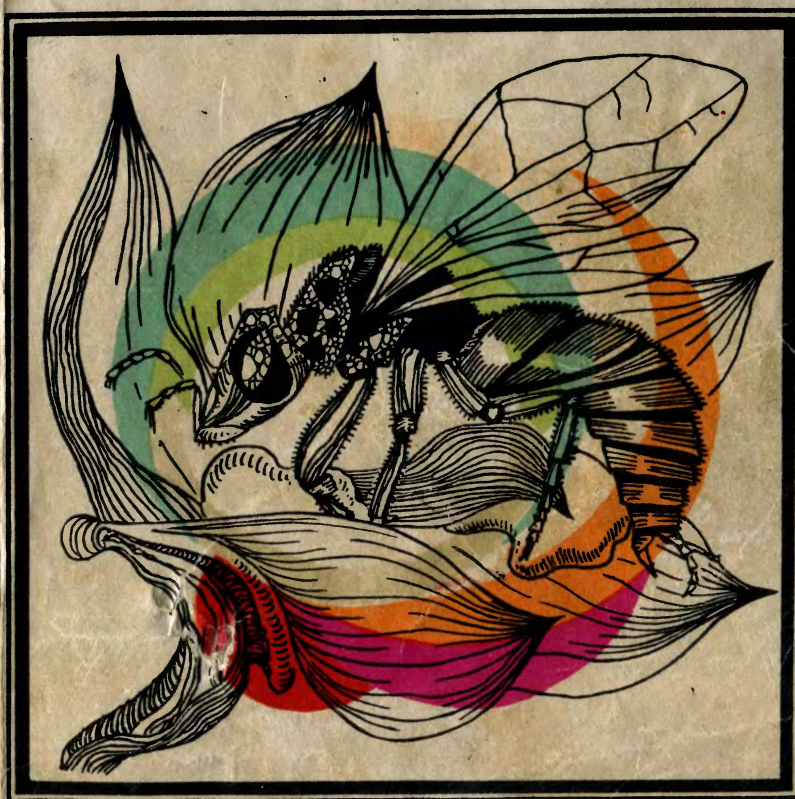


М. М. КАМШИЛОВ

БИОТИЧЕСКИЙ КРУГОВОРОТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО НАУКА





М. М. НАМШИЛОВ

**БИОТИЧЕСКИЙ
КРУГОВОРОТ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1970

В книге доктора биологических наук профессора М. М. Камшилова освещены основные проблемы биологии: возникновение жизни на Земле, наследственность, изменчивость, эволюция, биоценотические отношения, биотический круговорот (круговорот веществ, энергии в биосфере). Автор излагает материал популярно, привлекая данные современной генетики и молекулярной биологии.

Книга заинтересует широкие круги биологов, научных работников, преподавателей и студентов.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
Глава I. Организм и яйцо .	9
Глава II. Микроэволюция	56
Глава III. Макроэволюция .	80
Глава IV. Биотический круговорот	122
Заключение .	154
Литература .	158

Михаил Михайлович Камшилов

БИОТИЧЕСКИЙ КРУГОВОРОТ

*Утверждено к печати редколлегией
серии научно-популярных изданий Академии наук СССР*

Редактор *В. Н. Вяземцева*. Технический редактор *Л. Б. Логунтова*

Сдано в набор 11/V 1970 г. Подписано к печати 28/IX 1970 г.
Уч.-изд. л. 8. Тираж 8500 экз. Бумага № 2. Формат 84×108/32. Усл. печ. л. 4,2.
Т-14469 Тип. зак. 555. Цена 48 к.

Издательство «Наука»
Москва К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука». Москва Г-99, Шубинский пер., 10

*Посвящается светлой памяти
Михаила Павловича Камшилова —
отца, учителя и друга*

ПРЕДИСЛОВИЕ

...Из голой эмпирии не может расцвести познание. Такой расцвет возможен только из сравнения придумываемого и наблюдаемого¹.

А. Эйнштейн

У научных работников во время интенсивной работы письменный стол нередко превращается в нагромождение книг, тетрадей с конспектами, листочков с заметками, листов рукописи. Приходится время от времени, как это ни досадно, прерывать работу и производить уборку. Примерно то же самое, во всяком случае у меня, происходит и в мозгу. В этом почтенном органе мышления скопляются и нагромождаются фактические данные старых и новых опытов, сведения, почерпнутые из литературы, обрывки мыслей, застрявшие при слушании докладов или после разговора с коллегами, собственные мысли, предположения, фантазии...

И вот тогда-то возникает настоятельная необходимость изредка наводить порядок в своем «мыслительном аппарате». Это особенно становится важным после достижения известного возраста, когда сведения, накопленные в прошлом, властно требуют систематизации, позволяющей в какой-то мере заглянуть в будущее.

В этой книге читателю предлагается ознакомиться с результатами «наведения порядка в мыслительном хозяйстве» научного работника, занимавшегося биологией более 40 лет. За это время в науке о живом произошли важные события. Вопросами жизнедеятельности все больше и больше стали интересоваться физики, химики,

¹ А. Эйнштейн. Физика и реальность. М., «Наука», 1965, стр. 109.

математики, инженеры. Специализация биологических знаний — возникновение ветвей отдельных биологических дисциплин, характерная для биологии конца прошлого и начала нашего веков, уступает место тенденциям синтеза. Появились новые биологические науки, такие, как молекулярная биология, биокибернетика, бионика, космическая биология. Мощно развились генетика, экспериментальная эмбриология, физико-химическая биология — ветви биологии, представленные сорок лет назад еще в качестве скромных побегов. Существенные сдвиги произошли и в старых биологических науках: сравнительной анатомии, систематике, палеонтологии, физиологии, биохимии. В большей или меньшей степени все эти процессы развития биологии оказывали влияние на формирование представлений биологов, в частности и на мои представления, как одного из рядовых этой науки. «Человек, — говорил А. Эйнштейн, — стремится каким-то адекватным способом создать себе простую и ясную картину мира»². Такую картину попытался создать и я. В какой мере это удалось, будете решать Вы, мой читатель.

Книжка посвящена в сущности одному вопросу: каким образом происходит в индивидуальном развитии особи и в эволюции органического мира накопление и преобразование структур и функций, т. е. становление биологической организации. Этот вопрос всегда находился в центре внимания биологов. Его научная разработка началась более столетия назад, после появления основного труда Дарвина «Происхождение видов». Почти все биологические науки внесли значительный вклад в его конкретизацию.

В последнее время в связи с проникновением в биологию идей кибернетики проблема становления организации начала разрабатываться в новом аспекте с применением количественных методов исследования. Появилось большое число сборников, статей, отдельных монографий, в которых в той или иной форме ставится вопрос о возникновении биологической организации, о принципах, лежащих в основе самоорганизации. Несмотря на исключительный интерес и несомненное зна-

² А. Эйнштейн. Физика и реальность. М., «Наука», 1965, стр. 9.

чение подобных исследований, многие из них, написанные небиологами, без учета значительного количества фактов, известных биологам, отличаются большой формализацией. Будущее науки покажет, в какой степени такая формализация оправданна.

В настоящем очерке пальма первенства отдается биологическим фактам. Из кибернетики широко используются понятие информации как меры организованности и представление об обратной связи.

В первой главе — «Организм и яйцо» — рассматриваются закономерности появления и изменения признаков в индивидуальном развитии сложного многоклеточного организма. Обсуждается проблема наследственных и ненаследственных особенностей, роль внешних и внутренних факторов в развитии особи.

Вторая глава — «Микроэволюция» — посвящена механизму преобразования специфичности среды в наследственную специфичность групп особей. Здесь рассматриваются преимущественно экспериментальные работы автора, выполненные в 30—40-х годах. В результате исследований удалось обнаружить, как своеобразие условий развития превращается в своеобразие наследственных реакций. В последнем разделе главы разобраны естественные причины, обуславливающие изменение отношения организмов к среде обитания.

Анализ факторов, постоянно изменяющих отношение организмов к среде обитания, приводит к выводу, что основные причины заключены в самой жизни. Органический мир представляется как система взаимодействующих видов, как макросистема. Помимо закономерностей, проявляющихся внутри видов, т. е. закономерностей микроэволюции, следует говорить о законах, действующих во всей большой макросистеме, — о законах макроэволюции. Макроэволюции посвящена третья глава.

В четвертой главе — «Биотический круговорот» — разбирается вопрос об организации жизни в планетарном масштабе. Показано, что жизнь представляет собой круговорот органического вещества, что она произошла как круговорот и не может существовать вне его. Подобная постановка вопроса позволяет по-новому подойти к проблеме возникновения жизни, к вопросу моделирования жизни и к ряду других важных биологических проблем.

С чувством большой признательности вспоминаю своих уважаемых учителей, так много помогавших мне. Александру Модестовичу Вилькину, преподавателю природоведения в казанской школе № 6, я обязан интересом к биологии. Этот интерес укрепился при слушании замечательных лекций профессора Николая Константиновича Кольцова по зоологии и общей биологии. Генетику я изучал под руководством профессора Александра Сергеевича Серебровского, человека с большой научной фантазией, прекрасно сочетавшейся со строгостью и четкостью мышления. Мой интерес к проблемам общей биологии и теории развития особенно сильно возрос под влиянием бесед с профессором Борисом Петровичем Токиным. Очень многим я обязан академику Ивану Ивановичу Шмальгаузену, в лаборатории которого мне довелось работать.

Я не был знаком с академиком Владимиром Ивановичем Вернадским, тем не менее считаю себя учеником и последователем этого замечательного ученого. Из зарубежных ученых особое влияние на меня оказали знаменитый французский физиолог Клод Бернар, немецкий биолог Оскар Гертвиг, один из основателей генетики датский физиолог растений Вильгельм Йогансен. И, конечно, Чарльз Дарвин, книгами которого я зачитывался еще будучи школьником.

Мне остается сказать, на кого эта книжка рассчитана. Она написана популярно и, надеюсь, может быть понята каждым грамотным человеком. В ней затрагиваются проблемы, интересующие всех, поэтому я и старался, чтобы она была доступна всем, а не только специалистам-биологам.

Глава I

ОРГАНИЗМ И ЯЙЦО

Говорят, что посредине между двумя противоположными мнениями лежит истина. Никоним образом! Между ними лежит проблема!..¹

Гёте

Преформация или эпигенез?

Наши наблюдательные предки давно обратили внимание на удивительное явление: из неподвижного, покрытого хрупкой скорлупой, содержащего полужидкие желток и белок яйца курицы, после того как оно в течение трех недель полежит под наседкой, вылупляется подвижный, попискивающий цыпленок. Он начинает клевать корм, растет, становится курочкой или петушком, которые также существенно отличаются от цыпленка. Другое замечательное явление: нарядная, перелетающая с цветка на цветок бабочка садится на листок крапивы и откладывает на него мелкие яички. Из них вскоре выходят червеобразные существа — гусеницы. Гусеницы грызут листья крапивы, растут. Затем они вдруг становятся малоподвижными, превращаясь в куколок. Проходит несколько дней, и из куколки вылупляется яркая бабочка-крапивница.

Что происходит в яйце курицы, яичке крапивницы, в яйцах других животных, семенах растений, которые так мало похожи на вырастающие из них березу, дуб или крапиву?

Как это нередко случается в науке, ученые, пытающиеся понять причины развития животного из яйца или растения из семени, разделились на два противоположных лагеря. Представители одного лагеря утверждали, что в яйце или семени уже содержатся все признаки

¹ И. В. Гёте. Избранные сочинения по естествознанию. М., Изд-во АН СССР, 1957, стр. 393.

взрослого организма. Их только нельзя различить, потому что они мелкие и прозрачны. Невидимые признаки в ходе развития превращаются в видимые. Взрослый организм со всеми его особенностями как бы преобразован в яйцо, или, как тогда выражались, преформирован в яйцо. Теорию преобразования защищали известные ученые XVII и XVIII вв., голландцы Сваммердам и Левенгук, швейцарцы Галлер и Боннэ, итальянцы Спалланцани и Мальпиги.

Наиболее последовательные из них, Галлер и Спалланцани, учили, что в одном зародыше вложены зародыши всех последующих поколений. Организм уподоблялся детской разборной игрушке матрешке. Это была своеобразная теория «завернутых друг в друга зародышей». Пробовали даже подсчитать число зародышей, вложенных в яичники библейской праматери Евы. Получилось что-то около 200 миллиардов!

Ученые другого лагеря возражали против подобной предопределенности в развитии. По их мнению, яйцо устроено сравнительно просто. Никаких зачатков будущей организации в нем нет. Зачатки органов, а потом и сами органы возникают в ходе развития организма в результате влияния внешних условий или как следствие деятельности особой силы, направляющей развитие по определенному пути. Немецкий врач и алхимик, швейцарец по происхождению, Парацельс называл подобную силу «археем», немецкий ученый Блюменбах — «образовательным стремлением».

Развитие, по мнению этих ученых, представляет собой эпигенез, т. е. новообразование все новых и новых частей и признаков.

Нас не должна особенно удивлять подобная точка зрения. Ведь еще сравнительно недавно даже известные ученые допускали не только развитие организмов из яиц под влиянием каких-то внешних сил, но и их зарождение из неживого. Отец наук, греческий философ Аристотель, живший более трех столетий до нашей эры, не сомневался в самозарождении лягушек, мышей, не говоря уже о более мелких животных. В третьем веке нашей эры философ-идеалист Плотин говорил о самозарождении живых существ из земли в процессе гниения, в результате «одухотворения материи». Сторонник эпигенеза Парацельс описывал собственные наблюдения

над внезапным зарождением мышей, лягушек, угрей и черепах из воды, воздуха, соломы, гниющего дерева и различных отбросов. Английский философ Френсис Бэкон выступил в своем «Новом органоне» с резкой критикой Аристотеля и его последователей, но в то же время говорил о зарождении мелких животных в гниющих субстратах. По его мнению, гниение — зачаток нового рождения. Лишь в 1668 г. тосканский врач Франческо Реди доказал, что белые черви, развивающиеся в гниющем мясе, представляют собой личинок мух. Сто лет спустя итальянец Лазаро Спалланцани и русский ученый М. М. Тереховский нанесли первый удар по представлению о самозарождении микроскопических организмов, и лишь еще через сто лет, в 1862 г., гениальный француз Луи Пастер окончательно опроверг догму самопроизвольного зарождения, утвердил положение «все живое из живого».

Поэтому нет ничего удивительного в том, что наряду с представлением преформистов о предопределенности развития долгое время поддерживалась и точка зрения наивного эпигенеза.

Весьма существенный вклад в разработку проблемы причин индивидуального развития особи внес во второй половине XVIII в. отечественный ученый К. Ф. Вольф. Изучая развитие кишечника цыпленка, закладку почек, листьев и отдельных частей цветка, Вольф постоянно обнаруживал возникновение новых элементов. Его исследования нанесли сокрушительный удар по примитивным преформистским представлениям о развитии организма как о росте предсуществующих зачатков органов.

Книга Вольфа не привлекла внимания его современников. О ней вспомнили лишь лет через 50, а спустя столетие после его исследований выдающийся французский физиолог Клод Бернар в 1870 г. писал: «...мы знаем после работ знаменитого Каспара Фридриха Вольфа, что организм развивается из яйца посредством эпигенезиса»².

Опровергнув примитивный преформизм, Вольф, однако, решил лишь часть вопроса о факторах индивидуального развития. В самом деле, если в яйце нет зачатков органов взрослого организма, если оно гомогенно

² К. Бернар. Курс общей физиологии. СПб., 1878, стр. 263.

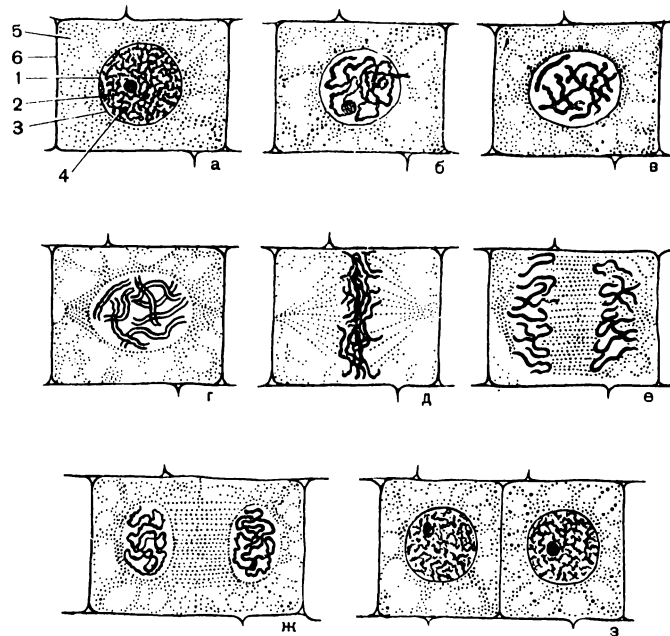


Рис. 1. Схема деления клетки (митоз)

а — покоящаяся клетка: 1 — ядро, 2 — ядрышко, 3 — ядерная оболочка, 4 — хроматин в виде тонкой сети, 5 — цитоплазма, б — оболочка клетки; б — хроматин собирается в длинную нить; в — хроматиновая нить распадается на отдельные хромосомы, ядрышко исчезает; г — каждая хромосома продольно расщепляется на две; д — расщепившиеся хромосомы располагаются по экватору клетки (ядерная оболочка исчезает, происходит образование веретена деления с двумя полюсами); е — половинки хромосом расходятся к разным полюсам; ж — происходит образование дочерних ядер; з — две новые клетки такого же строения, как а

(однородно), то как понять, почему из яйца курицы всегда вылупляется курица, а из яйца утки — утка? Вслед за Аристотелем с его «энтелехией», Парацельсом и Блюменбахом с их «археем» и «образовательным стремлением» Вольф вынужден был допустить существование особой «образовательной силы», с помощью которой однородная слизь яйца превращается в сложный организм. Доведенная до логического конца эпигенетическая точка зрения на развитие, как это ни парадоксально, неизбежно приводила к преформизму с тем лишь



Рис. 2. 23 пары хромосом человека

Сверху хромосомный набор мужчины, как он виден в делящейся клетке, внизу те же хромосомы расположены в определенном порядке. Последняя пара — половые хромосомы. У мужчины они неодинаковые ($X + Y$), у женщины одинаковые ($X + X$)

отличием от последнего, что вместо материальной предопределенности развития она допускала существование предопределенности нематериального порядка, т. е. своеобразную «жизненную силу», руководящую развитием. Представления Аристотеля, Парацельса, Блюменбаха возродились на новой основе.

Прежде чем вопрос о факторах индивидуального развития был поднят на следующую ступень, прошло еще

целое столетие. XIX век в биологии характеризуется началом экспериментальных исследований. Усовершенствование микроскопической техники позволило обнаружить тонкие структуры в образованиях, ранее считавшихся бесструктурными. Открытие следует за открытием: в 1833 г. англичанин Гук обнаруживает клеточное ядро; в 1838, 1839 гг. немецкие биологи Шлейден и Шванн создают клеточную теорию строения организмов; в 1854 г. Ньюпорт описывает проникновение спермия в яйцевую клетку; в 1875 г. Гертвиг наблюдает превращение головки спермия (после проникновения в яйцо) в ядро, аналогичное ядру яйца, и последующее слияние отцовского и материнского ядер; в 1879 г. Флемминг описывает митотическое деление в клетках саламандры; обнаружены хромосомы. В 1882 г. Флемминг делает вывод, что ядро представляет собой постоянный органоид клетки. Формулируется положение «ядро только от ядра». В 1883 г. Ван Бенеден приходит к выводу, что с ядром спермия в яйцо поступает одна половина хромосом, другая половина содержится в ядре яйцеклетки; в 1884 — 1889 гг. немец Страсбургер и наши соотечественники Навашин и Горожанкин изучают процессы оплодотворения у растений, Гертвиг, Бовери — у животных. Сопоставляя удельный вес ядра и цитоплазмы, привносимых спермием и яйцеклеткой, с одинаковым участием отцовского и материнского организмов в явлениях наследственности, Страсбургер и Гертвиг выдвигают гипотезу о монополии ядра в наследственности (рис. 1 и рис. 2).

Обнаружение тонкой структуры клетки и особенно клеточного ядра привело к возрождению преформистских представлений. Известный немецкий биолог Август Вейсман выступил с теорией зародышевой плазмы. Зародышевая плазма, по Вейсману, находится в ядре зародышевой клетки (в яйцеклетке, в головке спермия или в клетке, представляющей собой аналог зародышевой клетки при бесполом размножении). Она состоит из большого числа живых частиц, стоящих в определенных отношениях к клеткам или к сортам клеток развивающегося организма. Каждой части растущего организма в зародышевой плазме соответствует свой зачаток — детерминант, или наследственный участок. При наследовании все они передаются через половые клетки от родителей детям. В противоположность этому в индивиду-

альном развитии в процессе деления оплодотворенного яйца различные детерминанты попадают в разные клетки, обуславливая их специфические качества. Например, если на крыле бабочки рядом расположены красные и черные пятна, это означает, по Вейсману, что прародительские клетки этих пятен разделились наследственно неравно, одна получила детерминант красной окраски, другая — черной. Наследственность обусловлена сохранением относительно неизмененного набора детерминантов в последовательных поколениях через половые клетки. Индивидуальное развитие осуществляется путем сортировки детерминантов с помощью механизма неравного деления по разным клеткам. Все особенности развивающегося и взрослого организма полностью преформированы в строении клеточного ядра.

Теория Вейсмана, внешне очень стройная и логичная, однако, не выдержала экспериментальной проверки. Известный немецкий биолог Оскар Гертвиг, сдавливая яйца лягушки между стеклянными пластинками, нарушал нормальное распределение ядер по клеткам дробящегося яйца. Если различие между клетками зависит, согласно Вейсману, от того, что в них попадают разные ядра, при изменении нормального распределения ядер следовало ожидать появления ненормальностей в развитии. Вопреки этому ожиданию, развитие шло совершенно нормально, никакой сортировки детерминантов в опытах Гертвига с яйцами лягушки не происходило.

Согласно представлениям Вейсмана, хромосомы — носители гипотетических детерминантов — должны делиться поперечно, лишь при таком способе деления разные детерминанты попадали в разные клетки (рис. 3). На деле же оказалось, что хромосомы расщепляются продольно, и, следовательно, в дочерние клетки отходят точные копии материнской хромосомы исходной клетки. Эти и многие другие факты противоречили теории Вейсмана и прежде всего его представлениям о механизме индивидуального развития как о сортировке детерминантов. Однако основная идея его теории — идея о сложности структуры ядра зачатковых клеток — была воспринята и получила дальнейшее развитие. Было, наконец, обнаружено то, чего не хватало эпигенетической концепции Вольфа, — структурная сложность начального момента развития.

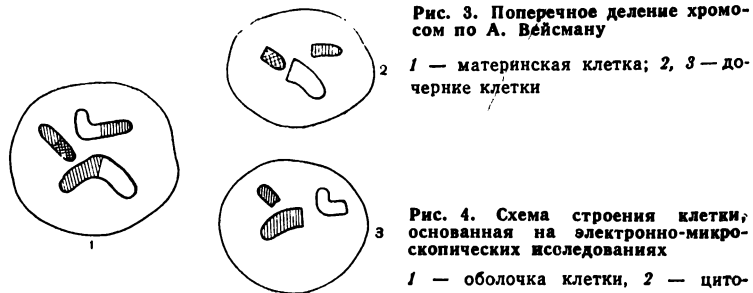


Рис. 3. Поперечное деление хромосом по А. Вейсману

1 — материнская клетка; 2, 3 — дочерние клетки

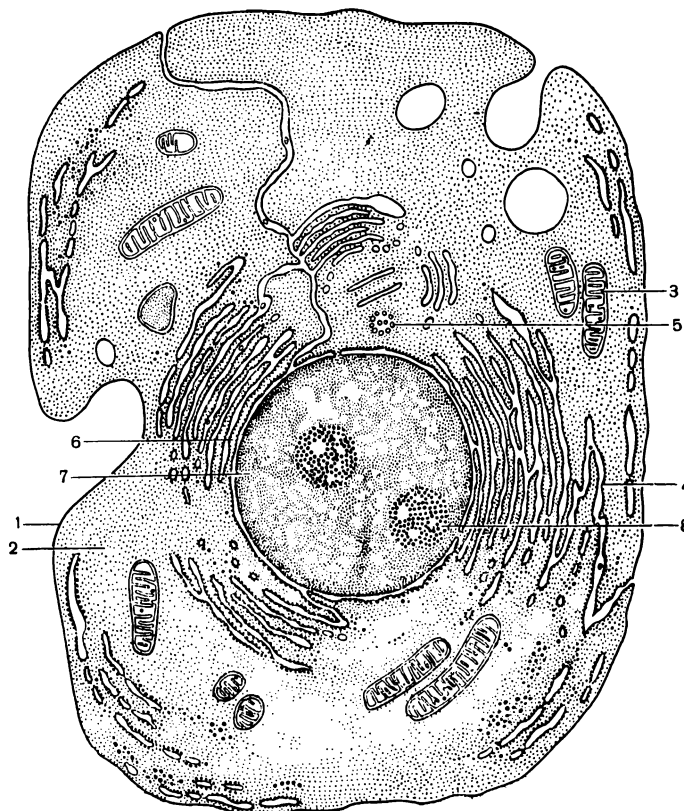


Рис. 4. Схема строения клетки, основанная на электронно-микроскопических исследованиях

1 — оболочка клетки, 2 — цитоплазма, 3 — митохондрии, 4 — эндоплазматическая сеть, 5 — центросома, 6 — оболочка ядра, 7 — ядро, 8 — ядрышко

Гертвиг указал на необходимость синтеза преформизма и эпигенеза, он говорил о преформированном эпигенезе, понимая под этим, с одной стороны, передающуюся по наследству сложную организацию начального момента развития, с другой — явное усложнение организации в процессе развития индивидуума. За счет чего и как это усложнение происходит? По Гертвику, это осуществляется за счет внешних факторов развития. Таким образом, спор преформистов и эпигенетиков к началу текущего столетия разрешился в форме синтеза обеих точек зрения!

