і мікобіоти. Друга – стратегія перебудов (трансформації, реструктуризації функцій, структурно-функціональні зміни) і адаптації до нових умов.

Непостійність середовища, існування періодичних змін у ньому, циклічність змін зумовлюють необхідність чергування стратегій життєдіяльності, а тривала перевага однієї стратегії збільшує вірогідність втрати **стійкості системи**.

Поняття стійкості і стабільності дискусійні, трактуються неоднозначно. Більш виробленими є уявлення про **лабільність**, як адаптаційну здатність біосистеми до швидкої перебудови внутрішньої структури і можливість самовідновлення, і про **пластичність**, як здатність змінювати співвідношення структурно-функціональних параметрів за принципової незмінності структурно-функціональної організації загалом. Первинною реакцією біосистеми на несприятливі зміни є пластичність, потім – перехід до лабільності.

Найвища стійкість притаманна біосистемам з високим рівнем видової і екобіоморфологічної різноманітності, зі складною багатоярусною структурою, що є перепоною для проникнення інвазійних видів, наприклад, клімаксові угруповання формації *Pineta mugo*.

Системний аналіз стійкості біосистем різного ієрархічного рівня вказує на спільні засади їхньої тимчасової організації, енергетичні та ентропійні механізми їхнього розвитку. Загальні принципи хронодіагностики і управління біосинтетичними процесами у клітині, виявилось можливим застосовувати для хронодіагностики стану біогеоценозу і біосфери загалом, корекції станів за принципами усунення десинхронозів – порушень часової гармонії процесів між їхніми системами і елементами. Наприклад, стійкість водної екосистеми може бути збільшена на порядок тільки за рахунок регульованої синхронізації антропогенних забруднень з сезонними і добовими ритмами біологічного самоочищення за того ж обсягу річних забруднень. Хронобіологічне прогнозування біоценотичних і біосферних процесів придатне для тривалих відтинків часу і, що важливе, під час планування господарської діяльності [10].

3. Адаптація і гомеостаз

Завдяки процесу адаптації, що обіймає не тільки оптимізацію функцій організму, але й підтримання збалансованості у системі "організм-середовище", досягається збереження гомеостазу. Процеси адаптації активуються за умови, коли у такій системі виникають істотні зміни, забезпечуючи новий гомеостатичний стан, що супроводжується оптимізацією функцій. Оскільки біосистеми і середовище перебувають у динамічній нестійкій рівновазі, їхні стани змінюються постійно, відповідно постійно проходять процеси адаптації.

Адаптація організму – перетворення фізіологічних процесів за напрямом притаманного їм гомеостазу за змінних умов середовища. Адаптація (з позицій фізіології) – процес підтримання такого функціонального стану гомеостатичних систем і організму загалом, який забезпечує його збереження і розвиток у змінених умовах середовища.

Основою концепції гомеостазу стало положення про збереження внутрішніх життєвих функцій біосистем, їхня відносна незмінність і постійність у широкому спектрі мінливості зовнішніх умов. Проблематика гомеостазу охоплює дослідження широкого кола теоретичних і практичних питань, зокрема, встановлення місця (значення) гомеостатичних властивостей біосистем і співвідношення з іншими життєвими характеристиками і явищами – зв'язок гомеостазу з процесами еволюції, адаптації, самозбереження, оптимальністю тощо; формалізація концепції гомеостазу на різних рівнях організації біосистем, тобто ієрархія гомеостазу; розроблення концептуальних моделей і підходів у вивченні гомеостатичних властивостей біосистем.

У сучасному трактуванні гомеостаз – це відносна постійність внутрішнього середовища біосистем різного організаційного рівня у процесі їхнього функціонування за наявності зовнішніх і внутрішніх збурень. Під поняття гомеостазу потрапляють багато інших властивостей біосистем, пов'язаних з їхнім самозбереженням: стійкість, стабільність, надійність, лабільність, пружність тощо.