Синтез преформизма и эпигенетической точки зрения, осуществленный на экспериментальной основе, позволил впервые четко сформулировать роль наследуемого и среды в развитии особи. Наследственность стала рассматриваться как преемственность организмов в явлениях воспроизведения, осуществляющаяся в форме клеточной преемственности. Понятие «наследуемое» конкретизировалось как структура клетки и в особенности как структура клеточного ядра. Внешняя среда не только условие развития, но и его существенный компонент. Один из основателей генетики немецкий биолог Эрвин Баур в 1911 г. писал: «...внешние свойства каждого отдельного индивида зависят от двух вещей: во-первых, от специфического унаследованного способа реакции вида, к которому индивид принадлежит, и, во-вторых, от внешних условий, под влиянием которых данный индивид развивается»³.

Ядро или цитоплазма?

В результате синтеза точек зрения преформистов и эпигенетиков возникла новая проблема: каким образом из яйца, содержащего сравнительно небольшое количество компонентов, развивается сложный многоклеточный организм с головой, конечностями, различными системами внутренних органов, органами чувств, специфически реагирующий на окружающую среду?

E. Baur. Einführung die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1911, S. 9.

Эта проблема внешне сравнительно просто разрешалась в теории развития Вейсмана. Однако теория Вейсмана сразу же после своего возникновения вступила в непримиримый конфликт с фактами. Вейсман писал о неравноценности клеточных ядер, возникающих в результате дробления оплодотворенной яйцеклетки, а ядра оказались практически одинаковыми. Бластомер⁴ дробящегося яйца на стадии 8 и даже 16 клеток у ряда животных мог развиваться в целый организм. Более того, ядра дифференцированных клеток лягушек и жаб, пересаженные в яйцеклетки, предварительно лишённые собственного ядра, обеспечивали нормальное развитие. Эти факты позволили сформулировать представление о равных потенциях ядер клеток развивающегося организма. Такое представление, однако, создало серьезные трудности для гипотезы Гертвига и Страсбургера о монополии ядра в явлениях наследственности. В самом деле, если все клетки развивающегося организма, имея сходные ядра, содержат одни и те же наследственные факторы, как можно понять возникновение разных клеток, столь характерное для индивидуального развития? Наследственные факторы, которые вроде бы должны определять особенности развития индивида, оказались как бы стоящими в стороне от развития.

Пытаясь понять, в каком отношении друг к другу находятся наследственность и индивидуальное развитие, некоторые исследователи пошли по пути разграничения субстрата этих явлений. Так, знаменитый немецкий биолог Эрнст Геккель еще в 1866 г. писал, что ядро — это преимущественно орган наследственности, в то время как цитоплазма — орган приспособления к среде. Не менее известный автор мутационной теории голландский ботаник Гуго Де Фриз считал, что передача свойств и их развитие — две различные особенности: передача — функция ядра, а развитие — дело цитоплазмы. К этой же точке зрения присоединился Гертвиг.

Этот взгляд получил дальнейшее развитие в представлениях американского исследователя Жака Леба. Согласно Лебу, будущий организм грубо преформирован в строении цитоплазмы оплодотворенного яйца.

⁴ Клетка дробящегося яйца.

Основа дифференциации заключается в исходной качественной неравноценности цитоплазмических участков оплодотворенной яйцеклетки. Клеточное деление равнонаследственно в отношении свойств ядра и дифференциально по отношению к свойствам цитоплазмы. Сходные ядра, попадая в разную цитоплазму, обеспечивают разную дифференцировку клеток.

Исследования эмбриологов-экспериментаторов вскрыли ограниченность и этого неопреформистского представления. Действительно, бластомер морского ежа, отделенный на стадии 8 клеток, развивался в нормальную личинку. В нормальную медузу развивался бластомер дробящегося яйца медузы, отделенный на стадии 16 клеток. Кусочек ткани пресноводной гидры, совсем не похожий на яйцо и, конечно, не имеющий того расположения элементов цитоплазмы, которое имелося в яйце, вырастал в нормальную гидру. Центрифугированием при больших скоростях можно весьма существенно сместить по крайней мере видимые структуры цитоплазмы, но развитие при этом не нарушается. Правда, у некоторых организмов были обнаружены особые включения в цитоплазму или особые выросты, удаление которых приводило к образованию зародышей, лишенных ряда органов. Однако у других животных такая дифференциация явно отсутствовала, и, следовательно, говорить о том, что у всех организмов особенности взрослого организма определяются распространением неких элементов в цитоплазме, нет никаких оснований.

Но если не в ядре и не в цитоплазме преформировано нечто, в результате деятельности которого возникает все многообразие высокоорганизованных живых существ, то где же оно расположено и что собой представляет? Крупнейший американский цитолог Эдмунд Вильсон, обсуждая вопрос о роли ядра и цитоплазмы в развитии и наследственности, приходит к выводу, что в развитии принимает участие «вся система клетки в целом». Другой американский ученый Томас Морган — один из основателей современной генетики и экспериментальной эмбриологии, — отвергая учение о прелокализации зачатков, рассматривает яйцевую клетку как развивающийся индивидуум со своей характерной физиологией. Морган говорит о возможности взаимодействия хромосом и протоплазмы клетки во время развития:

если протоплазма в новой внешней среде может менять свою дифференцировку, не теряя своих основных свойств, то почему этим свойством не могут обладать также и части хромосом — гены⁵.

Последующее развитие экспериментальной биологии позволило внести в этот вопрос большую ясность. Несколько лет назад советский эмбриолог Г. В. Лопашов и англичане Бриггс и Кинг разработали методику пересадки клеточных ядер. Ядро из относительно специализированной клетки зачатка мускулатуры, зачатка глаза, или даже из эпителиальной клетки кишечника лягушки пересаживалось в лишенную собственного ядра яйцевую клетку. В случае удачной операции из таких клеток развивались нормальные взрослые лягушки. Эти опыты позволяют сделать два вывода. Во-первых, ядра даже высокоспециализированных клеток не утрачивают способности обеспечивать полноценное развитие. Иначе говоря, в наследственном отношении все ядра развивающегося и взрослого организма равнопотенциальны. Во-вторых, особенности функционирования ядра зависят от того, в какой цитоплазме оно находится. Последнее особенно наглядно показал англичанин Гардон. Пересаживая ядра прекративших деление клеток крови или мозга лягушки в безъядерные яйца, он наблюдал возобновление синтеза ядерного вещества.

Ядро — активный орган клетки, обладающий многообразными функциями. Его функционирование зависит от взаимодействия с цитоплазмой. В цитоплазме яйцевой клетки оно обеспечивает развитие целого организма, в цитоплазме клеток кишечника — специфическую жизнедеятельность кишечной клетки. Оправдывается предположение Моргана: ядро, действительно, может по-разному функционировать, не теряя своих основных свойств. Особенности цитоплазмы, как это было уже давно известно, в свою очередь определяются влияниями, исходящими из ядра.

Несколько схематизируя, можем представить себе клеточное ядро как арену многообразных, порой конкурирующих друг с другом процессов. Цитоплазма, как среда функционирования ядра, благоприятствует течению одних процессов и тормозит ход других, обуслов-

⁵ Т. Г. Морган. Развитие и наследственность. М.— Л., Биомедгиз, 1937, стр. 239.

ливая конкретное направление ядерной активности. Под влиянием этой активности происходит изменение цитоплазмы, создающее новые возможности для функций ядра. Иначе говоря, «ядро и цитоплазма только совместно определяют специфику формообразования»⁶. Не ядро и не цитоплазма порознь ответственны за ход развития — он определяется их взаимодействием.

Что преформировано в яйце?

Крушение односторонних представлений Вейсмана, с одной стороны, Леба и его сторонников, с другой, позволило еще ближе подойти к выяснению сущности индивидуального развития особи. Этому способствовало проникновение в биологию идей и методов физики, химии, кибернетики.

В настоящее время клетка рассматривается как сложная система. Ее главные компоненты — цитоплазма и ядро. Ядро содержит хромосомы, ядрышко, ядерный сок. Оно отграничено от цитоплазмы двухслойной пористой мембраной. Цитоплазма включает основное вещество, митохондрии, рибосомы и некоторые другие менее постоянные органоиды (рис. 4).

Химический состав клетки сложен. Помимо воды, количество которой нередко превышает 70% веса, и ионов минеральных солей в ней содержатся белки, нуклеиновые кислоты, жироподобные вещества (липиды), углеводы и ряд других органических соединений меньшего молекулярного веса. Последние служат строительным материалом для биополимеров (аминокислоты, нуклеотиды), аккумулятором энергии, как аденозинтрифосфат, или выступают в роли биологически активных соединений, участвующих в регулировании биосинтетических процессов. Особенно велико значение трех классов соединений. Это — белки, нуклеиновые кислоты и полифосфаты.

Белки — соединения, принимающие непосредственное участие в обмене веществ. Все основные структуры,

⁶ И. И. Шмальгаузен. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М., «Наука», 1964, стр. 78.

как на клеточном уровне, так и на уровне целого многоклеточного организма, создаются за счет белков. Белки обеспечивают отграничение организма от среды, а также разграничение важнейших биохимических процессов в клетке. Все ферменты — биологические катализаторы — являются белками. С помощью ферментов осуществляются основные синтезы, распад пищевых веществ на основные компоненты, в результате чего освобождается энергия и образуются строительные материалы для последующих синтезов. Сократительные белки обеспечивают различные формы движения, от движения хвоста спермия до сложных мышечных форм движения высших организмов.

Исследования последних лет позволили выяснить строение белков и даже синтезировать простейшие из них, такие, как гормон поджелудочной железы инсулин, гормон желудочного тракта гастрин. Выяснилось, что белок — это химическая индивидуальность, макромолекула с молекулярным весом от $4 \cdot 5 \cdot 10^3$ (адренкортикотропин свиньи) до $9 \cdot 10^6$ (гемоцианин виноградной улитки). Белок — биополимер. Его главные структурные элементы — аминокислоты. Основных аминокислот 20. Они

связаны в белке особой связью, получившей название пептидной. Различают первичную, вторичную и третичную структуры белков. Первичная структура — это порядок расположения аминокислот в полимере. Белковая цепь, однако, не может существовать в виде прямой цепи. Между кислородами группы CO и водородными атомами следующих друг за другом аминокислотных остатков возникают дополнительные водородные связи, что приводит к сворачиванию цепи

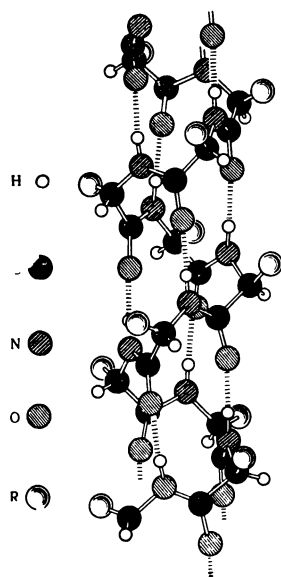
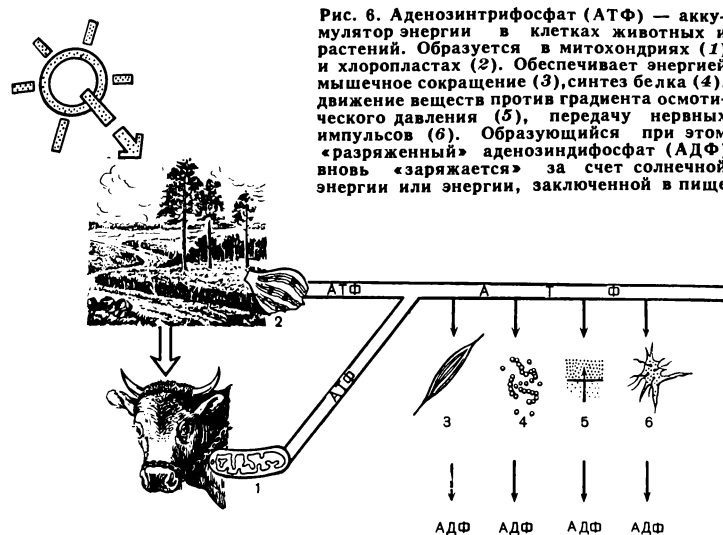


Рис. 5. Вторичная структура белка напоминает винтовую лестницу, в которой «ступенями» служат остатки аминокислот; спираль стабилизирована водородными связями (горизонтальные черточки)



в спираль (рис. 5). Такова вторичная структура белка. Белковая спираль в свою очередь складывается в клубок, образуя третичную структуру с характерной поверхностью. Специфичность белковой молекулы зависит от всех трех уровней структуры. В частности, ферментативная активность белка обусловлена особенностями третичной структуры. Иногда несколько аналогичных или сходных молекул белка объединяются в единицу еще более высокого порядка — возникает четвертичная структура. Так, в молекуле дыхательного пигмента крови гемоглобина в единый комплекс объединены две молекулы α -гемоглобина с двумя молекулами β -гемоглобина. Определяющей является, само собой разумеется, первичная структура белка, т. е. последовательность аминокислот в биополимере. Синтезируются белки в рибосомах — так называются мелкие цитоплазматические гранулы.

Большую роль в клеточном обмене и в синтетических процессах играют полифосфорные соединения, особенно аденозинтрифосфат — АТФ (рис. 6). Аденозинтрифосфат — соединение со сравнительно небольшой молекулой, состоящей из азотистого основания аденина, саха-

ра (рибозы) и трех остатков фосфорной кислоты. Третий остаток прикреплен к двум другим с помощью особой связи, содержащей большой запас химической энергии. Это так называемая макроэргическая связь. Образуется аденозинтрифосфат преимущественно в митохондриях в итоге окисления пищевых веществ (рис. 7). При

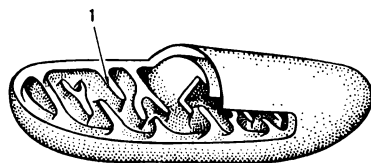


Рис. 7. Интенсивный синтез АТФ происходит в митохондриях — органоидах клетки, похожих на наполненный жидкостью сосуд с заходящими внутрь стенками. Стенка митохондрии состоит из двойной мембраны; складки внутренней мембраны заходят внутрь сосуда, образуя кристы (1)

окислении освобождается энергия, с помощью которой происходит присоединение к аденозиндифосфату — АДФ третьего остатка фосфорной кислоты, и запасается энергия порядка 7—8 килокалорий на моль. Таким образом, АТФ — это своего рода универсальный аккумулятор энергии. Его можно встретить и у бактерий, и у растений, и у животных. Согласно теории американского

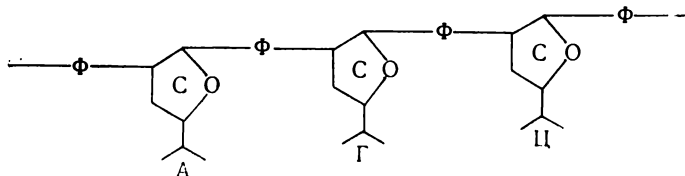


Рис. 8. Строение нити нуклеиновой кислоты

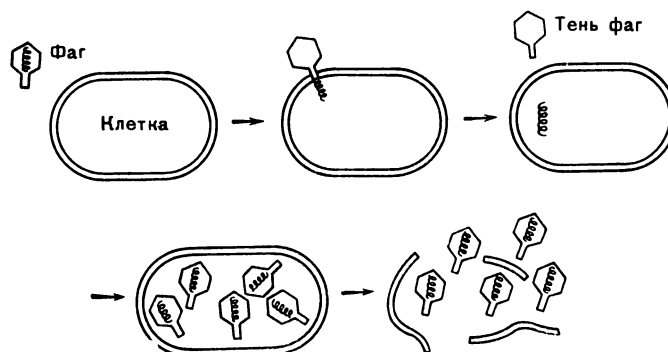
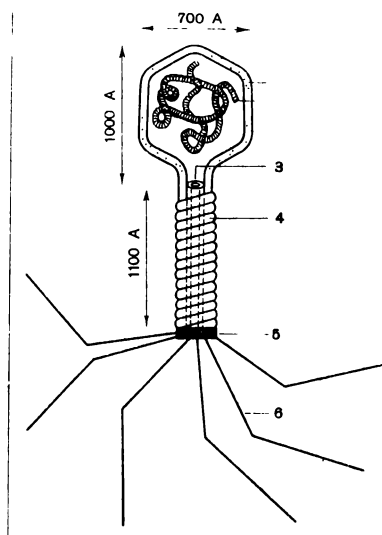
Остаток фосфорной (Ф) кислоты, сахар (С), азотистые основания: А — аденин, Г — гуанин, Ц — цитозин

исследователя фотосинтеза Д. Арнона, кванты солнечного света в процессе фотосинтеза также первоначально аккумулируются в макроэргической связи АТФ.

Третья группа соединений — нуклеиновые кислоты. Это сравнительно просто устроенные биополимеры. Структурная единица полимерной цепи нуклеиновой кислоты — нуклеотид — соединение азотистого основания, сахара и остатка фосфорной кислоты. Различают два основных класса нуклеиновых кислот: дезоксирибонукле-

Рис. 9. Один из бактериофагов кишечной палочки

Сверху схема строения: 1 — белок головки; 2 — ДНК; 3 — полая сердцевина; 4 — чехлик из спирального белка; 5 — шестиугольная пластинка; 6 — хвостовые волокна; внизу — жизненный цикл бактериофага от момента инъекции в бактерию ДНК до разрушения бактериальной клетки



иновая кислота — ДНК и рибонуклеиновая кислота — РНК. ДНК имеется у всех организмов, лишь у некоторых растительных вирусов ее функции выполняет РНК.

ДНК состоит из цепи чередующихся остатков фосфорной кислоты и сахара — дезоксирибозы. К сахару присоединены в разной последовательности по одному из четырех азотистых оснований — два пурина (аденин и гуанин) и два пиримидина (тимин и цитозин) (рис. 8).

Молекулярный вес ДНК достигает 10^7 , т. е. превосходит молекулярный вес белковых молекул.

Молекула рибонуклеиновой кислоты состоит из остатков фосфорной кислоты, чередующихся с сахаром — рибозой, к каждому сахару присоединено по одному азотистому основанию, аденин, гуанин (пурины) или урацил, цитозин (пиримидины). Молекулярный вес РНК $6 \cdot 10^5$ — 10^6 . Следовательно, ДНК и РНК различаются по составу сахаров (дезоксирибоза или рибоза) и пиримидинов (тимин или урацил).

Нуклеиновые кислоты давно привлекали внимание исследователей как составная часть хромосом. Однако долгое время считалось, что они представляют собой скорее футляр, защищающий белковую основу хромосомы от повреждающих воздействий со стороны окружающих хромосому веществ, чем аппарат, обеспечивающий воспроизведение белка.

Перелом в воззрениях произошел после того, как в 1944 г. американские исследователи Эвери, Маклеод и Маккарти наблюдали трансформацию одного наследственного типа возбудителя пневмонии — пневмококка — в другой тип под влиянием препарата ДНК, выделенной из второго. Было обнаружено, что ДНК обладает свойством передавать наследственные особенности от одних клеток другим.

Развитие техники электронной микроскопии позволило получить

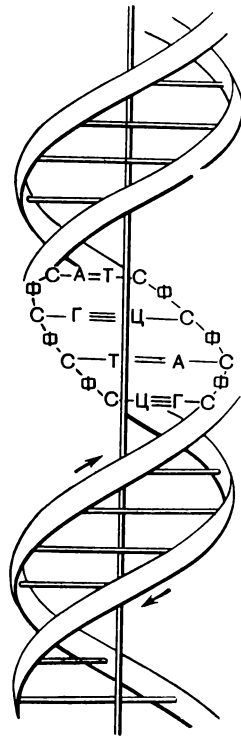


Рис. 10. Схема строения ДНК из двух спирально закрученных полинуклеотидов (по Уотсон и Крику)

Спирально закрученные ленты — скелет молекулы, состоящей из остатков фосфорной кислоты (Ф) и сахара дезоксирибозы (С); перекладины между лентами — пары азотистых оснований, связанных водородными связями; А, Т, Г, Ц — азотистые основания. Вертикальный стержень — ось симметрии

новые замечательные факты. Оказалось, что при бактериофагии частицы фага, заражая бактерии, вводят в них только нуклеиновую кислоту; белковая оболочка бактериофага остается вне бактерии и в размножении частиц фага роли не играет. Нуклеиновая кислота фага перестраивает весь метаболизм бактериальной клетки, превращая его в механизм репродукции новых частиц фага. Эти факты, а также многие другие аналогичные им показывают, что высокополимеризованные нуклеиновые кислоты обладают способностью навязывать клетке специфический ход синтетических процессов (рис. 9).

Все большее и большее подтверждение получает гипотеза, согласно которой нуклеиновые кислоты — группа веществ, в которых посредством чередования четырех азотистых оснований записана основная программа биосинтезов. Особая роль принадлежит дезоксирибонуклеиновой кислоте, первоначально обнаруженной в хромосомах высших организмов.

Если проследить за изменением сложности ДНК в ряду, начинающемся с вирусов и оканчивающемся человеком, выявляются весьма интересные закономерности. Один из самых мелких бактериофагов ФХ-174 имеет тип молекул ДНК, состоящих из 5000 звеньев, у бактериофага Т-2 число звеньев увеличивается до $3 \cdot 10^5$. Бактерия кишечной палочки имеет уже 200 типов молекул ДНК; число нуклеотидных звеньев достигает $2 \cdot 10^7$. Длина всех цепочек ДНК составляет 3 мм. У человека имеется 10^5 разных типов молекул ДНК. Цепь ДНК состоит из $5 \cdot 10^9$ — 10^{10} нуклеотидных звеньев. Длина цепочки из одной клетки около 3 м; длина всех цепочек из всех клеток тела человека достигает размера солнечной системы.

В 1953 г. английские ученые Уотсон и Крик, изучив строение ДНК с помощью рентгеноструктурного анализа, показали, что это вещество встречается в виде двух спаренных нитей, закрученных в форме спирали. Нити спирали соединены между собой водородными связями, связывающими попарно каждый пуриновый азот одной цепи с пиримидином другой. Аденин всегда связан с тиминамином, а гуанин с цитозином, поэтому сумма пуринов ДНК равна сумме пиримидинов. Спираль Уотсона и Крика закручена вправо. Это зависит от свойств сахара — дезоксирибозы, имеющей асимметричную правую структуру (рис. 10).

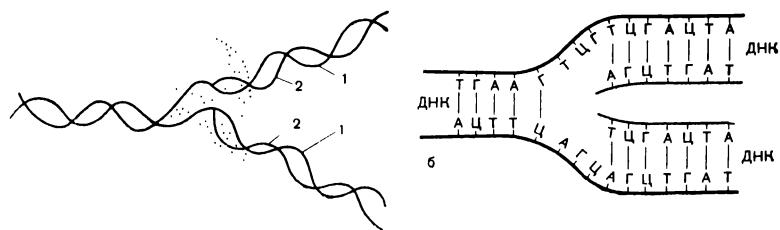


Рис. 11. Схема превращений ДНК

а — синтез дочерних нитей ДНК (2) на основе материнских (1) при посредстве фермента ДНК-полимеразы (3);

б — образование комплементарных нитей ДНК путем присоединения нуклеотидов, дополнительных и паре (репликация)

В соответствии с современными представлениями воспроизведение (репликация) ДНК осуществляется следующим образом. Ветви спирали ДНК расходятся, каждый пурин притягивает из среды нуклеотид с парным к данному пурину пиримидином, каждый пиримидин притягивает соответствующий пурин. Затем присоединенные нуклеотиды объединяются в дочернюю цепь, комплементарную по отношению к материнской. (Таковую, в которой на месте пуринов материнской стоят парные к ним пиримидины, а на месте пиримидинов — парные к ним пурины.) Процесс осуществляется с помощью особого фермента ДНК — полимеразы. Так как другая материнская нить также реплицирует комплементарную дочернюю, то в итоге образуются две дочерние нити, тождественные с материнскими. Специфическое чередование азотистых соединений, в котором, согласно гипотезе о роли ДНК в наследственности, закодирована специфика биосинтезов, при этом сохраняется (рис. 11).

Американский исследователь Корнберг осуществил в 1960 г. синтез ДНК вне организма. Для синтеза необходимы следующие компоненты: трифосфаты всех четырех нуклеотидов, особый фермент ДНК — полимеразы, затравка в виде высокополимеризованной ДНК.

Специфика образующейся в ходе синтеза ДНК целиком определялась свойствами затравки. Фермент оказался малоспецифичным. Реакция шла лучше, если затравка была слегка нагрета. В результате нагревания происходит частичное раскручивание цепи ДНК, что способствует ходу синтеза.

ДНК имеет две основные функции: 1) сохранение и передача по наследству генетической информации, т. е. функцию филогенетической памяти, осуществляемую посредством репликации дочерних нитей;

2) придание специфичности синтезу клеточных белков с помощью процессов, получивших название транскрипции и трансляции.

«В молекулах ДНК,— пишет советский специалист по молекулярной биологии Бреслер,— с помощью особого кода зашифрованы все наследуемые свойства организма, все детали обмена веществ, все структуры ферментных белков, все морфофизиологические особенности организма, т. е. то, что в целом определяется словом фенотип»⁷.

Наиболее интересна роль ДНК как кода, определяющего специфику белковых синтезов. Мысль о том, что в структуре ДНК закодирован способ синтеза белков, первоначально была высказана в 1954 г. американским физиком Гамовым. Белки построены из 20 аминокислот, ДНК содержит четыре азотистых основания. Каждой аминокислоте отвечает определенное сочетание азотистых оснований. По-видимому, каждой аминокислоте не может отвечать сочетание из двух азотистых оснований. Число возможных сочетаний из четырех по два в этом случае составило бы всего 16, т. е. меньше количества основных аминокислот. Минимальное число сочетаний — три из четырех, т. е. триплет. Число возможных комбинаций (64) значительно превышает число аминокислот. В 1961 г. американским биохимикам Ниренбергу и Маттеи, работавшим с синтетическими полинуклеотидами известного строения, удалось не только подтвердить эту гипотезу, но и выяснить, каким триплетам азотистых оснований соответствуют те или иные аминокислоты. Так, оказалось, что триплету из трех урацилов отвечает аминокислота фенилаланин. В последних работах Ниренберга и других исследователей выяснен триплетный код всех 20 аминокислот. Это — очень важное открытие, блестяще подтверждающее гипотезу роли ДНК в белковых синтезах.

⁷ С. Е. Бреслер. Введение в молекулярную биологию. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963, стр. 293.

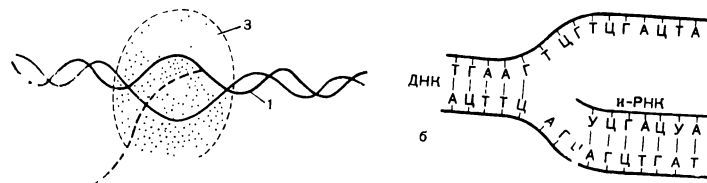


Рис. 12. Схема синтеза РНК

а — синтез информационной РНК (2) на основе нити ДНК (1) при помощи фермента РНК-полимеразы (3);
б — образование нити и-РНК путем присоединения дополнительных к паре нуклеотидов (транскрипция)

Превращение закодированной в ДНК информации в совокупность биохимических процессов осуществляется с помощью другого класса нуклеиновых кислот — РНК. В противоположность ДНК, количество которой в клетке отличается замечательным постоянством, содержание РНК сильно варьирует в зависимости от характера клеточного обмена, особенностей питания и т. п. Различают по крайней мере три класса РНК. Высокомолекулярная РНК составляет около 90% всей РНК клетки. Она локализована в рибосомах клетки — месте синтеза клеточных белков — и составляет до 60% тела рибосомы. Информационная РНК (и-РНК), синтезирующаяся в ядре клетки при посредстве ДНК, повторяет в своей структуре последовательность азотистых оснований ДНК, т. е. происходит своеобразное переписывание структуры ДНК — транскрипция (рис. 12). Поступая из ядра в рибосомы, и-РНК передает в эти фабрики белка информацию о

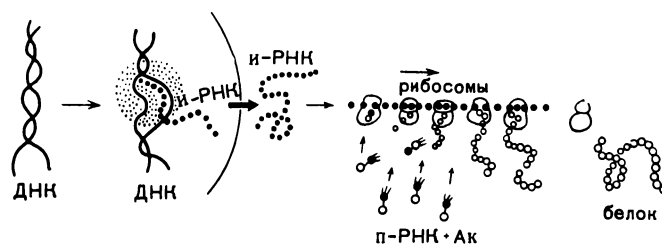


Рис. 13. Схема синтеза белка. На ДНК образуется и-РНК; она выходит из ядра и поступает в рибосомы; в рибосомах происходит сборка белковой молекулы из аминокислот (Ак); переносимых РНК-переносчиком (п-РНК) (трансляция)

характере синтезов. Содержание и-РНК в клетке невелико — 1—2% клеточного РНК. Последний тип РНК — растворимая РНК, или РНК-переносчик — п-РНК. Это сравнительно низкомолекулярная нуклеиновая кислота (молекулярный вес около 25 000). Ее роль — присоединение и перенос отдельных аминокислот к месту синтеза белка в рибосомах.

Аминокислоты в клетке не существуют свободно, а связаны с полинуклеотидными цепочками п-РНК таким образом, что каждой аминокислоте соответствует своя цепочка п-РНК. Следовательно, в клетке имеется по крайней мере 20 различных типов п-РНК. Присоединение аминокислот к полинуклеотидной цепочке п-РНК осуществляется в несколько этапов. Сначала аминокислота активируется путем реакции с АТФ и ферментом. В итоге реакции образуется комплекс АМФ — аминокислота и отщепляющаяся от АТФ пироглутаминовая кислота. Затем активированная аминокислота под влиянием фермента присоединяется к п-РНК. Цепочка из аминокислоты и п-РНК направляется к рибосоме, «узнает» соответствующий ей триплет азотистых оснований в нити и-РНК и присоединяется к нему. Таким путем аминокислота оказывается на должном месте. Затем аминокислоты объединяются в полипептидную нить. Происходит перевод (трансляция) информации с языка, написанного при помощи чередований азотистых оснований в и-РНК, на язык аминокислотной последовательности. Таким образом, ДНК делает РНК, РНК делает белок (рис. 13).

Такова третья группа соединений, играющих выдающуюся роль в жизни клетки.

Многие исследователи склонны преувеличивать значение нуклеиновых кислот, противопоставляя их всем другим соединениям. В 1961 г. крупный бельгийский исследователь Браше писал: «Роль ДНК и РНК можно сравнить с ролью архитектора и инженера-строителя, в результате совместных усилий которых из груды кирпича, камня и черепицы вырастает красивый дом»⁸. Беспристрастный анализ фактического материала показывает, что для подобного заключения нет достаточных оснований. Синтез нуклеиновых кислот, присоединение к нуклеотидам аминокислот неизменно сопровождаются

⁸ Ж. Браше. Живая клетка. Сб. «Живая клетка». М., «Мир», 1966, стр. 15.

деятельностью ферментов, т. е. белков. РНК-переносчик «узнает» свою аминокислоту с помощью особого фермента. Стало быть, в процессе передачи информации внутри клетки участвуют не только нуклеиновые кислоты, но и белки.

Построение нуклеотидной цепи, а затем и белка происходит с использованием энергии. Существенную роль при этом играют трифосфатные соединения азотистых оснований (в частности аденозинтрифосфат), синтезируемые на 90% в митохондриях. Детальный анализ наследственного кода выявил интересную особенность, которая, по-видимому, ограничивает «управляющую» роль ДНК. Оказалось, что одной и той же аминокислоте соответствуют разные триплеты оснований (разные кодовые числа). Следовательно, решение задачи присоединения той или иной аминокислоты к растущей белковой цепи определяется не только триплетом оснований.

Французские ученые Жакоб и Моно в 1964 г. обнаружили в клетке бактерий сложные круговые процессы, в которых нуклеиновые кислоты, ферменты, пищевой субстрат играют определенную роль в последовательности биосинтезов. Еще большую сложность имеют процессы взаимодействия компонентов клетки, а также взаимодействия клетки с окружающими ее тканями в эмбриональном развитии многоклеточных организмов. Каждая клетка, будучи весьма сложной системой, может специализироваться в различных направлениях. Выбор определенного направления зависит от ее места в растущем организме.

Если, следуя Браше, сравнить развитие организма с постройкой дома, нуклеиновые кислоты скорее следует отождествлять с планом постройки и строительными механизмами, чем с архитектором и инженером-строителем. «Несомненно молекула ДНК является химической основой специфичности развития каждого данного организма. Однако сама по себе она не определяет ни самовоспроизведения, ни развития организмов и не может рассматриваться как основа жизни»⁹. Иначе говоря, нуклеиновые кислоты выполняют свою важную функцию лишь как части системы клетки.

⁹ И. И. Шмальгаузен. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, «Наука», 1968, стр. 209.

После того как Эвери, Маклеод и Маккарти в 1944 г. доказали роль ДНК в передаче наследственных свойств у пневмококков, долгое время считалось, что ДНК содержится только в хромосомах высших организмов или у их аналогов у низших. С 1963 г. стали накапливаться данные о наличии ДНК в хлоропластах растений, митохондриях, тельцах, лежащих в основании жгутиков и ресничек (кинетосомы животных клеток и кинетобласти одноклеточных) и даже, по-видимому, в клеточной оболочке. По своим физико-химическим свойствам и по составу азотистых оснований ДНК митохондрий и хлоропластов высших организмов отличается от ДНК, содержащейся в их хромосомах, будучи более сходной с ДНК бактерий. Имея собственную ДНК, митохондрии, хлоропласты и некоторые другие органоиды клетки могут репродуцироваться независимо от ДНК ядра. По-видимому, так и происходит, хотя механизм подобной саморепродукции пока еще остается неясным. Важно отметить, что, несмотря на возможность автономии, деятельность всех органоидов клетки строго координирована. Они связаны между собой сетью прямых и обратных связей, обуславливающих саморегуляцию, устойчивость и способность развиваться. Налицо сложная система взаимодействующих компонентов, а не конгломерат независимых частей. Это сложная система взаимодействующих частей и представляет собою то, что преформировано в клетке, что определяет особенности эпигенеза развивающегося организма.

Эпигенез преформированного

Как возникает структура клетки, иначе говоря, каким образом создается преформированное? Выражаясь современным языком, каким путем родители передают информацию о развитии своим детям? При решении этого вопроса мы опять встречаемся с двумя противоположными точками зрения. Они ведут свое начало от высказываний Гиппократ и Аристотеля. Гиппократ считал, что в половые клетки поступают особые представители от всех частей тела, что и обеспечивает воспроизведение этих частей у детей. Аристотель, возражая Гиппократу, видел основу развития в некоем немате-

риальном формирующем принципе, в неизменном виде переходящем с мужским семенем из поколения в поколение. Грубая материя, переходящая от матери, сама по себе не способна к развитию. Суть развития нематериальна. Как маляр сохраняет в ведре краску для того, чтобы окрасить несколько предметов в один и тот же цвет, так и сходство признаков в последующих поколениях достигается сохранением в семени в неизменном виде некоего формирующего начала. Идеи Гиппократ и Аристотеля возродились во второй половине XIX в., с одной стороны, в дарвиновской гипотезе пангенезиса, с другой — в учении Гальтона и Вейсмана о бессмертной зародышевой плазме, материализованной в так называемом зародышевом пути. Дарвин, как и Гиппократ, предполагал, что все клетки тела отделяют от себя особые материальные частицы — геммулы, которые, собираясь в зародышевых клетках, обуславливают передачу детям свойств родителей. Двоюродный брат Дарвина, Френсис Гальтон, поставив специальные опыты по переливанию крови у кроликов, не обнаружил транспорта геммул. Он предложил свою теорию наследственности, известную под именем «теории корневища», получившую дальнейшее развитие в «теории зародышевой плазмы» Вейсмана. «Зародышевая плазма вида никогда не зарождается вновь, — пишет Вейсман, — она лишь растет и размножается, она продолжается из одного поколения в другое, подобно длинному, ползущему по земле корню, от которого на правильных расстояниях отходят побеги и становятся растеньицами, особями следующих друг за другом поколений»¹⁰.

Представления Вейсмана получили некоторое подтверждение при изучении формирования половых клеток у ряда организмов. Так, немецкий биолог Бовери в 1899 г. обнаружил, что при дроблении яиц паразитического круглого червя лошадиной аскариды уже два первых бластомера оказываются различными: один дает начало клеткам тела, из другого формируется зачаток гонады (половой железы). Аналогичное явление наблюдается у рачков-циклопов и у многих насекомых. Однако раннее обособление зачатка гонад не является общим

¹⁰ А. Вейсман. Лекции по эволюционной теории. СПб., 1918, стр. 505.

правилом. В частности, у позвоночных животных половой зачаток развивается сравнительно поздно, у растений половые клетки всегда происходят из клеток тела.

С современными представлениями лучше гармонируют не односторонние представления Вейсмана, а взгляды одного из основателей экспериментальной биологии французского ученого Клода Бернара. В лекциях, прочитанных в Париже в 1870 г., он говорил: «Прежде чем достигнуть состояния свободного существа, независимого и полного, словом состояния индивидуума, животное прошло через состояние клетки-яйца, которое само было живым элементом, эпителиальной клеткой материнского организма»¹¹.

Иначе говоря, формирование яйцеклетки со всеми ее наследственными особенностями определяется эпигенезом материнского организма. Причиной развития детей является развитие их родителей. Цитолог Эдмунд Вильсон, автор известной монографии «Клетка и ее роль в развитии и наследственности», также рассматривал строение яйцевой клетки как результат «предшествующего эпигенетического процесса».

В настоящее время ученые далеки от примитивного представления, согласно которому формирование яйцеклетки сводится к вложению совокупности наследственных задатков (генов) в относительно инертную цитоплазму. Образование яйцеклетки в действительности представляет собой сложный эпигенетический процесс, в котором (особенно у высших организмов) принимает участие весь материнский организм. В ходе созревательных делений (мейоза) в ооцит (созревающую яйцевую клетку) передается материнская ДНК, происходит формирование цитоплазмы и особого поверхностного (кортикального) слоя. Вместе с цитоплазмой передаются содержащие ДНК митохондрии. У растений, кроме того, в цитоплазму растущей яйцеклетки переходят хлоропласты со своей ДНК. Рост ооцита высших организмов осуществляется во многих случаях в результате активной деятельности особых клеток, поставляющих питательные вещества и передающих свои митохондрии (жук-плаунец, мушка-дрозофила).

¹¹ К. Бернар. Курс общей физиологии. СПб., 1878, стр. 53.

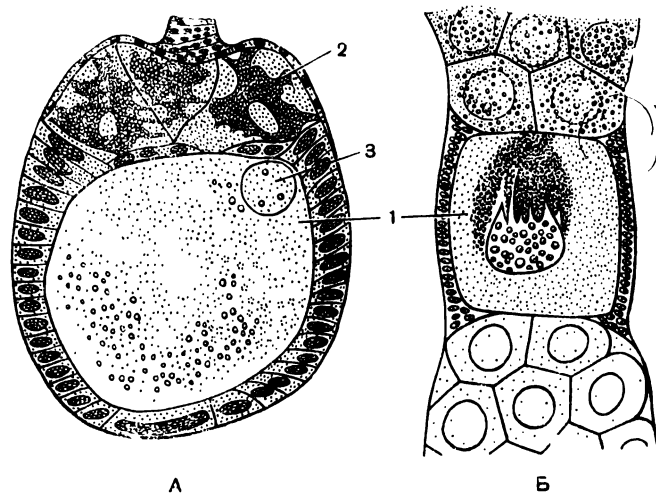


Рис. 14. Яйцо бабочки (А), окруженное фолликулом (1); вверху три питательные клетки (2) с ветвящимися ядрами и ядро яйца (3); яйцо жука плавунца (Б), расположенное между двумя группами питательных клеток (1)

Рис. 15. Перенос митохондрий от питательных клеток к ооциту у мушки дрозофилы

1 — фолликул, 2 — ооцит, 3 — пищевые гранулы (белковый желток), 4 — митохондрии, 5 — ядро (из Равена)

Рис. 16. Распределение артериальных (1) и венозных (2) сосудов оболочки созревающего ооцита лягушки

Рис. 17. Схема строения зиготы

1 — ДНК — наследственный код, 2 — ядерная оболочка, 3 — ядрышко, 4 — оболочка клетки, 5 — кортикальная плазма, 6 — эндоплазматическая сеть, 7 — рибосомы, 8 — митохондрии, 9 — центросома, 10 — пищевые гранулы (2—9 — декорг).

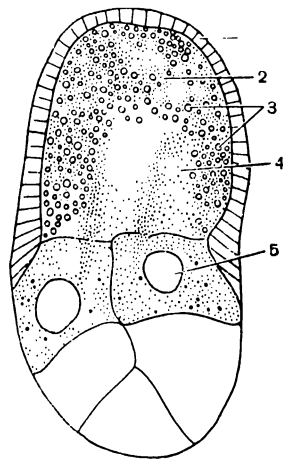


Рис. 15



Рис. 16

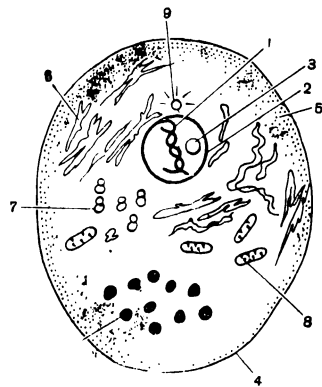


Рис. 17

У многих животных важную роль в формировании ооцита играют окружающие клетки, так называемый фолликул. Фолликул не только синтезирует вещества, поступающие в растущий ооцит, но одновременно выполняет роль шлюза, сортирующего вещества, идущие извне (рис. 14, 15, 16). Особое значение имеет поверхностный слой протоплазмы — носитель кортикального поля, по-видимому, содержащий собственную ДНК. Голландский эмбриолог Ра-вен¹² считает, что кортикальное поле представляет собой как бы «отпечаток» на яйце окружающих структур яичника. Особенности кортикального слоя обуславливают определенную организацию яйца, ответственную за ход ранних стадий развития.

Таким образом, будущему организму передается не только наследственный код в виде специфического чередования азотистых оснований в цепочке ДНК, но и декодирующая организация — декорг, который может расшифровывать этот код. Чем сложнее организм, тем, по-видимому, сложнее наследственный код и совершеннее декорг. Он ведь должен воспринимать и расшифровывать заключенную в ДНК информацию. В противном случае

¹² Х. Равен. Оогенез. М., «Мир», 1964.

эта информация так и останется мертвым капиталом (рис. 17).

«Когда я слушаю музыкальную пьесу,— пишет основатель кибернетики Винер,— то большая часть звука воздействует на мои органы чувств и достигает мозга. Однако, если у меня нет навыков, необходимых для эстетического понимания музыкального произведения, и соответствующей способности к его восприятию, эта информация натолкнется на препятствие»¹³.

Еще более наглядная аналогия. Знания, содержащиеся в книгах, могут быть восприняты и использованы человеком, имеющим какое-то образование и способность к мышлению. Способность воспринимать и расшифровывать информацию, таким образом, зависит от структуры, организации, эрудиции воспринимающего аппарата. Если в цепочке ДНК заключен наследственный код, декорг должен уметь его расшифровать. Это в действительности и осуществляется. Происходят порой даже более удивительные явления. Например, цитоплазматическая организация бактерий может расшифровывать не только код своей ДНК, но и код ДНК вируса. При межвидовой гибридизации декоргу приходится также расшифровывать разные коды.

Наследственный код в ходе эксперимента может быть вместе с ядром изъят из клетки и заменен другим, как это проделывалось при пересадках ядер из дифференцированных клеток в яйцевые, или при пересадке ядра из цитоплазмы амёбы одного вида в цитоплазму другого вида. После подобных микрохирургических операций клетки продолжали функционировать. Обнаружилась способность цитоплазмы «читать» информацию, поступающую из разных ядер. Таким образом, развитие организма обусловлено взаимодействием по крайней мере трех компонентов: а) наследственной программой, преформированной в структуре ДНК; б) декодирующей организацией, развивающейся эпигенетически (декорг); в) внешними условиями развития. В декорг все время вносятся коррективы, с одной стороны, от ДНК, с другой — от внешних факторов, в результате чего увеличивается способность к расшифровке наследственного кода.

¹³ Н. Винер. Кибернетика и общество. М., ИЛ, 1958, стр. 102.

Чтобы расшифровать сложный наследственный код или, как теперь нередко выражаются, извлечь из него информацию, декорг должен обладать не меньшей сложностью. Сложность декорга можно объяснить двумя способами: он может быть сложным с самого начала или усложняется по мере взаимодействия с наследственным кодом.

В индивидуальном развитии организмов наблюдается второй вариант. Декорг сам развивается, увеличивая способность декодирования по мере расшифровки наследственной информации и по мере поглощения дополнительной информации из внешней среды.

Ясно, что полная расшифровка наследственной информации, заложенной в нити ДНК, возможна только по мере усложнения развивающегося организма. При отсутствии соответствующих условий наследственная информация не может быть прочтена. Она будет, как иногда выражаются, репрессирована. Оплодотворенное яйцо млекопитающего развивается во взрослый организм со всеми его многообразными признаками. Тожественный ему в наследственном отношении лейкоцит из кровяного русла выполняет лишь весьма ограниченные функции. Различие между ними — это различие в декоргах.

При искусственном культивировании клеток различных тканей различие между клетками, как правило, сохраняется в течение большого (можно думать, неопределенного) числа поколений. Эти различия нельзя назвать наследственными, так как ткани взяты из одного организма и, следовательно, несут одну и ту же наследственную информацию. Видимо, за эти так называемые эпигеномные различия несут ответственность различия в декоргах клеток разных тканей.

В литературе описаны попытки количественно оценить информацию, заключенную в различных компонентах оплодотворенного яйца или в бактериальной клетке (Кастлер, Моровитц, Линшиц). Равен¹⁴, приводя эти подсчеты, приходит к выводу, что информация, заложенная в структуре цитоплазмы, включая кортикальное поле, не может быть меньше информации, заключенной в ДНК. Можно не соглашаться с расчетами и конкретными оценками Равена, имеющими относительное значение, однако

¹⁴ Х. Равен. Оогенез. М., «Мир», 1964.

совершенно ясно, что информация, передаваемая яйцу взрослым организмом, не ограничивается информацией, поступающей от ДНК. «Слишком много факторов,— писал Браше,— показывает, что на самых ранних стадиях развития цитоплазматическая организация играет ведущую роль»¹⁵.

Таким образом, говоря об индивидуальном развитии, мы имеем в виду преформированный эпигенез, говоря же об организации половых клеток, вынуждены констатировать эпигенез преформированного. Иначе говоря, не может быть преформации без эпигенеза, точно так же, как невозможен эпигенез без преформации. Следовательно, в современном представлении осуществляется своеобразный синтез положительных моментов дарвиновского пангенезиса и вейсмановской идеи о непрерывности зародышевой плазмы. Непрерывность процесса развития достигается путем эпигенеза половых клеток. Преемственность жизни осуществляется не только благодаря преемственности ядерных структур, но и в результате фактической преемственности всей клеточной организации, т. е. не только за счет наследственного кода, но и в результате формирования специфического декорга. Дети получают от своих родителей не только наследственный код, но и дешифровальное устройство!

Фенотип и генотип

Какова относительная роль внешних и внутренних факторов в развитии особи? Этот вопрос вставал перед биологами неоднократно. Как и при решении многих других вопросов, наметились две противоположные точки зрения. Представители одной из них все сводят к внутренним факторам. Такого взгляда придерживался Вейсман. Известный советский биохимик А. Г. Пасынский также рассматривал внешние условия лишь как поставщика свободной энергии и неорганизованного вещества, целиком отрицая их роль в качестве источника дополнительной информации. Сторонники противоположного взгляда, наоборот, преувеличивали роль внешних фак-

¹⁵ J. Brachet. The role of nucleic acids in morphogenesis. Progress in Biophysics. Oxford — London. Pergamon press, 1965, vol. 15.

торов: организм уподоблялся мягкому воску, из которого среда лепит те или иные формы. Наибольшего развития вторая точка зрения получила в высказываниях английского философа Спенсера, основателя школы неоламаркизма.

Между тем фактический материал современной биологии, а также проникновение в биологию идей кибернетики, по-видимому, дают возможность ответить на этот вопрос более удовлетворительно. Большую роль сыграли исследования датского физиолога растений Вильгельма Йогансена.