У працях з фізіології часто застосовується поняття "постійність функцій", при тому ця постійність розглядається паралельно (іноді як синонім) з постійністю внутрішнього середовища. Проте переважаючою ідеєю концепції гомеостазу є гнучка, реагуюча на зміни зовнішнього середовища **постійність станів, а не процесів**. Пояснюється це тим, що функція (функції) біосистем не постійні. Зі зростанням рівня організації урізноманітнюються і ускладнюються процеси життєдіяльності, а відповідно мінливішим і гнучкішим стає її функціонування. Біосистема активно реагує на зміни середовища, вибірково змінює свої функції, замінюючи одні іншими, варіює і її поведінка. Якщо можна говорити про постійність функцій біосистеми – то швидше тільки про постійність області цих функцій – атрактора, про стабільні можливості системи, про збереження однакових реакцій на однакові дії. Таким чином "гомеостаз" не означає постійність властивостей біосистеми, а певну сукупність механізмів, що забезпечують стійкість біосистем. Ця особлива стійкість не характеризується стабільністю процесів, вони постійно змінюються, проте у певних, ймовірно досить вузьких, межах – постійність-змінність або мінливість.

Будь-який тип адаптації утворюється на основі **різноманітних механізмів гомеостазу** – локальних, системних або на рівні цілісного організму [7, 18], ґрунтуючись на тому, що гомеостаз означає не тільки певну постійність різних фізіологічних констант організму, але й процеси адаптації і координації фізіологічних процесів, які забезпечують цілісність біосистеми як за звичних, так і за змінених умов.

Сьогодні поняття "гомеостаз" застосовують у біоценології (підтримка постійності складу і чисельності особин), генетиці, кібернетиці, психології, соціології [7, 17]. Гомеостаз притаманний будь-якій біосистемі, що функціонує у діапазоні змінних, визначаючих і обмежуючих її сутність.

Основа гомеостазу – активація механізмів зворотного зв'язку, реакція системи на зовнішні впливи. Від'ємні зворотні зв'язки, компенсуючи зовнішній вплив, власне і підтримують гомеостаз, тоді як позитивні зворотні зв'язки, які погіршують стабільність системи, сприяють процесам, що інтенсифікують природний добір. Існує певне протиріччя між тенденцією до стабільності (збереження гомеостазу), посилення від'ємних зворотних зв'язків, і тенденціями до пошуку нових, раціональніших способів використання зовнішньої енергії і речовини, тобто укріплення позитивних зворотних зв'язків [30].

Живий організм – ультрастабільна система, яка здійснює активний пошук найбільш оптимального і найбільш стійкого стану, що й виражається в адаптації – утриманні змінних параметрів у певних фізіологічних межах за зміни умов існування [7]. Ультрастабільність біосистем, та й будь-яких систем загалом, підтримується численними зв'язками підсистем нижчих ієрархічних рівнів. Припускаючи, що усі біосистеми гомеостатичні на різних рівнях організації можна говорити про ієрархію гомеостатичних процесів – участь механізмів гомеостазу нижчого рівня у формуванні гомеостазу біосистеми вищого рівня.

Таким чином, гомеостаз – здатність відкритої системи до саморегуляції, збереження постійності внутрішнього стану шляхом координованих реакцій, спрямованих на підтримання динамічної рівноваги, може розглядатись також як намагання системи до відтворення, відновлення втраченої рівноваги, переборення негативного впливу зміненого середовища. Показники гомеостазу мають певну свободу (норми реакцій) і перебувають у динамічному рівноваженому стані зі змінними флюктуючими умовами зовнішнього середовища. Ці дві умови і забезпечують існування організму – властивість протистояти і прагнення до рівноваги з середовищем.

Адаптація – позитивна і негативна сторона гомеостазу, оскільки може бути оптимальною, неоптимальною і навіть шкідливою – порушення загальної життєздатності біосистеми унаслідок адаптації до конкретних чинників.

4. Адаптогенні чинники. Стрес-чинники

Стрес – стан напруги, що виникає в біосистемі під впливом сильної дії (реакція напруги), покликаної мобілізувати захисні сили, введений Гансом Сельє у 1936 р. Зміни, що виникають в організмі у стані стресу, названі Г. Сельє загальним адаптаційним синдромом тому, що його виникнення пов'язане зі зміною загального стану організму: адаптаційним – тому, що він сприяє переборенню негативного

впливу надзвичайних подразників і підвищує на певний час неспецифічну резистентність організму; синдромом – через взаємозв'язок явищ, що при цьому відбуваються.

Стрес – неспецифічна відповідь організму на будь-яку зовнішню незвичну дію [25]. Значення стресу полягає у збільшенні можливостей організму пристосовуватись до зміни умов чи несприятливих чинників. Поняття стресу використовується у різних наукових напрямках, дисциплінарних і міждисциплінарних дослідженнях – біології, медицині, психології, фізіології, демографії, політології, юриспруденції тощо. В узагальненому вигляді стрес визначають як природну реакцію (з пристосуванням) біосистеми на зміни у довкіллі.