В 1909 г. Йогансен сформулировал получившие всеобщее признание научные термины — ген, генотип, фенотип. Под фенотипом понималась совокупность признаков, то, что непосредственно обнаруживается, под генотипом — совокупность наследственных задатков или генов, то, что наследуется. В последующих публикациях Йогансен значительно уточнил содержание этих терминов. В 1926 г. в третьем издании классического труда «Элементы точного учения о наследственности» он писал: «Основа всего индивидуума дается, конечно, конституцией обеих гамет¹⁶, в результате слияния которых возникает организм... Генотип, как он представлен в зиготе¹⁷ обуславливает все возможности развития особи, возникшей в итоге оплодотворения, и означает, следовательно, норму реакции данного организма... Фенотип особи мы определяем как совокупность доступных непосредственному наблюдению или анализу признаков. Описательно он представляется крайне расчлененным, морфологически — как элементы при постройке, физиологически — как отдельные свойства или функции, химически — в виде отдельных составных частей и пр. Но живой организм нужно понимать как целое, как единую систему не только во взрослом состоянии, но и в течение всего развития... Фенотип не просто сумма признаков, он является выражением очень запутанных взаимоотношений... часто весьма запутанные взаимоотношения генотипа и среды определяют фактические свойства каж-

¹⁶ Гамета — зрелая половая клетка (яйцо или спермий).

¹⁷ Зигота — продукт слияния гамет, продукт оплодотворения.

дого организма, его фенотип»¹⁸. Утверждая, что фенотип организма представляет собой выражение и результат совокупного действия генотипа и среды, Иогансен тем самым дал четкий ответ на вопрос, сформулированный в начале этого раздела: признаки организма обуславливаются и внутренними особенностями и внешними факторами. Поэтому в фенотипе заключено большее количество информации, чем в генотипе.

Согласно Гертвигу, развитие многоклеточного организма из оплодотворенного яйца или его аналогов при вегетативном размножении представляет собой эпигенетический процесс, основа которого преформирована в строении исходной клетки. Внешнее (запасы желтка, пищи, соли, вода, газы, источники энергии, температурный режим, различные раздражители), влияя на ход развития растущего организма, «превращается во внутреннее, так что итог внутренних причин постоянно возрастает за счет внешних причин». При этом, с одной стороны, изменяется декор, с другой — повышается способность к поглощению дополнительной внешней информации.

Подобная точка зрения неизбежно следует и из общих положений кибернетики. Ее основатели Винер и Нейман независимо друг от друга пришли к выводу, что достаточно сложная система обладает способностью сама накапливать информацию за счет поглощения ее из среды, становясь все более сложной. Организация половой клетки высшего многоклеточного организма — одна из наиболее сложных систем. Нет никаких оснований отказывать ей в способности к поглощению и переработке внешней информации. Происходит то, что известный физик Шредингер очень удачно назвал «извлечением упорядоченности из внешней среды»¹⁹.

Против концепции Шредингера выступил А. Г. Пасынский. По его мнению, «живые организмы извлекают из среды вовсе не запас упорядоченности, а запас свободной энергии»²⁰. Это якобы доказывается возможностью питания организмов «простой смесью аминокислот, сахаров и других низкомолекулярных веществ». Па-

¹⁸ W. J o h a n s e n. Elemente der exacten Erblchkeitslehre. 1926, G.Fischer, S. 165—170.

¹⁹ Э. Шредингер. Что такое жизнь с точки зрения физика? М., ИЛ, 1947.

²⁰ А. Г. Пасынский. Биофизическая химия. М., изд-во «Высшая школа», 1963.

сынский, однако, не учел, что, во-первых, аминокислоты, в особенности незаменимые, не говоря уже о витаминах, не принадлежат к числу «неупорядоченных веществ». Большинство высших организмов не может их синтезировать и вынуждено с помощью сложных приспособлений добывать непосредственно у продуцентов или охотиться за потребителями продуцентов. Да и простые вещества, такие как кислород, также представляют собой результат весьма упорядоченной деятельности фотосинтетиков. Это не просто газ, а продукт сложного физиологического процесса. Поглощая кислород, организмы пользуются упорядоченной деятельностью фотосинтетиков. Во-вторых, кормить животных набором аминокислот и сахаров может человек, т. е. «достаточно упорядоченная система». Но дело не только в этом. Извлекая из среды свободную энергию, организм не может не извлекать информацию. Ведь при поглощении энергии и простых веществ организм растет, изменяется его форма. Тем самым изменяется его отношение к внешнему миру. Малек судака, например, питается мелкими рачками, взрослый судак становится хищником. Простые количественные изменения, вызванные питанием, превращаются в изменения качественные, в принципиально иное отношение к факторам среды. А это неизбежно ведет к изменению информационного взаимодействия организма и среды, т. е. к поглощению новой информации (увеличение количества пищи, переход на питание другими объектами, перемещение в другую среду обитания).

Замечательно, что все это было совершенно ясно в конце прошлого века замечательному русскому ученому-дарвинисту К. А. Тимирязеву. В речи «Витализм и наука», прочитанной в 1894 г., Тимирязев говорил: «Растение не только воспринимает вещество и пользуется доступными ему источниками энергии, но из этих веществ, за счет этой энергии, создает формы, способные в свою очередь к возможно совершенной эксплуатации этого вещества, этой энергии. Таким образом, форма является не только результатом, но и условием для дальнейшего осуществления тех же процессов питания и роста»²¹.

²¹ К. А. Тимирязев. Витализм и наука. Избранные сочинения, т. III. М., Сельхозгиз, 1949, стр. 615.

При большой гетерогенности онтогенеза один и тот же, казалось бы, простой фактор среды, например температура, не одинаково влияет на ход разных процессов. Видоизменяясь под влиянием изменения одного и того же фактора по-разному, эти процессы извлекают из него разную информацию, многократно затем перекодирующуюся в результате взаимодействия частей развивающегося организма. Таким образом, чем сложнее организм, тем многообразнее воспринимается воздействие внешних факторов. Из казалось бы простых факторов развивающийся организм извлекает многообразную информацию. Недоучет этого неизбежно приводит к своеобразному неопреформизму. В самом деле, если среда не вносит в ход развития ничего нового, если она представляет собой лишь источник свободной энергии и относительно простых веществ, то все мельчайшие особенности организации развивающегося и взрослого организма должны быть строго преформированы в исходной клетке. Отсюда следует, что сходные по генотипу организмы в различных условиях развития должны развиваться совершенно одинаково.

Этот вывод, однако, противоречит элементарным биологическим фактам. Иогансен совершенно четко показал, что особи, имеющие одинаковый генотип, но развивающиеся в разных условиях, оказываются различными. Следовательно, особи одного генотипа извлекают в разных условиях разную информацию. Ряд пустынных злаков — эфемеров, по данным советских ученых А. П. Шенникова и А. Ф. Иоффе, в окрестностях Ленинграда превращаются в озимые и многолетние формы. В ботаническом саду Академии наук СССР на Кольском полуострове цветут и плодоносят более пятнадцати лет некоторые растения Алтая, живущие на родине около пяти лет. Пришельцы с юга приобретают в Батуми период покоя, а северные растения, напротив, его утрачивают. Аналогичные примеры широко известны и у животных. Условия кормления и содержания оказывают огромное влияние на сельскохозяйственных животных. У севанской форели, пересаженной в озеро Иссык-Куль в Киргизии, изменилась морфология, образ жизни. Она перешла на частичное питание рыбой. Рост форели ускорился в полтора раза по сравнению с ростом в Севане.

Интересный факт привел английский зоолог Де Бир.

Начиная с силура, т. е. примерно 300 млн. лет назад, позвоночные имеют два глаза. Этот признак весьма постоянен и появляется практически всегда. Однако достаточно прибавить к воде, где происходит развитие рыбки фундулюс, хлорной магнезии, и глаза не развиваются. Значит, для развития глаз нужны не только какие-то факторы, преформированные в структуре яйца, но и определенные условия развития. Причем необходимые условия сводятся не просто к объему пищевого материала и притоку дополнительной свободной энергии, они несут и определенный запас информации.

Довольно распространена точка зрения, согласно которой поглощение информации из внешней среды начинается осуществляться на относительно поздней стадии развития. Факты эту точку зрения не подтверждают. Развитие яиц, как правило, начинается с установления определенной полярности, которая обычно возникает под влиянием внешних причин. Например, яйцеклетка бурой водоросли фукуса начинает развиваться лишь как следствие неодинакового освещения различных ее частей. Плоскость первого деления проходит перпендикулярно направлению освещения, корнеподобное образование (ризонд) развивается на менее освещенной стороне. Американский исследователь Чайлд на основании многочисленных экспериментов на самых различных объектах (от кишечнополостных до позвоночных) пришел к выводу, что полярность и симметрия в их начальной и простейшей форме определяются количественными различиями в уровне метаболизма разных частей яйцеклетки, что в свою очередь зависит от каких-то количественных различий в условиях. Иначе говоря, «чисто количественные различия во внешних условиях, отражающиеся на скорости процессов метаболизма, часто действуют организующе или реорганизующе»²². Для одних яиц в качестве таких внешних дифференцирующих факторов служат освещение, сила тяжести, поступление кислорода, прикрепление к субстрату, для других — неравномерность условий формирования яйцеклетки в яйчнике, например, место прикрепления ооцита, для третьих — область проникновения спермия и т. д. Если фор-

²² Ч. М. Чайлд. Роль организаторов в процессах развития. М., ИЛ, 1948, стр. 125.

мирование яйцеклетки представляет собой эпигенетический процесс, значит этот процесс осуществляется непрерывно, пока клетка живет и развивается.

На низших ступенях филогенетической лестницы у кишечнорастворимых, плоских червей, у растений дифференцирующая роль внешних условий отчетливо обнаруживается на всех стадиях развития. У высших форм отношения менее очевидны. Поэтому широким распространением пользуется точка зрения, согласно которой в эволюции происходит своеобразная эмансипация организма от факторов внешней среды. При этом внешние факторы развития якобы заменяются внутренними. Сторонники подобных представлений обычно ссылаются на известное выражение Клода Бернара «постоянство внутренней среды есть условие свободной независимой жизни»²³. Однако независимость жизни Клод Бернар понимал совсем не так, как некоторые из его последователей. «Независимость и самопроизвольность жизненных проявлений,— писал он в той же книге,— есть только ложная, кажущаяся видимость, немедленно опровергаемая изучением фактов»²⁴. В заключительной лекции, касаясь высших организмов, он говорил: «В постоянной жизни существо кажется свободным, независимым от внешних космических условий, и жизненные проявления, по-видимому, подчиняются только внутренним условиям. Эта кажущаяся видимость, как мы показали, есть только иллюзия, а напротив, именно в механизме постоянной или свободной жизни и обнаруживаются самым характеристическим образом тесные отношения между этими двумя порядками условий»²⁵.

Исследования физиологов полностью подтверждают мысль Клода Бернара. Осмотическое давление крови, концентрация сахара в крови, температура тела и ряд других показателей жизнедеятельности теплокровных животных поддерживаются на определенном уровне. Достигается это в итоге работы различных механизмов, весьма тонко регулирующих все отклонения от нормы. Если, например, под влиянием повышенной мышечной нагрузки в крови снижается концентрация сахара,

²³ К. Бернар. Курс общей физиологии. СПб., 1878, стр. 47.

²⁴ Там же, стр. 21.

²⁵ Там же, стр. 288.

в кровь начинает поступать гормон надпочечников — адреналин, стимулирующий в печени распад гликогена до глюкозы. Поступающая в кровь глюкоза пополняет нехватку сахара. В регуляции участвуют также клетки мозга, гипофиз.

Чтобы нормально функционировать, сложный организм с помощью органов чувств и нервных окончаний, локализованных во всех внутренних органах, «непрерывно получает информацию о малейших изменениях во внешней и внутренней среде»²⁶. Организм высшего животного, таким образом, непрерывно оповещается «о всех видах энергий, с которыми он соприкасается во внешнем мире (свет, тепло, химические воздействия, механические воздействия и т. д.)»²⁷ И. П. Павлов сообщает об опытах на собаках, у которых одновременно выключались обоняние, слух и зрение. После такой операции собака спит 23½ часа в сутки. Постоянный приток информации из внешнего мира, следовательно, оказывается необходимым условием нормальной жизнедеятельности. Какая же тут эмансипация организма от среды!

Советский генетик-невропатолог С. Н. Давиденков на основе анализа огромного материала пришел к выводу, что «нет ни одного наследственно обусловленного признака, который развивался бы независимо от всей сложной окружающей обстановки, и лишь однообразная стандартность этой обстановки заставляет нас подчас забывать об этом, сводить все к генотипу»²⁸. Во всех случаях, даже в тех, когда зародыш оказывается в большей или меньшей степени изолированным от окружения (зародыш птицы в скорлупе), «мы вправе с полной уверенностью утверждать, что ни один организм не может достигнуть зрелости, не получая информации из окружающей среды, например в виде пищи»²⁹, — пишет Равен. По мнению этого исследователя, «лишь очень малая доля информации, содержащаяся во взрослом организме,

²⁶ П. К. Анохин. Физиология и кибернетика. Сб. «Философские вопросы кибернетики». М., Соцэкономиздат, 1961, стр. 281.

²⁷ Там же, стр. 282.

²⁸ С. Н. Давиденков. Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии. Л. Изд-во Гос. ин-та усовершенств. врачей, 1947, стр. 21.

²⁹ Х. Равен. Оогенез. М., «Мир», 1964, стр. 256.

получена от яйца; подавляющая часть этой информации получена из окружающей среды»³⁰. Иначе говоря, «на базе относительно простой структуры одной клетки (зиготы), специфические особенности которой унаследованы от материнского организма, развивается сложная надстройка, определяемая, с одной стороны, этой спецификой, а с другой стороны, взаимодействием с факторами внешней среды... В результате этого организм создается хотя и на унаследованной основе, но в сущности каждый раз заново (путем «эпигенеза»)»³¹.

При обсуждении вопроса об эмансипации организма от среды многие выдающиеся исследователи обращают внимание на большую автономность в развитии яиц некоторых животных. Яйца паразитических червей, например лошадиной аскариды, согласно классическим исследованиям М. М. Завадовского, способны развиваться в растворах сулемы, медного купороса, соляной кислоты, едкого натра. Пять наружных оболочек защищают яйцо этого круглого червя от механических воздействий и проникновения вредных химических веществ. Через них проходят только кислород, углекислота и вода. Для развития куриного яйца необходимы лишь кислород, определенная влажность воздуха и температура около 37° С.

Во всех подобных случаях, однако, фактически имеет место не эмансипация развивающегося эмбриона от среды, а обеспечение родителями оплодотворенного яйца специфической средой. Дело в том, что в процессе эволюции организмы приобретают способность передавать потомкам не только ДНК и декорг, но и особые запасы питательных веществ, обеспечивающие ранние стадии развития. Первичная связь между поколениями с помощью клеток начинает все больше и больше осложняться различными вторичными формами связи между фенотипами родителей и детей. Обеспечение яйца питательным материалом, внутриутробное развитие, питание молоком матери, различные формы заботы о потомстве, передача традиций путем подражания — вот далеко не полный перечень форм связи между поколениями, то,

³⁰ Х. Рааген. Оогенез. М., «Мир», стр. 257.

³¹ И. Н. Шмальгаузен. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, «Наука», 1968, стр. 212.

что советский генетик А. Н. Промптов³² очень удачно назвал «биологическим контактом поколений». По различным каналам таких биологических контактов родителей и детей также происходит передача информации от предков потомкам. Причем этот вид передачи информации в эволюции приобретает все большее значение. Происходит, следовательно, не эмансипация организма от среды, а коренная перестройка самой среды.

В ходе эволюции прогрессивно возрастает роль биотических факторов среды и соответственно уменьшается значение физико-химических условий, которые к тому же сами существенно преобразуются жизнью. Таким образом, половая клетка представляет собой сложную систему с большим запасом внутренней информации, обуславливающим поглощение и переработку внешней информации. Нередко, особенно у высокоорганизованных форм, внешняя информация в процессе эпигенеза половой клетки закладывается матерью в яйцо в виде специфических запасов питательных веществ, необходимых для начальных моментов развития.

Согласно Иогансену, фенотип — это результат взаимодействия генотипа и среды. Выражаясь несколько иначе, можно сказать: расшифровка в фенотипе генотипической информации происходит путем поглощения из среды вещества, энергии и внешней информации. Поглощение и переработка информации, поступающей вместе с веществом и энергией, следовательно, лежат в основе жизнедеятельности.

— Большое значение внешних факторов в развитии фенотипа привело некоторых исследователей к мысли о необходимости придумать какое-то особое обозначение для ненаследственного в организме. В частности, немецкий генетик Сименс ввел понятие «паратип». Иогансен выступил с резкой и вполне справедливой критикой этого нововведения. «Все принадлежащее к фенотипу, — пишет он, — т. е. все свойства вообще, наблюдаемые у организма как таковые, не наследственны. Они всегда являются выражением прямых или не прямых реакций генотипа (идиотипа Сименса) с факторами среды. Термин

А. Н. Промптов. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М., Изд-во АН СССР, 1956.

Сименса «паратип» как бы указывает, что существуют признаки, ничего общего не имеющие с генотипом данного организма, т. е. «чисто фенотипические». Но таких признаков у организма вообще не имеется. Ничто не может быть «чисто фенотипическим», ибо фенотипы являются обязательными реакциями генотипа... например, особые способы заживления ран, реакции на инфекции, на трансплантацию и другие внешние воздействия, конечно, обусловлены прямо или косвенно генотипом данного организма, например, через внутреннюю секрецию»³³. Говоря коротко, фенотип — ненаследуемое — представляет собой форму реализации генотипа, наследуемого в конкретных условиях жизни. Все признаки развивающегося организма, включая и различные формы поведения, генотипически обусловлены, но ненаследственны. Наследуемость и генотипическая обусловленность — разные явления.

Еще раз о генотипе

Йогансен определил генотип как совокупность генов — наследственную основу развития. Он не связывал понятие ген с каким-либо материальным элементом клетки, понимая под геном единицу наследственного отличия. Развитие генетики не пошло по пути, начатому Йогансеном. В 1903 г. была обнаружена связь наследующихся отличий с хромосомами. Успехам школы американского генетика Моргана наука обязана отождествлению гена с частью хромосомы. Йогансен, Гейц и ряд других исследователей протестовали против моргановского понимания гена, однако эти протесты не были услышаны. Ген стал частью (локусом) хромосомы. Так как генотип, по определению Йогансена, представляет собой совокупность генов, то в новой, моргановской трактовке он практически отождествляется с хромосомным аппаратом.

Развитие сначала биохимической, а затем молекулярной генетики позволило определить наследственно

³³ W. J o h a n s e n. Elemente der exacten Erblchkeitslehre. Jena, G. Fischer, 1926, S. 708.

значимую часть хромосомы или ее аналогов у бактерий и вирусов. Таковой оказалась ДНК (у некоторых вирусов — РНК). Логика развития генетики привела, таким образом, к равенству: генотип = хромосомная ДНК. Из этого равенства следует, что генотип в современном понимании существенно отличается от генотипа в понимании Иогансена: современное содержание этого понятия значительно уже иогансеновского. Один из основателей советской генетики А. С. Серебровский, обратив внимание на эволюцию содержания понятия генотип, предложил называть генотип в смысле Иогансена, строение зиготы, обуславливающее особенности развития, термином голотип (от греческого слова «голос» — целый). При таком подходе в понятие голотип входит, с одной стороны, генотип или совокупность хромосомных генов, с другой — все другие элементы клетки, играющие ту или иную роль в развитии и наследственности.

Другое предложение недавно сделал советский эмбриолог А. А. Нейфах. Он предложил по существу вернуться к иогансеновскому определению генотипа. «Генотип клетки, следовательно, состоит из набора генов и элементов структуры клеточных компонентов»³⁴. Оба предложения не противоположны друг другу. Однако с позиций элементарной логики, пожалуй, следует принять предложение А. С. Серебровского, так как при этом сохраняется определенное отношение между генотипом и генами. И все же вместо термина голотип лучше употреблять более старый термин идиотип (зародышевый тип) — производное от предложенного выдающимся немецким биологом Негели и использованного Вейсманом термина идиоплазма (зародышевая плазма). В начале нашего столетия этот термин широко применяли в качестве синонима термина генотип Сименс и Гертвиг.

Таким образом, оплодотворенная яйцеклетка или ее аналог при вегетативном размножении характеризуются определенной организацией, обуславливающей особенности индивидуального развития. Это идиотип. Он включает закодированную в структуре ДНК наследст-

³⁴ А. А. Нейфах. Происхождение митохондрий и проблема самовоспроизводящихся структур в клетке. Сб. «Митохондрии». М., «Наука», 1966, стр. 41.

венную информацию — генотип и декодирующую организацию — декорг. Генотип устанавливается в момент оплодотворения. Декорг возникает эпигенетически. В ходе индивидуального развития генотип сохраняет относительное постоянство. Декорг, наоборот, изменяется, что обуславливает последовательную расшифровку кода, записанного в нити ДНК путем чередования азотистых оснований. Декорг изменяется не только под влиянием генотипа, но и под воздействием внешних факторов. Индивидуальное развитие представляет собой выражение взаимодействия идиотипа с факторами среды. Поскольку идиотип включает декорг — структуру, возникающую эпигенетически, условия развития материнского организма находят отражение в его формировании.

Наследственная изменчивость и ее фенотипическая форма

Из представлений о генотипе и фенотипе следует, что существуют три основные категории внутривидовой изменчивости.

1. Изменчивость наследственных структур клетки, в основном генотипическая изменчивость, т. е. изменчивость ДНК. Говоря о наследственно значимых структурах клетки, может быть, правильнее было бы говорить о идиотипической изменчивости. Однако, как показывают фактические данные, подавляющая часть наследственного разнообразия сводится к различиям генов и хромосом, т. е. к генотипическим изменениям. Различия в структуре цитоплазмы отступают на задний план, они буквально тонут в массе генотипических различий.

Основной источник генотипической изменчивости — мутации. Так называют стойкие, передающиеся из поколения в поколение изменения генов или перестройки хромосом и хромосомных комплексов. Причина мутаций — изменения в клеточном метаболизме, вызванные различными факторами физической, химической и биологической природы.

Различные генные мутации могут при скрещиваниях комбинироваться между собой, увеличивая размах генотипической изменчивости. Вслед за работами известно-

го советского генетика С. С. Четверикова³⁵, обнаружившего в природе у мух-дрозофил огромное наследственное разнообразие, многие исследователи показали, что это не исключительный случай, а общебиологическое явление. Все изученные дикие виды растений и животных оказались буквально насыщенными изменениями генов. Таким образом, наследственное многообразие диких популяций организмов — хорошо установленный факт.

2. Другая категория изменчивости вызвана неоднородностью условий развития особей одного генотипа. Такая изменчивость называется модификационной.

3. Третья категория — изменчивость фенотипическая. Она представляет собой изменчивость конкретных признаков развивающихся организмов. В фенотипической изменчивости, таким образом, находят свое выражение и разнообразие генотипов и неоднородность условий развития.

К трем перечисленным основным категориям изменчивости в последнее время прибавилась четвертая — эпигеномная изменчивость. К ней относятся обратимые изменения функций генов, вызванные изменениями декорга.

Эпигеномные изменения происходят при дифференциации клеток в ходе индивидуального развития. В последние годы, однако, описаны эпигеномные изменения функций генов, стойко сохраняющиеся в ряде последовательных поколений. Так, у некоторых растений под влиянием раздражения и канцерогенного агента (вещества, вызывающего раковую опухоль) развиваются опухолеподобные выросты — так называемые корончатые галлы. В клетках галлов начинают функционировать новые синтетические механизмы, не свойственные нормальным клеткам. В результате, такие клетки приобретают способность развиваться на весьма простой питательной среде, к чему обычные клетки не способны. Однако при пересадках на нормальное растение новые свойства постепенно утрачиваются и после третьей пересадки из клетки галла образуются нормальные побеги, дающие нормальные семена.

³⁵ С. С. Четвериков. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. «Ж. эксперимент. биол.», 1926, т. 2, вып. 1.

Не будем пока касаться не вполне ясного класса эпигеномных изменений. Займемся тремя основными группами. При ближайшем рассмотрении четкость в их разграничении перестает быть таковой. О генотипической изменчивости мы обычно судим по разнообразию признаков фенотипа, поэтому она неизбежно отражает закономерности формирования фенотипов. У животных альбиносов не обнаруживаются мутации окраски. У бескрылых насекомых невозможно учитывать генотипические изменения, проявляющиеся как изменения формы крыловой пластинки, ее размера, характера жилкования. Советский ученый Гаркави в 1928 г. показал, что в условиях хорошего содержания и кормления обнаруживаются существенные различия в молочной продуктивности коров, не проявляющиеся при скудном кормлении. Более того, средние по продуктивности коровы в других условиях оказались высокопродуктивными. Иначе говоря, одни и те же наследственные особенности в разных условиях развития, изменяющих фенотип, проявляются по-разному.

Обобщение большого литературного материала, в частности работ наших выдающихся генетиков Н. В. Тимофеева-Ресовского³⁶, Б. Л. Астаурова³⁷ и А. Н. Промптова³⁸, а также собственные исследования привели автора этих строк в 1934—1935 гг. к следующим выводам. Специфика каждого генотипического изменения определяется конкретными особенностями фенотипа. Изменение фенотипа путем генотипических изменений или в результате взаимодействия с каким-либо фактором среды, например температурой, питанием, влияет на характер проявления наследственных изменений. Поэтому специфика генотипической изменчивости двойственна по своей природе. С одной стороны, имеется первичная специфичность, связанная с закономерностями изменчивости хромосом или их аналогов у низших организмов, с дру-

³⁶ Н. В. Тимофеев-Ресовский. О фенотипическом проявлении генотипа. «Ж. эксперимент. биол.», 1925, т. 1, вып. 3—4.

³⁷ Б. Л. Астауров. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster*. «Ж. эксперимент. биол.», 1927, т. 3, вып. 1—2.

³⁸ А. Н. Промптов. Плейотропная геновариация *Polimorpha* у *D. funebris*. «Ж. эксперимент. биол.», 1929, т. 5, вып. 3—4.

гой — специфичность вторичная, обусловленная тем, что первичная специфичность в разных типах развития реализуется по-разному. Следует говорить о действительной генотипической изменчивости и о ее фенотипической форме.

В эволюции органического мира и практике селекции наследственная изменчивость всегда выступает в своей фенотипической форме. Поэтому эта форма оказывается весьма существенной при определении возможного направления исторических преобразований видов и пород.

Глава II

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

«Вопрос об агрофонах, на которых ведется селекция, об условиях кормления, равно как и об условиях развития имеет первостепенное значение»¹.

Н. И. Вавилов

Эволюция и среда

В биологии под развитием обычно понимается один из двух процессов: индивидуальное развитие высших организмов — онтогенез, и историческое развитие организмов, эволюция органического мира. Оба процесса имеют нечто общее: относительно простое становится более сложным. Так как мерой сложности, организованности, по Винеру, является запас информации, он должен возрастать и в индивидуальном развитии и в эволюции. Информация не может возникать из ничего. Значит она поглощается развивающимся организмом или эволюирующей группой из окружающей среды. О поглощении информации в ходе индивидуального развития особи уже говорилось. Этот процесс лежит в основе преобразования относительно просто организованной зиготы — начального момента развития — в сложный многоклеточный организм. А каким образом происходит накопление и преобразование информации в эволюции, каков механизм исторического процесса?

После появления великого труда Дарвина «Происхождение видов» возникло два основных направления в решении этого вопроса. Сторонники одного из направлений, неоламаркисты, во главе с философом Спенсером призывали вернуться к концепции Ламарка, объяснявшего возникновение новых признаков наследованием результатов прямого влияния среды и упражнения органов.

¹ Н. И. Вавилов. Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных. «Генетика», 1965, № 1.

Сторонники другого направления — неодарвинисты — целиком отрицали роль прямого приспособления к среде и наследования результатов упражнения органов в эволюции. Устами своего главного представителя Вейсмана они провозгласили тезис о всемогуществе естественного отбора. Согласно их взглядам наследственные изменения появляются в зародышевой плазме независимо от среды, которая их лишь сортирует. Ненаследуемые изменения, возникающие под прямым воздействием среды, по мнению неодарвинистов, никакой роли в эволюции не играют.

Своеобразен путь развития теории Дарвина. В конце прошлого и в самом начале нашего века в связи с развитием генетики появилось большое количество антидарвинистических теорий. Лишь в конце двадцатых и начале тридцатых годов С. С. Четвериков в нашей стране, Р. Фишер, Д. Холден в Англии и С. Райт в США пришли к выводу, что генетика не только не противоречит дарвинизму, но и может служить ему надежным фундаментом. Из этих работ развилось, однако, особое направление исследований, получивших название генетической теории естественного отбора. Ценность этого направления в количественной трактовке эволюционного процесса. Такие явления, как мутационный процесс, естественный отбор, начали фигурировать в форме «мутационного давления», «селекционного давления» и т. д. Эволюционный процесс стал рассматриваться как взаимодействие случайных генетических явлений (мутации, рекомбинации, изоляция, оплодотворение) с направляющей функцией естественного отбора.

Так как в ходе эволюции существенную роль играют и случайные явления, генетическая теория естественного отбора, отражая такие явления, позволяет объяснить некоторые стороны эволюционного процесса. Не следует, однако, преувеличивать значение этих сторон. Нельзя не согласиться с И. И. Шмальгаузенем, который писал: «Несмотря на большое значение уже достигнутых результатов, подобные исследования не вскрывают всего механизма эволюции и не дают полного объяснения его закономерностей. При таком подходе в тени остается индивидуальное развитие организмов, ведущее к реализации фенотипа. Так как именно фенотипы являются активными носителями жизни и объектами естественного

го отбора, то ход индивидуального развития не может не иметь значения для эволюции. И, наконец, самое главное, в генетической теории естественного отбора не видно организма как такового с его активной борьбой за свою жизнь. Понятие борьбы за существование, лежащее в основе теории Дарвина, совершенно выпало. Естественный отбор выступает как внешний фактор, а сам организм — как пассивный объект, с которым оперирует естественный отбор. Это не является верным отражением действительных соотношений»¹.

И. И. Шмальгаузен говорит о том, как важно при разработке эволюционных проблем учитывать закономерности индивидуального развития особей. Ведь в фенотипах отражены не только наследственные особенности организма, но и своеобразные условия развития. Одни и те же наследственные свойства в различных условиях развития реализуются по-разному. Значит отбор даже по одному и тому же признаку, но в разных условиях развития будет приводить к различным результатам.

Таким образом, ни неолamarкизм, ни неодарвинизм, ни генетическая теория естественного отбора не могли объяснить механизм эволюции. Требовался новый материал и новые подходы. И то и другое появилось в ходе дальнейшего развития генетики. Генетические исследования, и особенно исследование В. Иогансена, подорвали основы наивной веры в наследование приобретенных признаков. Оказалось, что признаки взрослого организма как таковые вообще не наследуются. Обнаружилось, что наследуемость тех или иных различий между особями в пределах вида обусловлена в подавляющем большинстве случаев различием в хромосомах. Так как эволюционный процесс основывается на стойких наследственных преобразованиях, то эволюция организмов в какой-то мере связана с эволюцией интимной структуры и физиологии хромосомного набора клетки, ее генотипа. Подобное положение создает, однако, явные трудности: в самом деле, три положения являются очевидными:

1. В процессе эволюции происходит изменение всех

¹ И. И. Шмальгаузен. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, «Наука», 1968, стр. 39.

признаков организма. 2. Не все признаки передаются потомству, наследуются лишь морфофизиологические особенности клетки и, в частности, морфофизиологические особенности хромосом. 3. Клетка, а тем более хромосомный аппарат не представляет собой, как думали преформисты, подобия взрослого организма.

Если все три положения сопоставить друг с другом, то, естественно, возникает вопрос, каким образом происходит эволюционное преобразование непосредственно не передающихся признаков? Каким образом возникают различия в строении цветка у растений, раз сами цветы не передаются следующему поколению, или как происходят тончайшие преобразования инстинктов, прекрасно приспособленных к определенной жизненной ситуации, если инстинкт исчезает с гибелью особи? Иначе говоря, какова эволюционная связь между наследственным, ускользающим от непосредственного контроля отбором и контролируемым отбором ненаследственным? Решить эту проблему пытались многие авторы. В нашей стране наибольший интерес представляют работы генетика В. С. Кирпичникова, эволюционистов Е. И. Лукина, И. И. Шмальгаузена.

Представляя большой теоретический интерес, проблема соотношения наследственного и ненаследственного имеет огромное практическое значение. Это — проблема роли условий развития в селекции растений и животных. В 30-е годы, когда в нашей стране особенно остро встал вопрос о поднятии продуктивности животноводства и урожайности культурных растений, проблема роли условий развития в отборе обсуждалась среди широкого круга биологов, зоотехников, растениеводов, селекционеров. Нужны были какие-то новые подходы и точные эксперименты. На основе высказываний наших крупнейших биологов Н. К. Кольцова, А. С. Серебровского, Б. П. Токина мне удалось сформулировать конкретную тему, доступную экспериментальной разработке, — «Отбор в различных условиях проявления признака».

Отбор в различных условиях проявления признака

Теоретической основой исследований роли условий развития в отборе послужили высказывания Иогансена о генотипе и фенотипе. Сформулированное представление о фенотипической форме наследственной изменчивости неизбежно ведет к следующему выводу: отбор даже по одному и тому же признаку в разных условиях его проявления должен приводить к существенно различным результатам. Теоретический вывод был проверен экспериментально путем отбора в наследственно однородных (гетерогенных) культурах мушки-дрозофилы на максимальное проявление мутации «безглазие» в разных условиях развития (рис. 18). Этот признак характеризуется более сильным проявлением при развитии личинок на свежем корме и слабее проявляется на корме, измененном жизнедеятельностью личинок. При максимальном проявлении мухи совершенно лишены глаз, при слабом проявлении глаза приближаются по внешнему виду к нормальным. Признак очень изменчив: нередки случаи асимметричного проявления, в результате чего муха имела только один глаз. При отборе на большее проявление признака использовались культуры, в которых безглазие было выражено сильнее. Отбор на безглазие при воспитании на свежем корме повысил проявление признака, в культурах появилось большее количество безглазых мух. Однако реакция на старый корм существенно не изменилась: проявление признака в этом случае оставалось более низким, чем при развитии на свежем корме.

Иной результат получился при развитии на старом корме, измененном жизнедеятельностью личинок. Не только повысилось проявление признака, но и принципиально изменилась норма реагирования на внешние условия: проявление безглазия на старом корме сделалось более высоким, чем на свежем (рис. 19). Ясно, что при отборе на безглазие в условиях старого корма сохранялись не те наследственные особенности, которые проявлялись при отборе на свежем корме. Следовательно, «условия, в которых велся отбор, материализовались в виде особенностей генотипа, специфического характера реакции гено-

типа на факторы среды»². Был обнаружен простейший механизм перехода информации о специфичности среды в генотипическую информацию нормы реагирования.

Дарвин подразделил изменчивость на неопределенную и определенную. В соответствии с современными генетическими представлениями «неопределенная изменчивость — это главным образом изменчивость генотипическая (изменчивость ДНК). На ее основе происходят стойкие изменения нормы реакции. Определенная изменчивость охватывает класс изменений фенотипа, возникающих в основном под воздействием каких-либо вполне определенных факторов среды. В рассмотренном выше эксперименте определенное изменение — проявление безглазия при переходе от свежего корма к старому. Изменив форму проявления неопределенной генотипической изменчивости, определенное изменение фенотипа изменило ход и соответственно результат отбора. Поэтому определенная изменчивость, придавая фенотипическую специфику изменчивости неопределенной, оказывается в ходе эволюции весьма существенной.

Наследственная изменчивость, как изменчивость хромосом, не идет в направлении отбора. Однако, поскольку отбор изменяет конкретные признаки, он открывает все новые и новые возможности обнаружения наследственных изменений как раз на фоне изменяющихся признаков. Поэтому фенотипическая форма наследственной изменчивости всегда будет следовать за изменяющим фенотип отбором.

Неоламаркисты, признававшие так называемое наследование приобретенных признаков, не могли объяснить ход эволюции, потому что игнорировали механизм наследования. Неодарвинисты, отрицая значение в эволюции ненаследуемых признаков, становились в тупик, когда дело доходило до выяснения причин возникновения и развития фактически ненаследуемых приспособительных реакций, согласованности в развитии частей развивающегося организма. Представление о ненаследственном (фенотипическом) как о форме развития наследственного (генотипического, или, точнее, идиотипического)

² М. М. Камшилов. Отбор в различных условиях проявления признака. «Биологический журнал», 1935, т. 2, № 6.

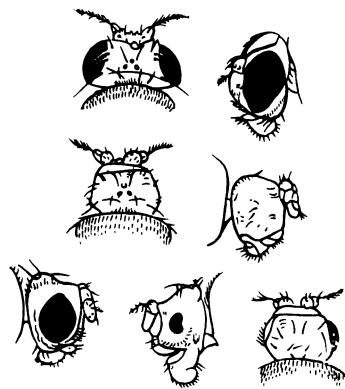


Рис. 18. Изменчивость выражения мутации «безглазие» у мухи дрозофилы. Вверху — головы мухи с нормальными глазами

позволяет избежать ограниченности обеих противостоящих концепций. Эволюция наследственного осуществляется лишь с помощью ненаследственного. Эволюируют не отдельные признаки, а способы использования внешней информации; среда не только оценщик и сортировщик признаков, она участвует и в создании самого эволюирующего материала.

Один из основателей генетики немецкий ученый Эрвин Баур еще в 1911 г. писал: «...Приспособление организма заключается не в определенной форме, окраске, структуре и т. д., но только в том, что он с наибольшей для себя выгодой изменчив под влиянием тех внешних условий, в которых он живет. Поэтому когда мы

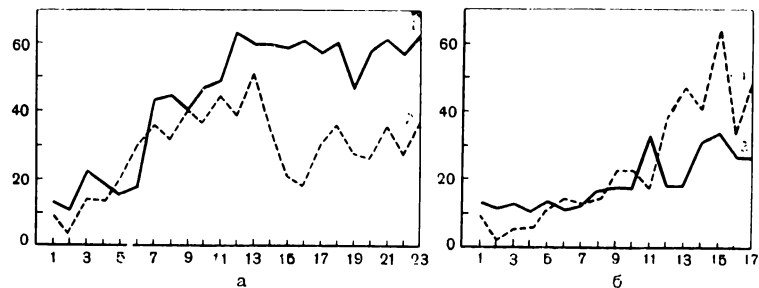


Рис. 19. Отбор в различных условиях проявления признака

а — отбор в первые дни вылупления; б — в последние дни вылупления; сплошная линия — проявление в первые дни, пунктирная — в последние дни; на абсциссе — поколения отбора, на ординате — процент проявления безглазия

задаемся вопросом, хотим выяснить, как возникли конечные свойства организма, то в основном вопрос всегда формулируется так: как возникла выгодная способность модифицирования»³. Вопрос можно поставить и так: как происходит в эволюции поглощение специфической внешней информации, обеспечивающей приспособляемость к среде? Проведенные эксперименты с отбором в различных условиях проявления признака позволяют дать такой ответ: в процессе отбора сохраняются конкретные способы взаимодействия организмов со средой. Среда не только фактор отбора, она ответственна и за особенности отбираемого материала.

Совершенно очевидно практическое значение полученных данных. Каждый новый фактор — стимулятор, воздействие каким-либо физическим агентом, новый прием ухода, кормления, тренировки, удобрения, меняя определенным образом признаки и, следовательно, фенотипическую форму неопределенной изменчивости, открывает новые возможности селекции. Достижения физиологов превращаются в базу плодотворной работы селекционеров. Поскольку «ранги племенной ценности животных в разных условиях среды не совпадают... при разных внешних условиях, отбор ведет к формированию разных в племенном отношении групп животных»⁴. И в этом случае специфика среды через отбор неизбежно будет перекодироваться в специфику нормы реагирования, т. е. будет происходить то же самое, что было нами обнаружено в экспериментах с отбором на проявление безглазия в разных условиях.

В природе и сельскохозяйственной практике нередко случаи проникновения одних видов в среду жизни других, например сорняков в культурные насаждения. Согласно исследованиям советского ботаника Е. Н. Синской, успех длительного сосуществования пришельца и аборигена обеспечивается одним из двух процессов: или пришелец по своим потребностям начинает все более отличаться от аборигена (экологическая дифференциация), или, наоборот, постепенно приближается к по-

³ E. Baur. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, Bornträger, 1911, S. 262.

⁴ Д. К. Беляев. О генотипических принципах в селекции животных. Сб. «Материалы и рекомендации Всесоюзной конференции по улучшению племенного дела в животноводстве». М., «Колос», 1966, стр. 49.

требностям аборигена, проникая в его местообитание и уподобляясь ему по внешнему виду, физиологическим потребностям и жизненному циклу (экологическое уподобление). Рыжик, торичник, горчица, льняная гречишка, дикая редька и ряд других сорных растений, засоряющих посевы льна, имитируют лен. Большой погребенок уподобляется ржи и т. п. В дикой природе уподобление одних видов растений другим, по мнению Синской, распространено «пожалуй, еще шире». Хорошо известны случаи имитации муравьев насекомыми различных отрядов и даже пауками, живущими в муравейниках, имитация термитов их сожителями и т. п. Везде действует один принцип: специфика условий жизни, выраженная в определенной изменчивости фенотипа, через отбор становится частью наследственной специфики. Сходство условий жизни неизбежно ведет к сходству реакций, крайним выражением которого являются физиологическая и морфологическая имитации. У близких видов подобная имитация может обуславливаться генотипическим сходством, у далеких — создается на различной наследственной основе.

Стабилизация признаков

Иогансен обратил внимание на то, что некоторые признаки более непосредственно, чем другие, выявляют свою генотипическую обусловленность, ибо они всегда появляются, если организм вообще может существовать, в то время как другие признаки появляются только при особых условиях среды. Из этого иногда делается вывод о различной степени генотипической обусловленности различных признаков. Более того, наблюдая в природе случаи стабилизации признаков, отдельные исследователи пришли к заключению о замене в процессе эволюции ненаследственных изменений аналогичными наследственными. Это роковое заблуждение ведет свое начало от примитивных представлений о наследственности как о передаче признаков или каких-то зачатков признаков. В конце прошлого века оно нашло теоретическое обоснование в работах английского биолога Гальтона о наследовании роста и других легко измеряемых особенностей.

После работ Иогансена, выступившего с резкой критикой представлений Гальтона, стало очевидным, что признаки фенотипа не наследуются, наследуется лишь норма реагирования, обусловленная строением зиготы и прежде всего структурой ДНК. С этой точки зрения гипотеза замены ненаследственных изменений аналогичными наследственными оказывается беспочвенной. Изменения нормы реагирования не могут быть аналогичными изменениям одного признака или нескольких признаков, т. е. частному проявлению нормы реакции. Если же пользоваться словом замена, то следует говорить, что в эволюции происходит замена одной нормы реагирования другой, а никак не замена признака нормой реагирования.

Как справедливо заметил Иогансен, организмы характеризуются двумя категориями признаков, относительно постоянными в изменчивых условиях среды и изменчивыми. Постоянство некоторых признаков, их относительная независимость от колебаний внешних факторов определяются, однако, не степенью генотипической обусловленности (все признаки генотипически обусловлены), а самой приспособительной ценностью постоянства. Организму нужен глаз, чтобы видеть. Его приспособительное значение не меняется при изменении условий развития. Поэтому он будет развиваться как признак с большим пороговым эффектом и в силу этого будет мало зависеть от колебаний внешних факторов.

Как показал И. И. Шмальгаузен, стабилизация признака достигается в итоге формирования в онтогенезе сложных коррелятивных зависимостей, удерживающих развитие признака в определенных рамках.

Значение внутренних связей как инструмента достижения стабильности легко показать с помощью элементарного примера. Пусть изменчивость какой-либо части x под влиянием разнообразия внешних факторов выражается величиной σ_x^2 , а изменчивость другой части y — величиной σ_y^2 . В результате взаимодействия x и y возникает орган $x + y$ с изменчивостью σ_{x+y}^2 . Согласно элементарной вариационной статистике $\sigma_{x+y}^2 = \sigma_x^2 + \sigma_y^2 + 2r\sigma_x\sigma_y$, где r — коэффициент корреляции, характеризующий интенсивность связи между частями x и y .

При $r = 0$, т. е. при отсутствии связи между x и y , $\sigma_{x+y}^2 = \sigma_x^2 + \sigma_y^2$, т. е. орган $x + y$ более изменчив, чем органы x и y по отдельности.

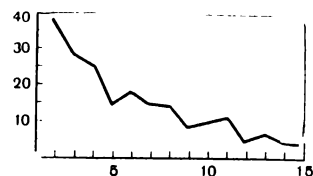
При $r = 1$, т. е. при полной положительной связи между x и y , $\sigma_{x+y}^2 = (\sigma_x + \sigma_y)^2$, или $\sigma_{x+y} = \sigma_x + \sigma_y$. Изменчивость органа $x + y$ существенно выше, чем изменчивость частей x и y , и даже выше, чем при $r = 0$. При $r = -1$, т. е. когда части x и y реагируют на одни и те же воздействия противоположными реакциями, $\sigma_{x+y} = \sigma_x - \sigma_y$. Изменчивость органа $x + y$ становится меньшей, чем изменчивость частей x и y по отдельности. Если величина изменчивости x и y одинакова, $\sigma_x = \sigma_y$, то при $r = -1$ изменчивость производного органа $x + y$, т. е. σ_{x+y} , будет равна нулю. Следовательно, характер связи взаимодействующих частей, изменчивых под влиянием внешних факторов, ответствен за степень стабильности производного органа $x + y$. Иначе говоря, «наличие стабильности всегда предполагает известную координацию в действии частей друг на друга»⁵. Относительная автономизация в развитии отдельных органов, следовательно, зависит не от того, что они перестают реагировать на внешние факторы, а в силу возникновения внутренних связей в развитии частей. Происходит своеобразная интерференция разнообразия, идущего из внешней среды и воспринимаемого различными частями по-разному.

Коррелятивные связи, обеспечивающие некоторую автономность в развитии структур, пороговый эффект, выражающийся в постоянстве формообразования, препятствуют обнаружению большого числа наследственных изменений, разрушающих структуры. Нормальный глаз у мухи дрозофилы развивается как постоянный орган. Температура, качество корма, влажность практически не влияют на его размеры. Но вот произошла уже известная нам мутация безглазия. Коррелятивный механизм нарушен. Автономность в развитии глаза утрачивается. Качество корма, температура, влажность и другие условия теперь оказывают влияние на формирование глаз. Многие мутации, например мутация, в результате которой на крыльях мухи появляются многочисленные вы-

⁵ У. Р. Эшби. Конструкция мозга. М., ИЛ, 1962, стр. 97.

Рис. 20. Стабилизация признака при отборе на постоянство проявления в варьирующих условиях

На абсциссе — поколения отбора, на ординате — изменчивость признака (σ) в процентах



резки, не затрагивает развитие нормального глаза, но влияет на развитие глаза с мутацией безглазия. Однако и проявление безглазия может быть стабилизировано отбором. Проводился отбор на постоянство проявления мутации в варьирующих условиях среды. В результате отбора вскоре наступает стабилизация ранее изменчивого признака. Константность признака возникла в изменчивых условиях развития в результате деятельности отбора, предъявляющего к организму однокровные требования, вопреки изменчивым условиям развития (рис. 20).

Как было показано, повышение постоянства признака по отношению к внешним факторам стабилизировало его и по отношению к наследственным изменениям. И. И. Шмальгаузен разработал теорию стабилизирующего отбора. Сущность этой теории заключается в том, что, сохраняя в варьирующих условиях лишь определенную форму проявления признака, естественный отбор неизбежно стабилизирует этот признак по отношению к внешним и внутренним факторам. Эксперименты со стабилизацией признака «безглазие» прекрасно подтверждают теорию И. И. Шмальгаузена. Вместе с тем эти эксперименты позволяют понять генетический механизм подобной стабилизации. Информация о специфичности среды, в частности приспособительная ценность постоянства какой-либо структуры через отбор в наследственно неоднородной группе особей, перекодируется в специфику нормы реагирования, выражающуюся в данном случае через коррелятивные механизмы развития. Происходит интерференция изменчивости в результате коррелятивных связей между частями организма.

Относительная автономность в развитии важных органов, черты дискретности в онтогенезе, на которые одним из первых указал советский генетик А. Малиновский (которые неизбежно вытекают из кибернетической концепции адаптации), создают возможность эволюции норм реагирования при сохранении постоянства мор-

фологического выражения признака. Нормальные глаза у дрозофилы могут развиваться и на основе нормального генотипа и на основе генотипа с мутацией безглазия. Размер глаз дрозофилы из разных географических районов весьма сходен. Стоит, однако, ввести в генотипы дрозофил разного происхождения хромосому с мутацией безглазия, как обнаруживаются существенные различия в формировании глаз.

Экологи С. С. Шварц, Л. Н. Добринский и Я. Топоркова сравнивали южную и северную популяции остромордой лягушки. По важнейшему таксономическому признаку (относительная длина головы) взрослые особи сравниваемых популяций не различались. Однако они отличались в процессе роста. Налицо дивергенция (эволюционное расхождение) генотипов, дивергенция хода развития признаков при сохранении постоянства конечного выражения. Это так называемая «охрана нормального фенотипа» — результат стабилизирующей функции естественного отбора.

→ Стабильность органов — следствие коррелятивных связей, в известной степени изолирующих стабильные структуры от влияния других формообразовательных механизмов, генотипически обусловлена, как, впрочем, и лабильность. Поэтому отбором неопределенных изменений можно не только синтезировать новые коррелятивные связи, но и разрывать старые, что было осуществлено в одном из опытов.