Чинники, дія яких призводить до виникнення адаптацій, визначені як стрес-чинники [25], або екстремальні чинники. Екстремальними можуть бути не тільки окремі впливи на біосистему, але й зміни умов існування загалом. В умовах антропогенної трансформації середовища, прямого або опосередкованого впливу (забруднення повітря, потепління клімату тощо) ці чинники у різних формах і різної інтенсивності присутні повсюдно.

За механізмами впливу такі чинники можна, достатньо умовно, розділити на нейтральні і дестабілізуючі стан системи. Дестабілізуючі чинники розглядаються як тривало діючі або такі, що істотно відрізняються від норми впливу будь-якого походження, можуть порушити структуру і функції біосистеми. Окрім того, ймовірно, що розвиток адаптацій, вдосконалення або набуття нових пристосувань за якимось одним параметром може понизити рівень пристосування за іншим. Зазвичай, очевидно, відбувається комбінована дія стрес-чинників. Стрес-чинники, впливаючи комплексно на біосистему, різняться за походженням, інтенсивністю, тривалістю, періодичністю, впливом на біосистему загалом або вибірково на окремі її елементи. Прогнозувати ефекти такої сукупної дії надзвичайно складно (якщо можливо взагалі).

Реакція рослин на стрес-чинники зазвичай комплексна, включає як неспецифічні (спільні для різних стресорів), так і специфічні компоненти. До неспецифічних належать підвищення проникливості і деполаризація клітинних мембран, підвищення вмісту у цитоплазмі іонів кальцію, вихід іонів калію з клітин, збільшення в'язкості цитоплазми, синтез особливих "стресорних" білків, загальмовування росту і поділу клітин, посилення дихання, загальмовування фотосинтезу, збільшення продукції гормонів стресу – абсцизової і жасмонової кислот, етилену. Усього нараховується до 20 неспецифічних ознак стресу у рослин [22].

5. Екологічна ніша

У реальних умовах вид (популяція, особина) займають значно меншу, так звану реалізовану нішу, яка є відображенням існуючого стану (місця) виду (популяції, особини) в екосистемі. **Власне існування незаповнених ніш створює можливості для розвитку адаптацій, еволюційних процесів та еволюції загалом.** Узявши за основу опис екологічної ніші, що реально зайнята біосистемою, володіючи достатньою інформацією щодо типів морфології, фізіології, поведінки, потребах у ресурсах, конкурентоздатності тощо, і додаючи або змінюючи комбінації параметрів середовища можна, з певними застереженнями, змоделювати гіпотетичну множину

потенційних ніш, а відтак ймовірно виникнення нових адаптацій. Моделювання ускладниться ще й тим, що сам організм у взаємодії з середовищем створює власну нішу – зміни середовища адаптують організми до певного комплексу умов середовища, а умови середовища змінюються під впливом еволюції самого організму.

Будь-які, навіть незначні зміни умов середовища призводять до зміни умов існування і запуску адаптаційних механізмів. Відповідно до інтенсивності змін, ніша буде трансформуватись, за одним або багатьма параметрами середовища, що супроводжується змінами самої біосистеми. Важливим є синхронність/асинхронність швидкості зміни середовища – швидкості адаптованості (приспособленості до швидкості змін). Непоспівання за змінами умов через недостатність запасу генетичної мінливості, необхідної для запуску механізмів природного добору, призведе до вимирання виду. З цього погляду види утворюються тоді, коли кожна з популяцій одного виду, прагне зберегти відповідність з середовищем, а ці середовища змінюються за різними напрямками протягом певного часового відтинку.

Еволюційна біологія загалом і ґрунтується на інтерпретації різноманітних адаптаційних процесів, виходячи з того, що кожен аспект морфології, анатомії, фізіології, поведінки виробляється природним добром у відповідь на зміну умов середовища. Для того щоб довести, що певна ознака оптимально вирішує дану конкретну проблему, яка виникла зі змінами умов існування, необхідно встановити і ознаку і проблему, співвідношення з іншими ознаками, причинами і наслідками, виявити кореляційні залежності.

Відмінність ніш, котрі зайняті різними популяціями одного виду, проявляється у зміні структури популяцій, її морфометричних параметрів – розмірів особин, запасів біомаси і, зокрема, її функціонального розподілу й витрат на процеси росту, розвитку і поновлення. Тобто, утворення певного популяційного фенотипу супроводжується формуванням характерної для нього екологічної ніші. Встановлено, що для ценотичної популяції, поряд з морфометричними і демографічними особливостями, функціональний розподіл біомаси часто є унікальним, тобто формується специфічна для певних умов екологічна ніша [19].

Адаптації спрямовані не лише на повніше освоєння існуючих ніш, але й на формування нових ніш, чим забезпечується ефективніше використання ресурсів. Конкуренційні відносини призводять до появи нових трофічних ланцюгів, зміни стратегії популяцій щодо просторового розподілу, сезонного розвитку, зміни життєвих форм, біоморф тощо. Таким чином відбувається формування нових популяцій та екосистем. Відповідно, на темпи еволюції чинить істотний вплив потенціал можливостей популяцій формувати більшу чи меншу чисельність екологічних ніш.

Динаміка екологічної ніші може мати як флуктуаційний характер, так і бути чітко спрямованою. Найчастіше флуктуації є наслідком короткотривалих зворотних змін параметрів середовища, які спричинені дією зовнішніх чинників як природного, так і антропогенного походження. При цьому можливі різні сценарії перебігу флуктуації екологічних ніш: склад і структура угруповання можуть залишатись незмінними, проникнення нових видів відсутнє або період їхньої присутності в угрупованні нетривалий. В іншому випадку відбуваються незначні зміни складу та структури угруповання, тобто флуктуаційні коливання не проходять безслідно.

Істотні структурні перебудови можливі внаслідок масштабних екологічних змін або антропогенного впливу.

6. Адаптація і еволюція

Поняття адаптації, запроваджене Ч. Дарвіним у теорію еволюції, розуміється як варіації, які сприяють виживанню особин за конкуренції з іншими організмами, в умовах змін середовища сприяють виживанню і розмноженню і, таким чином, зберігаються (боротьба за існування – за обмежений ресурс). Адаптованість як наслідок природного добору сприймається як певний відносний стан. Висока чисельність може бути швидко нівельована інвазією іншого виду, зміною умов існування. Підвищена відносна адаптованість може призвести до природного добору (спричинити, стимулювати природний добір), проте природний добір не обов'язково призводить до адаптованості (наприклад, збільшення насінневої продуктивності популяції за сильної конкуренції і за несприятливих умов – компенсується непроростанням або загибеллю насіння, не вплине на чисельність, і навпаки, певна зміна умов, без збільшення насінневої продуктивності, призводить до ефективнішого використання ресурсів, що у підсумку призведе до зростання чисельності).

Внутрішньовидова різноманітність на усіх рівнях, від індивідуальної мінливості до екоелементів і вищих рівнів, має значення не тільки як матеріал і етап еволюції, але й як протидіючий їй чинник [24]. Обидві сторони популяційної різноманітності виду не протиставляються, а взаємно доповнюють один одного.

Поки вид здатен реагувати на спрямовані або циклічні зміни завдяки своїм адаптаційним потенціям – нові адаптації виникати не будуть. Тільки тоді, коли внутрішньовидова різноманітність неспроможна підтримувати чисельність (порушена стійкість популяції), тоді мінливість з чинника еволюційної стабільності стане матеріалом еволюції і еволюційний стазис зміниться виробленням адаптацій до нових умов. Додатковим чинником, що захищає вид від локальних, короткотривалих і циклічних змін середовища, час впливу яких менше тривалості стазису певного виду, є здатність індивідуальної мінливості і морф поліморфізму відновлюватись після припинення збурювальної дії. Не кожна індивідуальна мінливість сприяє еволюційній стабілізації.

Розрізняють два типи еволюції – когерентну і некогерентну [14]. Когерентна відбувається у клімаксових екосистемах з високим рівнем цілісності, де за допомогою різноманітних обмежуючих і управляючих механізмів встановлюються обмеження на мінливість популяцій. Така екосистема еволюціонує як єдине ціле, протиставляючи різноманітності середовища різноманітність власних реакцій що, у підсумку, призводить до спеціалізації популяцій. У клімаксовій екосистемі зміни торкаються тільки пізніх стадій онтогенезу; онтогенетичні мутації на початкових стадіях спричиняють істотні морфофункціональні зміни, котрі елімуються. Як наслідок – відносна стабільність співвідношення "генотип-фенотип", відсутність або різке зменшення мутацій, усі процеси зводяться до дроблення і ущільнення екологічних ніш, ймовірна поява нових рас і заміщуючих видів.