Мутация безглазия у дрозофилы проявляется не только как нарушение в развитии глаз, она обнаруживается также в пониженной плодовитости самок. Самки, у которых глаза наиболее отклонялись от нормальных, оказались наименее плодовитыми. В наследственно гетерогенных (неоднородных) культурах с мутацией «без-

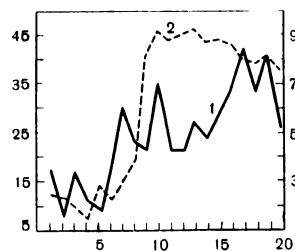


Рис. 21. Разрыв корреляции между размером глаз и плодовитостью у дрозофилы
1 — плодовитость, 2 — проявление безглазия; на абсциссе — поколения отбора на плодовитость самок, на ординате слева — проявление безглазия, на ординате справа — среднее число мух на культуру

глазости» был проведен отбор на плодовитость самок. В двух линиях из трех повышение плодовитости сопровождалось падением проявления «безглазости». В одной линии, однако, существенное повышение плодовитости привело к повышению проявления безглазия (рис. 21).

На что это указывает? Во-первых, на то, что связь плодовитости с размером глаз не абсолютна и легко может быть разорвана, что и произошло в одном случае из трех. Во-вторых, это свидетельствует о том, что признак, потерявший адаптивное (приспособительное) значение, легко может быть утрачен. В самом деле, размер глаз у мух в условиях лабораторных культур, содержащихся в темноте, утратил приспособительное значение, выпал из-под контроля отбора, поэтому ничто не препятствовало его утрате. Информационная связь организма и среды через орган зрения была разорвана, что привело к исчезновению и самого органа.

Данные этого эксперимента хорошо моделируют наблюдающуюся в природе редукцию (уменьшение размеров или даже полное исчезновение) органов, ставших бесполезными. Так, известны случаи редукции органов зрения, пигмента у пещерных и некоторых глубоководных животных, многих органов внутренних паразитов, сильное упрощение органов чувств у животных, перешедших к сидячему образу жизни, исчезновение естественных инстинктов при одомашнивании и т. п.

Во всех случаях происходит в принципе то же, что произошло и в описанном опыте с мутацией безглазия: специфичность среды через естественный отбор переходит в наследственную специфичность эволюлирующей группы. Только здесь не приобретает что-то новое, а утрачивается уже имеющееся, но ставшее бесполезным.

Перестройка корреляций, стабилизированных естественным отбором, в ряде случаев может встретиться с серьезными трудностями. Стабильный признак устойчив, и на его фоне наследственные вариации не обнаруживаются. Часто, однако, такой признак оказывается связанным с другим более лабильным. В этом случае отбор по лабильному признаку будет постепенно выводить и стабильный признак из-под охраны коррелятивного механизма, что в конце концов сделает возможным проявление наследственных различий и на его фоне.

Возникновение новых признаков

Опыты с гетерогенными в наследственном отношении культурами мушки дрозофилы показали, что отбором можно быстро: а) принципиально изменить норму реагирования в соответствии с условиями среды, б) стабилизировать изменчивый признак, в) разорвать связи между признаками, ранее тесно связанными. Все эти случаи можно трактовать как перестройку, стабилизацию или утрату уже существующих структур и функций. Обнаруженный механизм перехода специфичности среды в специфичность генотипа позволяет ставить вопрос о возможности возникновения подобным путем совсем новых признаков, иначе говоря об обогащении информационного содержания эволюирующей группы.

— Основатель мутационной теории голландский ученый Гуго Де Фриз полагал, что каждая мутация ведет к возникновению нового признака, и эволюция представляет собой накопление мутаций. В действительности мутации лишь поддерживают наследственную гетерогенность эволюирующей группы. Мутационный процесс в основном сводится к изменению в хромосомах, которые сами по себе не связаны непосредственно с признаками развивающегося организма. Мутации приобретают эволюционную значимость, только изменяя те или иные признаки фенотипа, т. е. в своей фенотипической форме. Поэтому, изменяя фенотип, можно изменить и роль генов в дифференциации признаков.

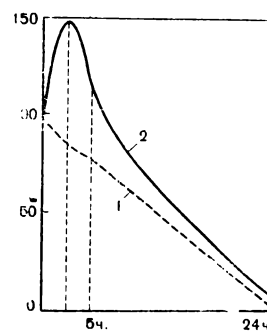
Личинки дрозофилы плохо переносят низкие температуры. После суточного воздействия температурой 0° С на четырехдневных личинок выживает менее трети (28,1%). Пятнадцать поколений отбора на холодоустойчивость привели к 100%-ной выживаемости при этой температуре. После 30 поколений отбора на холодоустойчивость личинок, воздействие нулевой температурой в течение 150 минут превратилось в фактор, стимулирующий развитие. Таким образом, отбор на холодоустойчивость изменил отношение к холоду. Фактор, явно вредный, постепенно сделался безразличным, а его слабые дозы начали стимулировать развитие. Перед нами процесс превращения вредного фактора в фактор нормального развития, моделирования широко распространенного явления озимости (рис. 22).

Новый признак возник не как мутация, а как ответ генотипов гетерогенной в наследственном отношении популяции на новый фактор среды. В наследственно гетерогенной популяции всегда найдутся генотипы, по-разному проявляющиеся на фоне каждого нового признака, каждой новой реакции. Все разнообразие генотипов неизбежно разбивается на три категории: нейтральные, усиливающие и ослабляющие новую особенность. На основе первоначально мало специфической дифференциации постепенно создаются специфические взаимоотношения между популяцией и новым фактором среды. Из элементов «шума», каковым по отношению к признакам фенотипа является наследственная гетерогенность, под влиянием отбора постепенно создаются новые определенные реакции, приспособительные признаки, происходит обогащение информационного содержания организма. И в этом случае условия развития постепенно как бы кристаллизуются в содержании генотипа, определяя его новую норму реагирования.

Попробуем, однако, подойти к этому выводу критически. Может быть, в описанном эксперименте с отбором на холодоустойчивость ничего нового и не возникло. Устойчивость к холоду уже содержалась в исходных популяциях, и отбор лишь выявил то, что содержалось до него. Это возражение было бы справедливым в том случае, если бы существовали специальные гены холодоустойчивости, озимости и прочих физиологических свойств. Но таких генов нет и не может быть! Холодоустойчивость — фенотипический признак, возникший в результате отбора генных комбинаций, обуславливаю-

Рис. 22. Результаты отбора на холодоустойчивость личинок дрозофилы

1 — контрольная линия; 2 — линия, прошедшая отбор на холодоустойчивость. На абсциссе — продолжительность воздействия пониженной температурой на личинок (в часах); на ординате — относительная численность мух по сравнению с контролем (без охлаждения)



щих холодоустойчивость в данных условиях развития. Могла ли холодоустойчивость возникнуть без отбора по этому признаку? В принципе могла бы. Однако вероятность подобного события равна вероятности получить осмысленную фразу, вынув наудачу несколько десятков букв. Вслед за К. А. Тимирязевым (1891) и И. К. Кольцовым (1927) можно сказать, что отбор сделал возможным то, что без отбора было бы весьма маловероятным. Свойство, присутствующее лишь в качестве потенции, в результате отбора сделалось вполне ощутимым. Возник новый признак, новое приспособление, позволяющее мухам выживать в условиях, в которых ранее большинство погибало.

Другое возражение касается оценки роли условий развития в отборе. Ясно, что холод действовал в качестве фактора отбора, но при чем тут условия отбора?

Что такое отбор на холодоустойчивость? Этот отбор на способность выживать при изменении фенотипа под влиянием холода. Форма проявления генотипической изменчивости на фоне измененных холодом фенотипов иная, чем на фоне обычных фенотипов. Холод выступает, следовательно, не только как агент отбора, но и как фактор, изменяющий специфику отбираемого материала. В этом суть. При изменении среды изменяются признаки, меняется форма выражения неопределенной генотипической изменчивости. Таким образом, при отборе фенотипов выживают формы конкретного взаимодействия генотипа и среды. Поэтому особенности среды через фенотипы с помощью отбора преобразуются в специфику генотипа. Происходят поглощение и накопление внешней информации. Усложнение организации приводит к расширению возможностей аккумуляции внешней информации. Многообразие фенотипических признаков создает предпосылки к многообразию путей генотипической дифференциации.

→ Двойственная природа фенотипа как формы реализации генотипа в определенных условиях открывает два возможных пути необратимого изменения признаков при изменении условий: 1) необратимые изменения признаков в результате изменения генотипа, т. е. нормы реагирования; 2) необратимые изменения признаков как следствие необратимых изменений среды; иначе говоря,

изменение признаков в пределах той же нормы реагирования. Первым путем пойдут признаки, адаптивное значение которых при изменении условий изменяется, вторым — признаки, сохраняющие адаптивное значение в новой среде или относительно индифферентные. Перестраиваться при этом на основе неопределенной изменчивости будут механизмы развития других признаков, приобретших в новой среде адаптивное значение. Отсюда ясно, что можно говорить о двух путях необратимого изменения отдельных признаков при изменении условий и нельзя говорить о двух путях необратимого изменения целых организмов. Гетерогенные (неоднородные) в наследственном отношении популяции (группы особей) на любое изменение среды всегда будут реагировать наследственной дифференциацией, как это было продемонстрировано в наших экспериментах с отбором. Большой интерес представляют в этой связи данные С. С. Шварца⁶, который показал, что естественные популяции животных изменяются генотипически от сезона к сезону и с возрастом. Этого и следовало ожидать исходя из представлений, изложенных на предыдущих страницах. По-видимому, справедлив тезис: экологическая дифференциация невозможна без генотипической.

Факторы преобразования нормы реагирования в природе

Для преобразования нормы реагирования размножающихся организмов в том или ином направлении необходимы и достаточны два условия: наследственная гетерогенность эволюирующей группы и необратимые изменения среды. При наличии этих условий естественный отбор будет приспосабливать эволюирующую группу к новой среде. Значение наследственной гетерогенности, поддерживаемой мутационным процессом и скрещиваниями, очевидно: без наследственного разнообразия отбор невозможен. Труднее вопрос о необратимых изменениях условий жизни.

⁶ С. С. Шварц. Возрастная структура популяций животных и проблема микроэволюции. «Зоологический журнал», 1965, т. 44, вып. 10.

Сравнительно просто необратимо изменить среду в эксперименте. В практике хозяйственной деятельности также часто происходят изменения среды, создающие предпосылки к изменению нормы реагирования. Это имеет место в сельском хозяйстве, в итоге применения новых приемов борьбы с вредителями культурных растений, возбудителями инфекций и эпизоотий, при регулировании рек, строительстве каналов, в результате распространения различных отходов промышленности и т. п. В природе дело обстоит не так просто. Среда жизни отдельных видов может изменяться в результате многих причин. Среди них можно выделить четыре основные:

1. Вековые изменения климата, вызванные космическими факторами и изменениями газового состава атмосферы.

2. Геологические преобразования поверхности Земли. В частности, перераспределение морей и суши в периоды интенсивного горообразования, сопровождающегося вспышками вулканизма, обогащающими атмосферу углекислотой.

3. Изменение среды в результате жизнедеятельности организмов.

4. Человеческая деятельность.

Первый, второй и четвертый факторы изменения среды не нуждаются в особом анализе. Они аналогичны случаям изменения среды в эксперименте. Не все виды организмов переносят подобные изменения, некоторые вымирают. У выживающих могут происходить определенные изменения фенотипов. В силу наследственной гетерогенности природных популяций любое изменение среды сразу же сопровождается наследственной дифференциацией.

Особый интерес представляет третья категория факторов.

В результате жизнедеятельности происходят следующие процессы, изменяющие отношение каждого вида к среде обитания:

1. Флуктуации численности (изменение числа особей в разные годы), ведущие к изменениям плотности населения. Выдающийся советский ботаник В. Н. Сукачев в работе с одуванчиком показал, что при изменении плотности популяций наблюдается переоценка адаптив-

ной ценности отдельных линий (биотипов). Флуктуация численности свойственна всем видам. Она сильнее проявляется в рыхлых биоценозах⁷ Крайнего Севера и менее выражена в насыщенных биоценозах тропического леса.

2. Выход за границы исторически обусловленной среды обитания, так называемой ниши, как в итоге повышения численности (репродукционное деление), так и в результате приобретения какой-либо новой особенности данным видом или видом, тесно с ним связанным. Это процесс проб и ошибок, с помощью которого идет приспособление к новым условиям.

В настоящее время границы ниши в основном определяют биотические факторы: пища, враги, конкурирующие виды. Однако так было не всегда. В ранние периоды развития жизни, когда шло освоение новых акваторий и территорий, враги и конкуренты отсутствовали, биотического барьера, ограничивающего нишу современных организмов, не было. Поэтому любое изменение организма, если оно только позволяло занять свободное от жизни пространство с материальными источниками существования, имело шансы на сохранение.

В. Л. Комаров рисует картину постепенного завоевания суши растительным покровом, развивающимся вплоть до четвертичной эпохи, — времени появления нового покрова осок и злаков — практически без конкуренции с другими видами. Он же приводит интересный пример широкой адаптивной радиации современных папоротниковых на некоторых островах Тихого океана, лишенных другой растительности. Папоротники произрастают на скалах, на влажной почве, в руслах ручьев, на перегное, на песке, обнаруживая исключительное разнообразие форм. Известны случаи широкой адаптивной радиации рыб в озерах без хищников. Но все это или давно прошедшие времена, или исключительные случаи. В настоящее время проблема выхода за пределы ниши представляет собой в основном проблему преодоления биотического барьера. А. Н. Северцов указывал на два принципиально отличных пути выхода за биотический барьер: уход от активной борьбы в итоге приспособления к каким-либо частным условиям — идиоадапта-

⁷ Биоценоз — совокупность видов организмов, населяющих какое-либо местообитание (биоценоз леса, луга, пруда и т. д.).

ция, повышение высоты организации в итоге активной борьбы с биотическим окружением — ароморфозы.

Мультифункциональность органов живых существ, т. е. способность выполнять не только одну главную функцию, но и многие другие функции, служит основной предпосылкой для преобразования популяции вида в том или ином направлении. Большинство наземных животных являются в той или иной степени роющими, а это может оказаться основанием к переходу к подземному образу жизни, если он дает какие-либо преимущества (большее количество пищи, большая защита от врагов и т. д.). Ароморфозы, позволяя перешагнуть биотический барьер во многих направлениях, как правило, сопровождаются адаптивной радиацией, т. е. приспособлением к различным условиям обитания. При идиоадаптацией и ароморфозе достигается повышение относительной независимости вновь возникающих форм от изменчивости биотических факторов. В одном случае это происходит путем ухода от конкурентов, в другом — в результате победы над конкурентами, как следствие приобретения важной морфофизиологической особенности (регуляция температуры тела, развитие внутренней среды, формирование различных форм поведения и т. п.). Виды, вступившие на путь ароморфозов, приспособляясь к различным условиям существования, активно изменяют среду новых местообитаний.

Виды организмов, с которыми расселяющиеся формы сталкиваются, реагируют неодинаково. А. Н. Северцов, в частности, разобрал различные случаи взаимодействия хищника и жертвы и пришел к выводу, что даже «...один и тот же стимул (преследование добычи более сильным хищником) в зависимости от степени его интенсивности меняет направление эволюции преследуемого вида тем или другим образом и направляет его филогенетическое развитие в одних случаях по пути ароморфоза, в других по пути идиоадаптации»⁸.

Иногда приспособление к одним условиям оказывается необходимой предпосылкой приспособления к другим, казалось бы, весьма несходным условиям. Виды лесных жуков дровосеков из группы *Pegionini*, например,

⁸ А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса. М.—Л., Биомедгиз, 1934, стр. 142.

перейдя на толстые корни пустынных кустарников, приспособились к жизни в пустынях Азии.

В процессе проб и ошибок при постоянных попытках выхода за биотический барьер идет и приспособление к новой среде — постадаптация и выбор среды в соответствии с особенностями организации — преадаптация.

Поскольку для перехода в новую среду нужны какие-то предпосылки, хотя бы такие общие, как мультифункциональность органов, преадаптационный момент, по-видимому, всегда будет преобладать в начале перехода. Это то общее, малоспецифическое, что создает возможность перехода.

Попытки выйти за биотический барьер в результате размножения и изменчивости происходят в каждом поколении. Особое значение имеют миграции, различные приспособления к расселению. Активное и пассивное расселение приводит к постоянным движениям живых обитателей, пробам приспособления к новым условиям. Взаимоотношения организмов и среды обитания поэтому никогда не находятся в состоянии равновесия.

Поскольку выход на биотический барьер, сопровождающийся генотипической дифференциацией, меняет среду жизни «забарьерных» организмов, он будет вызывать перестройку и их наследственных особенностей. В этом случае можно говорить о своеобразной экологической иррадиации генотипических изменений.

3. Выделение в окружающую среду продуктов жизнедеятельности. С одной стороны, это минеральные соли, газы, с другой — продукты органического синтеза. Минеральные соли, газы, как правило, непосредственно используются другими видами. Обмен этими веществами — один из способов связи организмов друг с другом. Кроме таких относительно простых, как правило, конечных продуктов биосинтезов, вода, почва, воздух содержат более сложные продукты метаболизма, иногда в высоких концентрациях. Выделение подобных метаболитов, или, как их называет английский океанолог Лукас, эктокринов, одними организмами часто определяет возможность существования других. Например, выделение бактериями витамина B₁₂ обеспечивает развитие большого числа видов микроскопических водорослей, не способных его синтезировать. Способность некоторых мигрирующих рыб отличать родные воды от иных, по мнению

Лукаса, также зависит от содержания в воде продуктов органического распада. Выделение в воздушную среду пахучих молекул обеспечивает связь самцов и самок, нахождение насекомыми корма и т. п.

Наряду с витаминами, веществами, служащими как ориентиры, в среду выделяются фитонциды, антибиотики, ядовитые вещества в виде фенолов, подавляющих жизнедеятельность конкурентов, а иногда и самих организмов, которые их выделяют. В частности, корневые выделения растений временами оказываются важным фактором взаимоотношений между организмами в биогеоценозах. Их накопление в почве нередко делает ее непригодной для определенных видов. Некоторые растения, неспособные к синтезу алкалоидов или глюкозидов, могут всасывать их из почвы в готовом виде, что сказывается на иммунологических свойствах, внешнем облике, физиологических особенностях, отношении к вредителям.

— 4. В результате жизнедеятельности изменяются абиотические условия жизни. Растения нижнего яруса оказываются в условиях пониженной интенсивности света, часто в условиях светового голодания. Процессы разложения, энергично протекающие в водоемах, нередко создают дефицит кислорода, и далеко не все организмы могут к нему приспособиться. В каждом учебнике по экологии приводятся данные об изменении температурного и водного режимов, вызванных деятельностью организмов.

5. Биогеоценоз, как совокупность различных организмов, использующих материальные ресурсы какого-либо местообитания, обладает способностью нейтрализовать различные метаболиты, выделяемые в среду. Но это происходит не всегда. Цикл биотического продуцирования в пределах биогеоценоза часто оказывается незамкнутым. Идет накопление не утилизируемых продуктов и уменьшение жизненно необходимых. Среда необратимо изменяется. Неизбежна перестройка популяций, входящих в состав биогеоценоза. Одни виды при этом изменяются наследственно, другие — выпадают, уступая место формам из иных биогеоценозов. Происходит сукцессия (смена) видов.

6. Жизнедеятельность всех организмов, населяющих земную поверхность, в итоге неполной замкнутости био-

тического круговорота приводит к изменению среды жизни в масштабе всей планеты. Появился свободный кислород, уменьшилось содержание углекислоты в атмосфере и океане, образовалась почва, сформировались залежи органических остатков. В результате перемен в атмосфере изменился спектральный состав света. В частности, уменьшилась интенсивность достигающего земной поверхности ультрафиолетового излучения Солнца. Американские исследователи Беркнер и Маршалл приводят расчеты, показывающие, что изменение соотношения кислорода и углекислоты в атмосфере в итоге жизнедеятельности организмов могло быть существенным фактором преобразования климата планеты. Ледниковые периоды с их точки зрения можно объяснить интенсивным охлаждением Земли в итоге изъятия растительностью больших масс углекислоты в каменноугольную и пермскую эпохи. Организмы неизбежно должны приспосабливаться к последствиям своей планетарной деятельности.

Иначе говоря, в результате жизнедеятельности происходят медленные, но постоянные, перестройки биотических отношений, закономерно изменяется среда жизни каждого вида. Таким образом, изменение условий жизни, ведущее к преобразованию нормы реагирования, оказывается неизбежным следствием самой жизни. Выходит, что организмы с помощью изменчивости и отбора должны приспосабливаться к последствиям собственной жизнедеятельности. Жизнедеятельность организмов оказывается весьма существенной, если не самой главной, причиной преобразования нормы реагирования.

Глава III

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

...Развитие индивида обусловлено развитием всех других индивидов, с которыми он находится в прямом или косвенном общении... различные поколения индивидов, вступающие в отношения друг с другом, связаны между собой историей отдельного индивида отнюдь не может быть оторвана от истории предшествовавших или современных ему индивидов, а определяется ею»¹.

К. Маркс и Ф. Энгельс

Взаимодействие фенотипов

Анализ факторов преобразования нормы реагирования в природе неизбежно приводит к выводу: причины преобразования в основном заключаются в самой жизни. Иначе говоря, факторы микроэволюции в какой-то мере обуславливаются закономерностями более высокого порядка — эволюцией всей живой системы, т. е. закономерностями макроэволюции.

Живая макросистема существует благодаря слаженному функционированию своих относительно независимых частей: биоценозов, видов, популяций особей, всегда выступающих в форме взаимодействия фенотипов. В основе эволюции лежат взаимные отношения фенотипов, не менее закономерные, чем взаимные отношения частей в развивающемся организме. Ни одно из живых существ «не может жить без других, как не может жить отрезанный палец... условия, необходимые для жизни каждого организма, создаются жизнедеятельностью других организмов»², — писал в 1964 г. известный советский зоолог В. Н. Беклемишев.

Животные не способны синтезировать органическое вещество из минеральных элементов с помощью кван-

¹ К. Маркс и Ф. Энгельс. *Немецкая идеология*. Сочинения. Издание второе, т. 3, стр. 440..

² В. Н. Беклемишев. Об общих принципах организации жизни. *Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы*, 1964, т. 69 (2), стр. 25.

тов света, однако они «информированы», как и где его можно получить. Способность добывать готовые органические вещества исключает необходимость хранить информацию об их синтезе. Поэтому гены, «контролирующие» функции фотосинтетического аппарата зеленых растений, обслуживают не только своих хозяев, но и длинную цепь связанных с ними организмов, не способных синтезировать органическое вещество из минеральных элементов с помощью квантов света (цепь гетеротрофов). То же справедливо в отношении витаминов, незаменимых аминокислот и других важных продуктов биосинтеза, а также кислорода углекислоты, минеральных солей, закономерно поступающих во внешнюю среду в итоге жизнедеятельности различных живых существ. У организмов, не способных синтезировать какой-либо продукт, информация о синтезе, следовательно, заменена информацией о его источниках, что, по-видимому, во многих случаях представляет большие преимущества.

Нечто аналогичное происходит, когда мы вместо запоминания каких-либо величин, допустим мантисс логарифмов, находим их в справочниках, освобождая свою память для более полезных упражнений. Обращаясь к книгам и справочникам, мы черпаем из них информацию, когда это необходимо. Точно так же живое существо, взаимодействуя со всем живым и неживым окружением, извлекает из него необходимые ресурсы жизнедеятельности, когда это требуется. Постоянство связей организмов с окружением обеспечивает надежность получения и вещества, и энергии, и информации. Отсюда ясно, что полный запас информации, необходимый для жизни и развития фенотипов, заключается не только в специфике чередования азотистых оснований цепочек ДНК своей зиготы, но и во всем сложном окружении, причем существенная часть информации поступает прямо или косвенно от особей других видов, являясь в какой-то мере функцией их ДНК. Поэтому в потоке событий, именуемых жизнью, фенотип каждого организма оказывается не только результатом реализации собственного генотипа, но и производной генотипов, входящих в состав биоценоза.

Эшби довольно удачно заметил: «...генотип передает часть своего контроля над организмом внешней среде

(т. е. фактически другим генотипам.— М. К.). Например, он не определяет в деталях, как котенку следует ловить мышь, но дает ему механизм научения и склонность к игре, так что сама мышь учит котенка всем тонкостям ловли мышей»³. Несколько утрируя, можно сказать, что гены мыши «учат» кошку ловить мышей!

Связи организмов друг с другом весьма многообразны. Особенно сложны они у высших животных. Попробуем перечислить важнейшие:

1. Связь через воспроизводительные клетки родителей с потомками.

2. Связь с особями своего вида. В первую очередь, взаимоотношение полов, затем различные формы вторичной связи между родителями и потомками — то что А. Н. Промптов назвал «биологическим контактом поколений». Сюда же относятся стадные и стайные инстинкты, а также так называемые социальные инстинкты, особенно развитые у общественных насекомых (пчелы, осы, термиты, муравьи).

3. Связь с видами — источниками питания.