Руйнація клімаксової екосистеми призводить до ослаблення ценотичного контролю, розбалансовується упаковка ніш – ніші стають менш щільними, знімається обмеження на селфінг популяцій. Зростання коливання чисельності збільшує

значення випадкових чинників. У підсумку популяційні зміни руйнують функціональні зв'язки, розпад екосистеми набирає характер ланцюгової реакції – елімінуються найбільш адаптовані (у розумінні спеціалізовані) популяції (види), звільняються екологічні ніші, створюються умови для некогерентної еволюції. Відбувається загальна дестабілізація системи – зміни в онтогенезі видів, що призводить до зростання мінливості, за таких умов підвищується ймовірність появи нових адаптаційних властивостей у популяції (видів). Окрім того в систему потрапляють неспеціалізовані (піонерні) види, що до руйнації в екосистемі були відсутні або перебували на периферії. Піонерні види займають численні порожні (потенціальні) ніші, адаптація до яких призводить до появи нових спеціалізацій на морфологічній та генетичній основі.

Виділяють три причини еволюційної стабільності популяцій і видів [24]: 1) збереження адаптивного значення, тобто оптимальної функціональної відповідності середовищу тих чи інших ознак. За умови збереження такого співвідношення діє стабілізуючий добір і ознака залишається незмінною, тобто збалансований поліморфізм як групова адаптація ; 2) урівноваження протидіючих один одному векторів добору, за якого посилення за одним напрямом протидіє посилення добору у іншому (інших напрямках) і найважливіше – 3) внутрішньопопуляційна різноманітність, що постає перешкодою у формуванні нових адаптацій. Адаптація зміщує параметри біосистеми за тим напрямом, куди б був спрямований добір за відсутності адаптації.

Висновки

Аналіз адаптованості біосистем потребує поглибленого знання і розуміння об'єкту дослідження і має розглядатись, принаймні, за напрямками:

1. збільшення, зменшення або підтримання чисельності через різні адекватні змінам умов форми;
2. гомеостатичні механізми;
3. кореляція параметрів, алометрия або нерівномірний (диференціальний) ріст.

Для отримання кількісних характеристик адаптації введені ентропійні показники стану біосистеми, котрі оцінювали не абсолютні значення фізіологічних чи будь-яких інших характеристик організму, а тенденцію їхніх змін за дії зовнішніх чинників і умов [2]. Обґрунтовано поняття "адаптаційних стратегій" і встановлені основні механізми – адаптивний, компенсаторний, адаптивно-компенсаторний і дизадаптивний.

Стійкість біосистем вищих рівнів (фітоценоз, біогеоценоз, екосистема) у збереженні біорізноманіття може розглядатись як адаптація. Серед численних гіпотез щодо характеру зв'язку екосистемних функцій і біорізноманіття [31], Є.Н. Букварьова і Г.М. Алещенко [4] виділяють такі основні:

а) види частково функціонально дублюють один одного. За великого числа видів екосистемні функції мало змінюються при вилученні (додаванні) видів, так як види що залишилися продовжують виконувати функції втрачених. У міру подальшої втрати зростає погіршення функціонування, що підтверджується експериментальними дослідженнями [35, 40];

б) види функціонально унікальні, вилучення (додавання) яких суттєво впливає на екосистемні функції (залежність наближається до лінійної);

в) ключові види – втрата яких одразу істотно порушує функціонування системи.

За зміни середовища адаптивні тренди біосистем будуть спрямовані на підвищення внутрішньопопуляційної різноманітності, зниження видової різноманітності, зниження сумарної постійно підтримуваної біомаси. Саме збільшення внутрішньопопуляційної різноманітності, зростання народжуваності та зменшення смертності можна розглядати як механізми адаптації до зміни середовища. Такі механізми очевидно будуть працювати на рівні клонів, ценопопуляцій, популяцій, а на рівні угруповань – за рахунок заміни однієї популяції іншою.