4. Противодействие хищникам.

5. Паразиты, симбионты, возбудители инфекций и эпизоотий.

6. Взаимоотношения с конкурентами.

7. Связь организмов через абиотическую среду: дыхание кислородом, выделяемым растениями, восприятие запахов, распространяющихся в воде или воздухе и благоприятствующих нахождению определенных местообитаний.

По этим многочисленным каналам связи в организм течет непрерывный поток информации. Она поступает через воспроизводительные клетки, через пищеварительную систему и органы чувств, обуславливая особенности развития и поведения.

Взаимодействующие организмы представляют собой части одной системы, и поэтому их взаимные отношения оказываются значительно более тесными, чем это обычно представляется. Некоторые иглокожие животные (морские звезды и офиуры), по наблюдениям известного датского биолога Торсона, прекращают питание в мо-

³ У. Р. Эшби. Конструкция мозга. М., ИЛ, 1962, стр. 334.

мент оседания личинок пластинчатожаберных моллюсков — их будущих жертв — и не питаются в течение одного-двух месяцев. За это время биомасса моллюсков возрастает минимум в 500 раз. Без такого приспособления исчезли бы и моллюски и питающиеся ими иглокожие. Подобное приспособление — результат сопряженной эволюции иглокожих и пластинчатожаберных моллюсков.

К той же категории фактов относятся взаимоотношения паразита и хозяина, возбудителя инфекции и инфицируемого организма. При длительном (в историческом аспекте) взаимодействии паразита и хозяина паразит нередко перестает вызывать болезненные явления, агрессивность микроорганизма уравнивается иммунобиологическими реакциями макроорганизма. Агрессивность микроорганизма или вредителя возрастает во много раз в тех случаях, когда они встречаются с существами, к ним не приспособленными. Африканские антилопы — основные хозяева паразитического жгутиконосца *T. vivax*, заражение которым не вызывает у них никаких болезненных явлений. Та же самая трипаносома, заражая рогатый скот и лошадей, приводит их к гибели. (Естественно, она погибает при этом сама.) «Очевидно, — пишет известный советский зоолог В. А. Догель, — антилопы, с незапамятных времен заражающиеся *T. vivax*, успели приобрести известный иммунитет к данному паразиту, тогда как завезенные из Европы домашние животные такого иммунитета не выработали»⁴. Пока колорадский жук питался дикими пасленовыми, он ничем не выделялся среди других фитофагов. Перейдя в Европе на культурные сорта картофеля, это насекомое сделалось опаснейшим вредителем.

Французский энтомолог Фабр обнаружил, что личинка осы сколии, паразитируя на парализованной личинке жука бронзовки, начинает питаться жировым телом и лишь под конец роста поедает наиболее жизненно важные ткани, в частности нервную систему. Происходит то, что Фабр очень метко назвал «едой по правилам». Однако что это за правила? Известно, что при голодании животных первыми расходуются запасы жира и лишь в

⁴ В. А. Догель. Курс общей паразитологии. М., Учпедгиз, 1941, стр. 242.

последнюю очередь наиболее важные для поддержания жизни ткани; дольше всего сохраняется нервная система. По-видимому, открытый Фабром инстинкт «питания по правилам» представляет собой механизм перекачки питательных веществ из личинки бронзовки в растущую личинку сколии, аналогичный механизму траты гканей во время голодания. Личинке сколии не нужно «обучаться» какому-то новому механизму, ей достаточно использовать уже имеющийся механизм. Получается, что личинка бронзовки как бы кормит личинку сколии. Очевидно, подобные отношения могли развиться лишь в течение миллионов лет сопряженной эволюции сколии и бронзовки. За это время сколия приобрела способность включаться в ход нормального физиологического процесса личинки бронзовки, ориентируя его в свою пользу. Аналогичные явления наблюдаются на молекулярном уровне: нуклеиновая кислота фага, проникая в бактерию, использует ферментативный аппарат и энергетiku клетки для репродукции вирусных частиц. В обоих случаях паразит и хозяин на каком-то этапе образуют единую систему, когда они внутренне соответствуют друг другу, как части одного организма. Два обстоятельства обуславливают возможность подобного соответствия: единство биохимического субстрата всех организмов и длительность сопряженной эволюции.

Как было показано в наших экспериментах с дроздой, специфичность среды через отбор неизбежно становится частью наследственной специфичности. Когда мы имеем дело с двумя взаимодействующими организмами, происходит взаимный обмен специфичностью, иначе обмен информацией, в результате которого и осуществляется интимное объединение организмов, приводящее к «взаимному знанию» структур и функций.

Можно говорить об экологической передаче генотипической информации, или, что точнее, об экологическом механизме обмена генотипической информацией. Следовательно, существуют два главных механизма передачи генетической информации: через половые клетки (наследственность) и через отбор фенотипов в популяциях взаимодействующих видов (экологический механизм передачи генотипической информации).

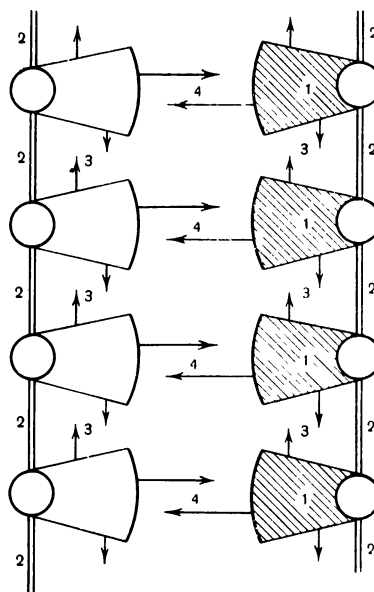
В явлениях наследственности осуществляется прямая и односторонняя передача генотипической информации

от предков потомкам в форме клеточной преемственности. При межвидовом взаимодействии происходит по меньшей мере двусторонний обмен генотипической информацией через отбор фенотипов в наследственно гетерогенных популяциях взаимосвязанных видов. При этом передается информация не о структуре клетки, а о морфофизиологических особенностях и особенностях поведения развивающихся организмов, т. е. генотипическая информация, перекодированная с помощью поглощения из среды энергии, вещества и дополнительной информации в признаки фенотипа (рис. 23).

Иначе говоря, при межвидовом взаимодействии генотипическая информация всегда передается в фенотипической форме. Конкретные ненаследуемые признаки приобретают решающее значение. Становятся понятными механизмы возникновения взаимных приспособлений цветов и опыляющих их насекомых, паразитов и хозяев, хищников и жертв и прочие малопонятные явления. Получает материалистическое объяснение так называемое «внутреннее взаимное знание» структур и функций взаимосвязанных организмов, о котором в на-

Рис. 23. Способы передачи информации

1 — индивидуальное развитие особи; 2 — передача информации через половые клетки (наследственность); 3 — биологический контакт поколений путем передачи пищевых веществ, внутриутробного развития, выкармливания, обучения, выбора субстрата; 4 — обмен информацией между видами с помощью экологического механизма передачи наследственной информации



чала века говорил французский философ Анри Бергсон, обсуждая проблему взаимоотношения инстинкта и разума.

Экологический механизм передачи генотипической информации в форме обмена информацией о признаках, их развитии и о поведении, неизбежно приводит к взаимному приспособлению, лежащему в основе «внутреннего знания» Бергсона. В частности, фабровская «еда по правилам», может быть, служит источником «знания» анатомии нервной системы парализуемых объектов, используемого с таким мастерством взрослыми осами при парализации жертвы. «...взрослая оса, прежде чем она начинает делать и снабжать ячейку, видимо, научается чему-то во время ее длительного и близкого контакта на стадии личинки с окружающей средой», — пишет известный английский исследователь общественной жизни насекомых Уилер⁵.

Имеются факты, до некоторой степени подтверждающие гипотезу Уилера. Большое количество исследователей, главным образом энтомологи, открыли замечательное явление: насекомое, питающееся не свойственным ему растением (или животным), очень скоро начинает предпочитать новую пищу. Растительноядный жук *Xylotrechus colopus* живет в восточных и центральных штатах США почти на всех деревьях с опадающими листьями. Были взяты жуки с дуба и воспитывались на дубе, каштане, орешнике. После 4—5-летнего воспитания у жуков, развивающихся на различных деревьях, обнаружилась усиливающаяся избирательность к новому кормовому виду, т. е. были получены биологические расы, различающиеся отношением к кормовому растению. Пересаживались личинки листоеда *Phratora vitellinae*, кормящиеся гладкими листьями ракиты, на пушистые листья лозы. Личинка сначала с трудом вгрызалась в пушистые листья, но в течение четырех поколений приобрела способность питаться ими. Параллельно с этим процент взрослых особей, выбирающих для откладки яиц лозу, возрос с 9 до 42. Иначе говоря, была получена новая линия, приспособленная к жизни на лозе.

⁵ Цитирую по: С. И. Малышев. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.—Л., «Наука», 1966, стр. 199.

Молодые гусеницы бабочки дубового шелкопряда были пересажены на сосну. Первоначально наблюдалась большая смертность, так как челюсти гусениц, приспособленные к питанию плоскими листьями дуба, не могли открываться настолько широко, чтобы есть иголки сосны. Лишь тогда, когда гусеницы «научились» есть иголку с конца, а не с основания (гусеницы едят дубовый лист начиная с основания), они смогли выжить. Возникшая раса предпочитала новый сорт пищи. Личинки обыкновенного пилильщика *Pontonia salicis* образуют галлы на листьях ивы. Разные расы пилильщика живут на нескольких видах ивы, отдавая своему виду явное предпочтение. В течение шести лет из расы, живущей на иве Андерсона, была получена линия, предпочитающая красную иву. Ихеномонида *Nemeritis canescens* нормально паразитирует на гусеницах моли эфестии. К гусеницам бабочки *Achroia grisella* она относится безразлично. Будучи принудительно воспитаны на *A. grisella*, вылупившиеся из куколок ихеномониды начинают обнаруживать стремление к запаху *A. grisella* (Thorpe, Huxley).

Советский зоолог И. Кожанчиков⁶ экспериментировал с жуками-листоедами *Gastroidea viridula*. В природе эти жуки питаются конским щавелем. В отсутствие щавеля листоед кормится, однако, другими видами семейства гречишных (*Polygonaceae*). В качестве пищевого объекта Кожанчиков выбрал птичью гречишку. В естественных условиях питание этим растением исключено, так как оно не привлекает жуков. Взрослые жуки — потомки поколений, развившихся на конском щавеле — тотчас после вылупления, еще не питавшиеся, при условии свободного выбора, лишь в 12,3% случаев избирают гречишку; примерно через три часа они неизменно переходят на щавель. После одного поколения, воспитанного на гречишке, уже 40,4% выбирают гречишку и с нее не уходят; после двух поколений 80,3% избирают гречишку и явно предпочитают ее щавелю. Соответственные проценты выбора гречишки личинками первой стадии по поколениям — 2,8; 10,9; 40,6; взрослыми личинками — 26,7; 35,0; 75,8. Рост личинок сопровождается большой смерт-

⁶ И. Кожанчиков. Об условиях возникновения биологических форм *Gastroidea viridula*. Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. IV, вып. 4.

ностью: в первом поколении гибнет 44%, во втором — около 20%, в контроле при питании щавелем отхода не было. Таким образом, при вынужденном питании щавелевого листоеда в течение двух поколений птичьей гречишкой, то есть в течение примерно двух месяцев, происходит образование новой кормовой формы. Жуки второго поколения настолько же предпочитают птичью гречишку, насколько раньше они предпочитали щавель. При образовании новой формы имеет значение вымирание особей, обмен веществ которых оказывается недостаточно приспособленным к измененным условиям питания, т. е. отбор особей определенного физиологического типа.

Весьма интересно то, что характер питания самок при созревании половых продуктов оказывает влияние на выбор кормового растения молодыми личинками. Иначе говоря, информация о кормовом растении может передаваться от самки через яйцо личинкам следующего поколения. По-видимому, какие-то химические продукты, переходящие из организма матери в формирующееся яйцо, определяют возможности выбора личинкой кормового растения. Роль генотипа в этом случае заключается в том, что он обуславливает необходимость выбора какого-то растения. То, каким это растение будет, фактически зависит от информации из среды, поступившей в яйцо через мать. Как это может происходить, пока не ясно. Известно, однако, что у многих насекомых растущий ооцит активно заглатывает целые фолликулярные клетки, впоследствии ассимилирующиеся цитоплазмой яйца.

Не меньший интерес представляет прекрасная работа советских энтомологов Н. Мейера и З. Мейер. Ученые экспериментировали с представителями рода *Chisora* — хищниками, специализировавшимися в питании тлей. Некоторые их виды ввиду массового истребления тлей переходят в природе на питание червецом Комстока. В опытах были использованы *Chrysopa vulgaris*. Они явно предпочитают тлей, особенно тлю с чертополоха. При питании этой тлей наблюдается максимальная выживаемость (98,4%) и минимальная продолжительность личиночного развития (8—9 дней). При питании червецом Комстока выживает лишь 24% личинок, а продолжительность личиночного развития растягивается до 13—14 дней. Исследователи воспитывали хризоп на чер-

веще в течение четырех поколений. Личинки первого поколения предпочитали питаться тлей, в третьем поколении эта склонность исчезла, в четвертом поколении возникло некоторое предпочтение к червцу. Параллельно с этим увеличивалась выживаемость личинок. С каждым поколением возрастало число личинок, приспособляющихся к питанию червцом. Если в первом поколении окукливалось лишь 24% личинок, то после четвертого поколения уже 54%. Процент отродившихся взрослых насекомых в четырех поколениях составляет ряд: 18, 34, 40, 46.

Основные выводы авторов: «...переход *Chr. vulgaris* к питанию червцом Комстока не объясняется ее многоядностью, а является вынужденным в результате массового истребления тлей ее основной пищи. При таком переходе к питанию червцом Комстока наблюдается высокая смертность личинок хищника, что объясняется вымиранием особей, недостаточно приспособленных к изменению пищевого режима. Таким образом, имеется налицо факт естественного отбора особей определенного физиологического типа»⁷.

Приведенные факты исключительно интересны. Они в известной мере подтверждают гипотезу Уилера о возможности своеобразного «научения» личинки. Видимо, личинка, питаясь определенным растением или уничтожая насекомое-хозяина, поглощает не только запас вещества и энергии, но и информацию об особенностях кормового объекта. Приходится допустить, что сохранение каких-то продуктов метаболизма пищевого объекта в теле питающегося им насекомого определяет выбор потомками насекомого определенного пищевого объекта. Поскольку выбор кормового объекта обусловлен деятельностью органов чувств, следует признать, что во время питания происходит соответствующая настройка нервной системы питающегося насекомого. При этом обнаруживается роль нервной системы личинки как интегратора информации о среде, информации, обуславливающей последующее поведение взрослой особи. В случае, описанном Кожанчиковым, настройка нервной системы личин-

⁷ Н. Мейер и Э. Мейер. Об образовании биологических форм у *Chrysopa vulgaris* Schr. «Зоологический журнал», 1946, т. 25, № 2.

ки на выбор кормового объекта явно зависела от каких-то веществ, переданных самкой через яйцо.

То, что нервная система насекомых способна воспринимать информацию о внешнем мире, хранить ее, и что эта информация, преобразуясь в акты поведения, может даже передаваться другим особям своего вида, было, в частности, доказано замечательными опытами немецкого исследователя Карла Фриша⁸. Ученый обнаружил, что пчелы способны передавать друг другу с помощью особого танца сведения о расположении медоносного растения (по отношению к солнцу) и о его расстоянии от улья. Передача информации осуществляется следующим образом:

1) с помощью сложных глаз в нервной системе пчелы-сборщицы фиксируется направление на цветок по отношению к солнцу;

2) расстояние до улья фиксируется в нервной системе по степени моторной активности при полете;

3) своеобразная ритмика физиологических процессов («внутренние часы») позволяет все время вносить поправки на передвижение солнца по небосводу;

4) изменения нервной системы под влиянием ранее перечисленных раздражителей обуславливают своеобразную форму поведения — танец;

5) другие пчелы, повторяя в темноте фигуры танца сборщицы, перекодируют их в своеобразный настрой своей нервной системы, дающий им возможность находить медоносное растение.

Иначе говоря, деятельность пчелы вызывает изменение в нервной системе, диктующее специфические формы поведения. Нервная система насекомого выступает как интегратор информации о внешней среде. Эта интеграция информации, по-видимому, начинается с первых дней эмбриональной жизни.

Возможность поглощения и интеграции внешней информации в течение личиночного развития обуславливает своеобразную форму преемственности поколений. Очевидно, преемственность поколений осуществляется не только в клеточной форме (наследственность), но и в форме преемственности процессов извлечения информации личинкой и ее реализации в актах поведения взрослого насекомого. С одной стороны, обеспечивается соответст-

⁸ К. Фриш. Из жизни пчел. М., «Мир», 1966.

вие организма условиям жизни, с другой — возможность изменения поведения при изменении условий. Наследственная неоднородность, выявляющаяся в данном случае в изменчивости актов поведения, создает предпосылки к повышению путем отбора степени приспособленности организма к кормовому объекту (опыты Кожанчикова и Мейеров). При этом вступает в действие экологический механизм передачи генотипической информации (рис. 24).

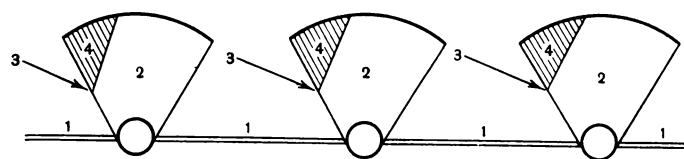


Рис. 24. Сходство поведенческих реакций потомков и родителей в результате поглощения из среды сходной информации

1 — передача информации через половые клетки; 2 — индивидуальное развитие особи; 3 — информация из среды; 4 — характерная реакция, обусловленная специфической информацией из среды

Удивительны приспособления растений к опылению насекомыми, ошеломляюще поразительны инстинкты насекомых, с таким непревзойденным мастерством описанные Фабром. Однако они не менее поразительны, чем способность животного двигать конечностями. Сгибание ноги, взмах крыла требуют координированного участия многочисленных мускулов, кровеносных сосудов, нервов. Интуитивно эта координация понятна: подвижные животные, летающие птицы развивались как целостные системы, как индивидуумы, т. е. как неделимые. Но ведь и органический мир развивался как целое. Виды организмов не могут существовать друг без друга, они эволюируют совместно как единая система — макросистема. Эта мысль может вызвать удивление. Но мы не удивляемся наличию внутренних связей между органами индивидуума и поражаемся, когда речь заходит о наличии аналогичных внутренних связей между видами большой макросистемы? Организмы разных видов связаны между собой не только внешней связью, которая обычно довольно быстро подмечается, например пищевая связь. Они связаны, во-первых, единством происхождения и, следовательно, единством жизненного субстрата. Во-вторых, они связаны единством эволюционного процесса как части эволюционирующей макросистемы, постоянно обменивающиеся информацией.

Положение каждого вида в системе не случайно, оно определяется его местом в эволюции. Его связи с другими видами так же закономерны, как и его внутреннее строение, которое, как показал Дарвин, обусловлено спецификой этих связей. Чем богаче связи организма со средой, тем сложнее его организация и, следовательно, тем совершеннее должен быть механизм преемственной передачи информации от родителей к потомкам. У одноклеточных организмов все ограничивается клеточной преемственностью, у организмов сложных развиваются разные способы извлечения внешней информации из окружения. Преемственность жизни ставится в зависимость от преемственности циклов поглощения внешней информации.

Особое значение приобретает нервная система как орган интеграции внешней информации. Выживаемость начинает зависеть от способности извлекать и интегрировать информацию — способа неосознанного познания окружения. Таким образом, в итоге эволюции макросистемы, осуществляющейся с помощью изменчивости и отбора особей в видовых популяциях, неизбежно возникают и развиваются такие связи, благодаря которым, выражаясь словами Бергсона, «клетка знает, что может ее касаться в других клетках, животное — что может быть ему полезным в других животных»⁹. Приспособление к среде, следовательно, достигается не только путем соотнесения организации и физиологии условиям жизни, но и в результате способности к извлечению информации об особенностях среды, что выступает как своеобразный аналог познания среды.

Передача генотипической информации в форме клеточной преемственности составляет основу микроэволюции, экологический механизм обмена генотипической информацией — область макроэволюции. С его помощью происходит обмен генотипической информацией между различными видами, переработка информации, ее накопление. Организмы разных видов связаны друг с другом в пищевую сеть. Она начинается с фотосинтетиков, способных строить органическое вещество из минеральных элементов за счет энергии солнечного света; затем идут гетеротрофы разных уровней, использующие веще-

⁹ А. Бергсон. Творческая эволюция. СПб., изд-во «Русская мысль», 1914, стр. 150.

ство и энергию, накопленные фотосинтетиками в процессе жизнедеятельности. Их отмершие тела и трупы фотосинтетиков разлагаются деструкторами до минеральных элементов, поступающих в окружающую среду. Высокоорганизованные животные, как правило, являются конечными звеньями трофической связи. Они неизбежно становятся своеобразными концентраторами информации, накопленной низшими организмами. Эта информация, однако, накапливается в весьма своеобразной форме. Как уже отмечалось, концентратора (накопителя информации) «интересует» не содержание информации, не способ синтеза того или другого вещества, а адрес источника информации. Обмен наследственной информацией выступает в форме обмена готовыми продуктами, в форме обмена между фенотипами. Поэтому трофическая (пищевая) цепь, начинающаяся с первичных продуцентов и оканчивающаяся хищниками, представляет собой цепь передачи информации от низших звеньев к высшим в форме готовых продуктов. В результате создается огромное усиление информационного содержания высших звеньев. Развивается способность к «нахождению адресатов», т. е. к активному выбору условий существования. При этом нельзя забывать, что хищники, концентрируя информацию нижележащих звеньев, выступают как факторы отбора, обуславливая изменение информационного содержания своих жертв. У жертв развиваются различные защитные приспособления, они приобретают информацию о способах, с помощью которых враги распознают добычу, и о методах нападения, т. е. опять-таки информацию о фенотипических признаках врагов.

Основа макроэволюции — взаимодействие друг с другом фенотипов разных видов. Дарвин писал: «...строение каждого органического существа самым существенным, хотя иногда и скрытым образом связано со всеми другими органическими существами, с которыми оно конкурирует из-за пищи или местообитания, или от которых оно спасается»¹⁰. В этой фразе три важных момента. Во-первых, существование связей между организмами, во-вторых, зависимость между строением организмов и связью

¹⁰ Ч. Дарвин. Происхождение видов. Сочинения, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 325.

с другими живыми существами, и, в-третьих, наличие связей не со всеми организмами, а лишь с членами какого-то сообщества (биоценоза). Третий момент весьма существен. Эшби совершенно справедливо замечает, что адаптации в системе «могут накапливаться в том случае, если в системе нет полной взаимосвязи элементов... необходимо, чтобы определенная часть системы не сообщалась с определенными другими частями или не влияла на них»¹¹. Большая система — жизнь — может существовать и развиваться лишь в том случае, если она состоит из относительно независимых подсистем, которые могут изменяться самостоятельно. Таковыми и являются биоценозы, виды, популяции, особи. Благодаря возникновению новых признаков в относительно независимых популяциях возможна эволюция всей макросистемы. При наличии связей всех со всеми развитие невозможно.

Способы поглощения и накопления информации

В индивидуальном развитии особи и в эволюции происходит существенное усложнение организации, а следовательно, увеличивается и мера организованности — запас информации. Английские ученые Данков и Кастлер в 1953 г., а затем Равен в 1964 г. опубликовали данные ориентировочных подсчетов количества информации в битах у различных организмов. Битом называется двоичный логарифм от числа возможных вариантов выбора. Количество информации тем больше, чем больше число возможностей, среди которых производится выбор. Например, при бросании одной монеты возможен лишь один из двух вариантов — герб или цифра; информация равна одному биту ($2^1=2$). При бросании двух монет возможны уже четыре варианта ($2^2=4$); соответственно информация, которая приобретается при бросании двух монет, равна 2 битам. Железнодорожному поезду для того, чтобы пойти по одному из восьми возможных путей, нужно сообщить информацию в три бита ($2^3=8$).

При подсчете количества информации у некоторых организмов получились следующие величины в битах: од-

¹¹ У. Р. Эшби. Конструкция мозга. М., ИЛ, 1962, стр. 229.

ноклеточный организм — 10^{11} , зародышевая клетка млекопитающего — 10^{15} , организм взрослого человека — 10^{25} . Таким образом, сложность организации взрослого человека по сравнению с яйцеклеткой возрастает на 10 порядков, сложность человека по сравнению с одноклеточным организмом — на 14 порядков. По подсчетам японского биолога М. Кимуры, количество информации, накопленное путем естественного отбора за время от кембрия до наших дней, составляет 10^8 битов.

Хотя эти подсчеты и представляют некоторый интерес, не следует их переоценивать.