У формуванні адаптацій, аналізі й інтерпретації даних необхідно враховувати причинно-наслідкові параметри:

- чи одночасні причина і наслідок (адаптація), чи вони розділені часовим інтервалом, тобто чи має місце ефект запізнення? Якщо причина і наслідок одночасні, або, принаймні, перекриваються в часі, тоді як наслідок впливає на причину. Іншими словами "проблема зворотного зв'язку" – вплив наслідку на причину, сформована адаптація може впливати на середовище;
- однозначність/неоднозначність причинно-наслідкових стосунків. Чи одна і та ж причина спричинює один і той же наслідок, чи одна причина може спричинити будь-який наслідок з багатьох потенційно можливих. Чи може один і той же наслідок бути породженим декількома причинами?
- проблема зв'язку причини та умов. Чи може за певних обставин причина стати умовою, а умова причиною? Як встановити "критичну масу умов", за яких формується причина.

Необхідна оцінка і класифікація стрес-чинників, які можуть різнитись, наприклад, за періодичністю (випадкові, постійні, тимчасові), інтенсивністю (сильні, слабкі, середні), походженням (антропогенні, кліматичні, ценобіотичні і т.д.), одно- і (або) багатофакторні тощо. Потребує розробки поняття гомеостазу стосовно біосистем різних ієрархічних рівнів, методології комплексної оцінки структурно-функціональної організації біосистем у оптимальних умовах, умовах помірного та сильного стресу, методів встановлення компенсаторно-приспосувальних перебудов у структурі біосистем при стресах і змінах умов існування спричинених антропогенним впливом, вироблення критеріїв оцінки адаптаційного потенціалу на основі факторного і комплексного аналізу у процесі узагальнення закономірностей, специфіки і особливостей адаптацій біосистем, створення інваріантних та узагальнюючих моделей адаптаційних перебудов біосистем.

1. Акофф Р., Эмерли Ф. О целеустремленных системах. – М.: Советское радио, 1974. – 272 с.
2. Берестнева О.Г., Пеккер Я.С. Влияние скрытых закономерностей в сложных системах // Изв. Томск. политех. ун-та. – 2009. – Т. 315, № 5. – С. 138-143.
3. Биологический энциклопедический словарь. – 2-е изд. – М.: Сов. энцикл., 1989. – 864 с.
4. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия биосистем и стратегия управления биоресурсами // Материалы 4-й междунар. конф. фак-та гос. управл. МГУ им. М.В. Ломоносова (24-26 мая 2006 г.). – М., 2006 – С. 204-210.
5. Воложин А.И., Субботин Ю.К. Адаптация и компенсация – универсальный биологический механизм приспособления. – М.: Медицина, 1987. – 176 с.
6. Горбань А.Н., Манчук В.Т., Петушкова Е.В. Динамика корреляций между физиологическими параметрами и эколого-эволюционный принцип

- полифакториальности // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеоиздат, 1987. – Т. 10. – С. 187-198.
7. Горизонтов П.Д. Гомеостаз. – М.: Медицина, 1981. – 576 с.
 8. Дидух Я.П. Популяційна екологія. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
 9. Екологія: Тлумачний словник. – К.: Либідь, 2004. – 376 с.
 10. Загускин С.Л. Биоритмологическое биоуправление // Хронобиология и хрономедицина; 2 изд. / под ред Ф.И. Комарова и С.И. Рапопорта. – М.: Триада-Х, 2000. – С. 317-328.
 11. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
 12. Ильичев В.Г. Адаптация параметров в моделях популяций // Журн. общ. биол. – 2005. – 66, № 2. – С. 171-179.
 13. Иорданский Н.Н. Некоторые проблемы эволюционного адаптиогенеза // Журн. общ. биол. – 2009. – 70, № 5. – С. 372-382.
 14. Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1986. – 140 с.
 15. Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биол. – 1990. – 51, № 5. – С. 619-631.
 16. Лежачус Э. Элементы общей теории адаптации. – Вильнюс: "Мокслас", 1986. – 273 с.
 17. Лищук В.А., Лорд Б., Павлович-Кентера В. и др. Гомеостаз и регуляция физиологических систем организма / под ред. В.П. Нефедова. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1992. – 253 с.
 18. Нефедов В.П., Ясайтис А.А., Новосельцев В.Н. и др. Гомеостаз на различных уровнях организации биосистем. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1991. – 232 с.
 19. Малиновський А.К., Білонога В.М. Кореляції морфометричних параметрів рослин // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2003. – Т. 18. – С. 157-168.
 20. Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 326 с.
 21. Попов С.В. Проблема адаптивности при исследовании социальных структур // Журн. общ. биол. – 2006. – 67, № 5. – С. 335-343.
 22. Пятыйгин С.С. Сравнительная характеристика потенциалов действия у животных и высших растений // Журн. общ. биол. – 2008. – 69, № 1. – С. 72-77.
 23. Роговин К.А., Мошкин М.П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журн. общ. биол. – 2007. – 68, № 4. – С. 244-267.
 24. Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. – 1990. – 51, № 5. – С. 579-589.
 25. Селье Г. Очерк об адаптационном синдроме. – М.: Наука, 1980. – 252 с.
 26. Урманцев Ю.А. Природа адаптации // Вопросы философ. – 1998. – № 12. – С. 21-36.
 27. Шеляг-Сосонко Ю.Р., Крисаченко В.С., Мовчан Я.И. Методология геоботаники. – К.: Наук. думка, 1991. – 272 с.
 28. Шкорбатова Г.Л. К построению общей теории адаптации. – Журн. общ. биол. – 1982. – 43, № 6. – С. 775-787.
 29. Философские проблемы адаптации / под ред. Г.И. Царегородцева. – М.: Мысль, 1975 – 277 с.
 30. Хорошавина С.Г. Концепции современного естествознания. – Ростов: "Феникс", 2002. – 480 с.
 31. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework // Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (ed.), Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. – Oxford University Press, 2002. – P. 3-11.
 32. Baldwin, Mark J. A New Factor in Evolution //The American Naturalist. – 1986. – V. 30, № 354. – P. 441-451.

33. Bryant C.R., Smit B., Brklacich M., Johnston T.R., Smithers J., Chiotti Q. & Singh B. Adaptation in Canadian agriculture to climatic variability and change // *Climatic Change*. – 2000. – 45 (1). – P. 181-201.
34. Conrad M. *Adaptability: The Significance of Variability from Molecule to Ecosystem*. – New York – London: Plenum Press, 1983. – 383 p.
35. Hector A., Joshi J., Lawler S.P., Spehn E.M., Wilby A. Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning // *Oecologia*. – 2001. – 129. – P. 624-628.
36. Myres, David C. *Social psychology* (8th ed). – Boston-Toronto: McGraw-Hill, 2005. – 663 p.
37. Naeem S., Loreau M., Inchausti P. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework // Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (ed.). *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. – Oxford University Press, 2001. – P. 3-11.
38. Pittock, B. & Jones R.N. Adaptation to what and why? // *Environmental Monitoring and Assessment*. – 2000 – 61, 1. – P. 9-35.
39. Raven P.H., Johnson G.B. *Evolution and ecology* // *Biology* (5th ed.). – Boston-Toronto: McGraw-Hill, 1999. – P. 389-558.
40. Schwartz M.W., Brigham C.A., Hoeksema J.D., Lyons K.G., Mills M.H., van Mantgem P.J. Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation biology // *Oecologia*. – 2000. – 122. – P. 297-305.
41. Smit B., Burton I., Klein R.J.T. & Street R. The science of adaptation: a framework for assessment // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. – 1999. – 4. – P. 199-213.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: akm@museum.lviv.net

Малиновский А.К.

Адаптации биосистем: проблемы методологии исследований

Наработки в использовании методов исследования адаптаций в различных областях знаний используются и в биологических исследованиях. Тем не менее, ряд вопросов относящихся к терминологии, определениям, теоретическим и методологическим аспектам исследований и моделирования процессов адаптации биосистем остаются неопределенными. В статье рассматриваются общие проблемы методологии исследований адаптации биосистем в связи с такими более или менее выработанными понятиями как стресс, гомеостаз, экологическая ниша, эволюция, устойчивость, стабильность.

Ключевые слова: адаптации, методология исследований, стресс, гомеостаз, экологическая ниша, эволюция, устойчивость, стабильность.

Malynovsky A.K.

Adaptations of biosystems: methodology problems of studies

Achievements in the use of methods of adaptation in different areas of knowledge are used in biological research. Nevertheless, a number of questions related to terminology, definitions, theoretical and methodological aspects of researches and modeling of biosystems adaptation remains uncertain. The article discusses the general methodology problems of studies of biological systems adaptation connection with more or less worked out concepts as stress, homeostasis, ecological niche, evolution, steadiness, stability.

Key words: adaptation, research methodology, stress, homeostasis, econiche, evolution, resistance, stability.