Если можно с какой-то долей вероятности утверждать, что количество информации, содержащейся в зиготе, допустим лягушки, превышает таковое исходного протокорганализма, то, по-видимому, нельзя сопоставлять количество информации зиготы той же лягушки с количеством информации, содержащейся в зиготе, скажем, мыши. Формально по количеству битов информации воробей не обязательно будет отличаться от мыши, однако качество их информации существенно различно.

И. И. Шмальгаузен справедливо замечает: «...в биологии основное значение приобретает *качественная оценка информации*... В борьбе за существование отбор нового варианта происходит не на основе количества, а только по качественным показателям»¹².

К сожалению, пока отсутствуют методы определения качества информации, хотя организмы такими методами и владеют. Это позволяет им не только существовать, но и прогрессивно развиваться.

Процесс поглощения и переработки информации на разных уровнях организации жизни происходит по-разному. В онтогенезе — это в основном трансформация вещества, энергии и информации, внешних по отношению к организму, в вещества, запас энергии и организацию тела, т. е. в то, что Гертвиг очень удачно назвал преформированным эпигенезом.

На уровне популяции, т. е. в процессе микроэволюции, поглощение информации осуществляется в результате отбора особей, в большей степени соответствующих условиям жизни, т. е. более удачно трансформирую-

¹² И. И. Шмальгаузен. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, «Наука», 1968, стр. 219.

щих внешние источники жизнедеятельности. Это, естественно, зависит от генотипа и от условий жизни. В зависимости от особенностей среды может происходить как изменение старой информации, так и накопление новой.

На видовом уровне поглощение новой информации достигается путем приспособления подвидов и отдельных популяций к различным условиям жизни. Относительно однородное, становясь в итоге приспособления к различным условиям разнородным, делается информационно более богатым.

С. И. Малышев¹³ в книге о становлении перепончатокрылых нарисовал картину эволюционных преобразований одного из наиболее многочисленных и процветающих отрядов насекомых. Зародившись где-то в каменноугольном периоде, т. е. около 300 млн. лет назад, предки перепончатокрылых были сапрофитами. Их потомки сохранились и сейчас в виде панорп-скорпионниц, продолжающих питаться гниющими остатками растений и погибшими насекомыми (рис. 25). От питания растительными остатками было просто перейти к питанию опавшей пылью голосеменных или спорами папоротников.

С. И. Малышев показал, что и ныне живущие панорпы способны поедать пыльцу растений. Следующий шаг — питание пылью соцветий хвойных, затем — сочными частями голосеменных, а впоследствии покрытосеменных растений. Так, из сапрофитов в пермский период — 250 млн. лет тому назад возникли фитофаги, потомки которых дошли до нас в виде пилильщиков, весьма богатой видами группы перепончатокрылых.

Приспосабливаясь к жизни на различных частях растений, некоторые пилильщики стали откладывать яйца под кожу растений. Вместе с яйцом выделялось активное вещество, вызывающее раздражение ткани растений. В результате возникал галл, внутри которого жила и питалась вылуплявшаяся из яйца личинка. Галлы не могли не привлечь к себе внимания других насекомых из тех же галлообразователей. Ведь стенки галла, более богатые белком, чем другие части растения, были весьма ценным кормом. Проникновение в чужие галлы, равно как и в чужие гнезда, — явление **весьма**

¹³ С. И. Малышев. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.— Л., «Наука», 1966.

широко распространенное в природе. Оно получило специальное название — инквилинизм. Насекомые, откладывающие яйца в чужие галлы или гнезда, называются инквилинами, или «насекомыми-кукушками». В качестве инквилинов среди галлообразователей могли выступать такие, которые утратили способность выделять в ткань листа вместе с яйцов активное вещество, вызывающие образование галла, либо не обладали этой способностью вообще. Личинка, отложенная инквилином в галл, неизбежно должна была встретиться с личинкой хозяина, вступив с ней в конкурентные отношения из-за запасов пищевых веществ галла.

Как показал Малышев, в подобных случаях даже личинки растительноядных пилильщиков, такие как понтония, не остаются безразличными друг к другу: одна из них нападает на вторую и уничтожает побежденную. Если истребление личинки хозяина первоначально имело смысл лишь как уничтожение конкурента, то затем оно превратилось в необходимое условие развития. По-видимому, лучше росли те личинки-инквилины, которые начали свое развитие с питания тканями личинки хозяина. Развилась и способность насекомого-инквилина откладывать яйцо на яйцо хозяина. Когда самку насекомого стал привлекать не галл, а яйцо, создались предпосылки для перехода к следующей фазе — откладыванию яиц на яйца других видов. Возникли хищники — яйцееды. Так появились и новые формы перепончатокрылых — наездники. Их развитие включает несколько стадий. Первые яйцееды откладывали яйца на яйца близких форм, затем развивалось питание за счет яиц насекомых других отрядов. Одна из ветвей перешла на паразитизм внутри одного яйца; в результате появились самые мелкие формы насекомых, не превышающие 0,1 мм.

Параллельно с усовершенствованием способности откладывать яйца внутрь яиц других насекомых расширился ассортимент жертв. Наездники-яйцееды начали даже спускаться под воду, поражая яйца плавунцов, стрекоз, водяных клопов. Часть наездников перешла вторично на растительное питание — на клетки растительного зародыша. Специализированная группа перепончатокрылых — орехотворки — использовала способность сложившейся ткани переходить в менее дифференциро-

ванное или даже эмбриональное состояние. В результате жизнедеятельности личинок вегетативная ткань расталась, образуя галлоподобные образования более питательной эмбриональной ткани.

Наездники, поражающие яйца других насекомых, «открыли» еще один способ питания: отложенное яйцо паразита задерживается в развитии до тех пор, пока яйцо хозяина не разовьется в более или менее взрослую личинку. Лишь после этого вылупившаяся из яйца паразита личинка нападает на личинку хозяина и быстро ее пожирает. Так возникли крупные формы наездников. С. И. Малышев описывает совершенно поразительные случаи приспособления наездников к существованию на самых различных жертвах, демонстрируя тем самым исключительные способности перепончатокрылых к овладению самыми различными источниками жизнедеятельности. Приспособительная эволюция предков наездников привела к возникновению существенно различных групп перепончатокрылых — ос, муравьев, пчел. Возникли изумительные инстинкты, не раз ставившие в тупик исследователей исключительным совершенством. При этом обычно забывали о миллионах лет приспособительной эволюции и совершенно упускали из виду целостный характер эволюционного процесса. Не все особи имеют возможность откладывать яйца в оптимальных условиях, часть потомства развивается в условиях отличных от нормальных. Большинство гибнет. Выжившие особи, во-первых, несколько отличаются от нормальных и генотипически и по фенотипу. Во-вторых, развитие в других условиях изменяет отношение взрослой формы к среде; возникает предпочтение к выбору новой среды, той, в которой развивалась личинка. Новая связь с помощью инстинкта выбора закрепляется. В результате возникает предпосылка для образования новой формы. Какие механизмы действуют при возникновении новой формы?

1. Способность к размножению, неизбежно приводящая часть особей к выходу за пределы оптимальной привычной среды.

2. Наследственная гетерогенность, обнаруживаемая в форме различий в признаках фенотипа, и, следовательно, в различной способности выживать в условиях отличных от оптимальных.

3. Способность изменяться фенотипически под влиянием развития в условиях, отличных от нормальных. При этом могут изменяться как морфологические признаки, так и физиологические особенности.

4. Приобретение личинкой информации о новой среде и сохранение этой информации взрослой формой как повышенное предпочтение к выбору условий среды развития личинки.

5. Постепенное изменение биотической среды посредством экологического механизма передачи генотипической информации.

Приобретение новой информации, таким образом, достигается путем закрепления новой связи со средой.

На следующем уровне — уровне биоценозов, решающую роль приобретает экологический механизм обмена генотипической информацией. При этом скорее происходит перестройка уже ранее приобретенной информации, чем усвоение новой. Однако, поскольку при этом возникают новые формы организации, перестройка информации утрачивает формальный характер, неизбежно превращаясь в способ возникновения новых признаков, ставящих организм в новые отношения с окружением.

Не следует забывать, что организм не сумма независимых информационных единиц, а целостная система, в которой изменение каждого элемента вносит нечто новое во всю организацию. Направление эволюционных преобразований отдельных видов, как уже говорилось, целиком определяется тем местом, которое они занимают в эволюлирующей макросистеме, богатством связей с другими видами (рис. 26).

Весьма существенный способ приобретения новой информации — завоевание новых мест на земной поверхности — экспансия живого. Совершенно очевидно, что первичным источником вещества, энергии и информации **всей** живой системы служит внешняя неорганическая природа. Поскольку в эволюции происходит усложнение организации, неизбежно должна возрастать способность извлекать из неорганизованной материи все большую и большую информацию. Образно выражаясь, «понимание жизнью неорганизованного мира прогрессивно возрастает» по мере роста организованности живого.

В итоге — прогрессирующее взаимодействие между живым и неживым, постоянные перестройки биотических

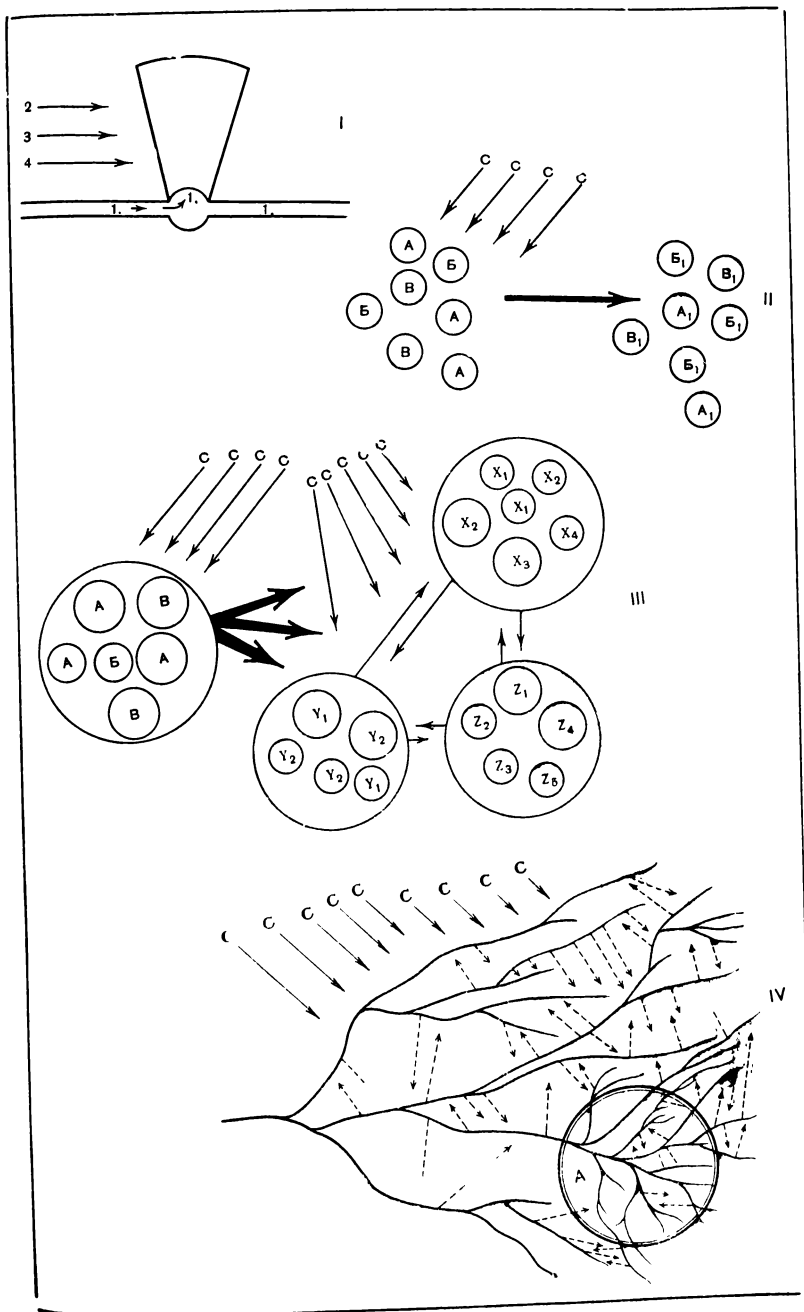


Рис. 25. Самка панорпы (*Panorpa communis*), откладывающая яйца на землю (по Грассе)

отношений, выступающие как своеобразная форма перекодирования новой информации, первоначально приобретенной немногими или даже одной формой. Одновременно существуют два процесса: приспособление к принципиально новым условиям путем выработки новых механизмов и распространение (иррадиация) вновь приобретенных приспособлений на весь органический мир. Иначе говоря, постоянно приобретается новая информация, которая перекодируется с помощью экологического механизма передачи генотипической информации в признаки других видов. Не нужно забывать, что поиск «нового» осуществляется каждой особью, в каждом поколении. По своим возможностям жизнь безгранична, так же

Рис. 26. Различные способы поглощения информации

I — индивидуальное развитие особи: *1* — идиотип (наследственная информация) передается через половые клетки, *2* — энергия, *3* — вещество, *4* — информация (поступают из внешней среды); *II* — преобразование нормы реакции популяции (микроэволюция): *A*, *B*, *B* — различные идиотипы в исходной популяции, *C* — факторы среды; *A*₁, *B*₁, *B*₁ — идиотипы популяции, возникшие в результате взаимодействия с *C* (отбор фенотипов); *III* — видообразование: *A*, *B*, *B* — различные идиотипы исходного вида, *C* — факторы среды; вновь образовавшиеся виды взаимодействуют со средой и обмениваются информацией друг с другом; *IV* — захват нового источника жизнедеятельности (*A*) и иррадиация вновь приобретенной информации на другие части живой системы. Пунктирные стрелки — экологические связи



безгранична потенциальная способность к повышению меры организованности — запаса информации живой системы.

Расширение сферы жизни неуклонно ведет к повышению «стандарта жизни». Сравнивая «стандарт жизни» на материке и на океанических островах, Дарвин пришел к выводу, что он более высок на материке. Поэтому материковые формы, как правило, вытесняют островные. Также и в процессе эволюции: последующие виды, развившиеся в результате более интенсивного взаимодействия, вытесняют своих предшественников, поскольку их «стандарт жизни» выше, чем у прародительских форм. Всегда нужно иметь в виду, что фенотипы ныне живущих организмов представляют собой своеобразные концентраты способов взаимодействия организма и среды, осуществившихся в течение геологической истории их формирования. В. Л. Комаров отмечал, что вид адекватен не только условиям своего существования в настоящем, но и в прошлом. Поэтому фенотип и обладает способностью приспособительно реагировать на диапазон условий, значительно более широкий, чем современный. Приспособительные возможности современных форм, концентраторов больших запасов информации, в среднем должны быть выше, чем у форм предшествующих.

Неравномерность макроэволюции

Весьма важная особенность макроэволюции — ее неравномерность. Эта неравномерность обнаруживается как при анализе макроэволюции в целом, так и при изучении эволюционных преобразований отдельных групп. Прекрасный пример — становление перепончатокрылых. В настоящее время наряду с панорпами, возникшими сотни миллионов лет назад, живут и процветают высшие перепончатокрылые, далеко ушедшие в своей эволюции. Постепенно завоевывая все новые и новые биотопы, представители этого отряда насекомых не сдали и старых позиций. Неравномерность эволюционного процесса еще более наглядно вырисовывается при сопоставлении высших и низших форм жизни. Ведь на земной поверхности наряду с высшими многоклеточными орга-

низмами живет и процветает огромная масса сравнительно низко организованных живых существ. По количеству информации, наиболее высокоорганизованные животные отличаются от простейших одноклеточных примерно на 14—15 порядков. «...Весь тип одноклеточных,— пишет А. Н. Северцов,— по своему строению представляет собой пережиток невероятно отдаленной от нас по времени фауны»¹⁴.

Кажется, что они остановились в своем развитии. Подобное впечатление обманчиво. Органический мир как целое не мог бы существовать без этой огромной массы сравнительно низкоорганизованных, быстро размножающихся одноклеточных продуцентов и деструкторов.

Минерализуя органические остатки животных и растений, микроорганизмы превращают их в единую валюту — углекислоту, воду, минеральные соли и простейшие органические соединения, типа факторов роста, снова и снова используемые зелеными растениями при синтезе нового органического вещества. В итоге подобной деятельности одноклеточных деструкторов любая форма жизни включается в круговорот жизни, с их помощью связываются воедино разнообразные формы обмена.

Иначе говоря, круговорот живого вещества на Земле обеспечивается деятельностью микроорганизмов. Они выступают как основные регуляторы сохранения живого и его прогрессивного развития.

Большое значение микроорганизмов в круговороте веществ на земной поверхности обуславливается двумя важными особенностями этих существ. Во-первых, большинство органических соединений разлагаются микроорганизмами. Окись углерода, например, не принадлежит к числу часто встречающихся в природе соединений, и, однако, как пишет Ключвер, «в произвольно выбранном образце почвы находятся микробы, способные использовать окись углерода как единственный источник этого элемента»¹⁵. Вторая важная особенность микроорганизмов — исключительная способность адаптироваться к различным условиям жизни. «Изменяя условия жизни,— пишет советский микробиолог А. А. Имшенецкий,— мож-

¹⁴ А. Н. Северцов, Главные направления эволюционного процесса. М.—Л., Биомедгиз, 1934, стр. 101.

¹⁵ А. Ключвер, К. Ван-Ниль. Вклад микробов в биологию. ИЛ, 1959, стр. 12.

но адаптировать микроорганизмы к самым различным внешним факторам. В процессе адаптации меняется весь тип развития и весь обмен веществ микроба и, нередко, его морфология»¹⁶.

Если мы от деструкторов, к которым принадлежит большинство бактерий, перейдем к хлорофиллоносным растениям — организмам, образующим первичную продукцию, то и здесь обнаружим огромное влияние низших организмов. Ежегодно зеленые растения осуществляют синтез 46 млрд. тонн углерода с 68 млрд. тонн воды, освобождая при этом 123 млрд. тонн кислорода, причем не менее 70% этого гигантского химического производства осуществляется под поверхностью океана микроскопическими водорослями.

Долгое время казалось, что микроскопические водоросли являются абсолютными фотоавтотрофами, т. е. нуждаются для осуществления биосинтезов лишь в минеральных солях. Последние исследования показали, что по крайней мере половина морских жгутиковых и диатомовых водорослей — одноклеточных фотосинтетиков — не может развиваться без кобаламина (витамин В₁₂), продуцируемого в основном бактериями. Первичные продуценты в своей синтетической деятельности также зависят от других организмов.

Первичная продукция создается фотоавтотрофами не независимо от других организмов, а вместе с ними. Она оказывается не только функцией отдельных групп организмов, но и свойством органического мира как целого.

Значение микроорганизмов в жизни почвы, и, в частности, в жизни высших растений теперь также стало совершенно очевидным. Многие тонны бактериальной массы, создаваемой ежегодно каждым гектаром хорошо удобренной земли, — это ли не свидетельство роли низших существ в жизни почвы!

Таким образом, органический мир в своей основе представлен массой низших одноклеточных организмов, которые находятся в постоянном взаимодействии друг с другом. В. И. Вернадский перечисляет девять биогеохимических функций биосферы, и все они выполняются низшими организмами.

¹⁶ А. А. Имшенецкий. Успехи общей микробиологии, Сб. «Достижения советской микробиологии», М., Изд-во АН СССР, 1959.

Существование высших форм возможно лишь при условии жизнедеятельности низших организмов, доставляющих многоклеточным витамины, аминокислоты, ферменты, легко усваиваемые минеральные соли и т. п. в обмен на продукты метаболизма и органическое вещество трупов.

Низшие организмы — не какой-то случайный пережиток прошлого, они необходимая составная часть целостной системы органического мира, основа его существования и развития, без которой невозможен внутренний обмен между членами этой системы.

Органический мир представляется в виде сети взаимодействующих видов, охватывающей практически весь земной шар. Высшие организмы выделяются как сгустки живого вещества, концентраторы продуктов синтеза низших форм. Многоклеточные становятся как бы «кладовыми» органического вещества, в силу чего они приобретают функцию своеобразных инициаторов новых форм биохимической активности низших организмов (поставляя все новые и новые субстраты) и создают предпосылки для проникновения одноклеточных в биотопы, ранее ими не освоенные (глубины океана, пещеры, ткани многоклеточных). Иначе говоря, с появлением на Земле многоклеточных взаимозависимость между видами еще более усложняется, вместе с чем увеличивается устойчивость органического мира как целого, освоение живым все новых и новых биотопов.

Говоря об эволюции биосинтезов, А. И. Опарин пишет: «...у различных микро- и макроорганизмов возникающие в процессе эволюции новые сочетания биохимических реакций далеко не всегда полностью подменяют собой старые звенья обмена, а лишь дополняют их, являются как бы добавочными «надстройками» на прежних внутренних химических механизмах протоплазмы» и далее: «В связи с изменением условий существования в процессе эволюции и совершенствования обмена на его первичные механизмы накладываются все новые и новые надстройки, у разных организмов разные, но основа организации всей вообще живой материи сохраняется прежней»¹⁷.

¹⁷ А. И. Опарин. Возникновение жизни на Земле. М., Изд-во АН СССР, 1957, стр. 363, 396.

Та же закономерность, видимо, проявляется и в эволюции органического мира. В процессе развития живой материи происходит наращивание все новых и новых этажей на достаточно крепком фундаменте одноклеточных организмов. В силу этого основные биохимические функции живого, без которых невозможно длительное существование жизни на Земле, сохраняются. Неравномерность развития органического мира оказывается способом повышения обмена энергией, веществом и информацией между разноорганизованными группами живых существ. Этим путем осуществляется сохранение достигнутого и движение вперед по пути прогрессивного развития. Ясно, что в прогрессивном развитии участвуют не только высшие, но и низшие формы, ферментативный аппарат которых становится все более и более гибким, позволяющим осуществлять основные биохимические функции более эффективно и экономно. Весь макроэволюционный процесс можно подразделить на четыре основных этапа:

1. Становление биохимической организации началось примерно $2 \cdot 10^9$ лет назад и в основном закончилось к кембрию.

2. Морфофизиологический прогресс начался до кембрия, т. е. более $0,5 \cdot 10^9$ лет назад, и продолжается по сей день. Не все организмы, однако, пошли по пути морфофизиологического прогресса.

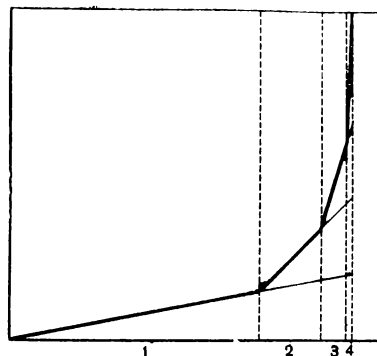
3. Эволюция психики началась, по-видимому, с момента появления насекомых, т. е. около $2,5 \cdot 10^8$ лет назад. Происходит у всех типов многоклеточных, особенно у членистоногих и позвоночных.

4. Эволюция сознания характеризует развитие человеческого общества, прогрессирует с начала трудовой деятельности людей, т. е. примерно $5 \cdot 10^5$ лет (рис. 27).

Каждый последующий этап эволюции накладывает существенный отпечаток на весь характер макроэволюционного процесса, не отменяя, однако, достижений прошлых этапов.

Некоторые исследователи на основании анализа неравномерности макроэволюции стали говорить о затухании эволюционного процесса. Данные палеонтологии показывают, что все типы организмов возникли до кембрия, т. е. в течение примерно 1,5 млрд. лет. После кембрия формировались лишь классы, отряды и более мел-

Рис. 27. Четыре этапа эволюции
1 — биохимический, 2 — морфологический, 3 — эволюция поведения, 4 — возникновение сознания



кие группы. Отсюда делается вывод о затухающей кривой эволюционного процесса. В предисловии к известному руководству по палеонтологии Циттеля, в частности, говорится: «...большинство существующих ныне диких растений и животных сохраняет с большим упорством свои признаки, и за истекшие столетия, даже тысячелетия у них едва можно заметить сколько-нибудь заметные изменения»¹⁸.

О затухании эволюционного процесса пишет в своей известной монографии Дж. Гексли¹⁹. Эволюция, по Гексли, это серия слепых аллей разной длины. Короткие аллеи заканчиваются формированием видов и родов, длинные — отрядов и классов. В конце концов каждая аллея ведет в тупик: группа или вымирает или, в лучшем случае, как бы останавливается в развитии. Иголки, например, достигли остановки в конце мезозоя, членистоногие с их наиболее прогрессивной группой — насекомыми — в раннем кайнозое. Птицы закончили развитие в миоцене; млекопитающие — в плиоцене. В настоящее время сохранилась одна эволюирующая группа — человек. Эволюция, с точки зрения Гексли, представляется в виде своеобразной заросли, характеризующейся точками роста, тем, что он называет доминирующими группами. В раннем палеозое это были трилобиты, их сменили морские скорпионы, затем появились пан-

¹⁸ К. Циттель. Основы палеонтологии, ч. I. Л.— М., ОНТИ, 1934, стр. 22.

¹⁹ J. S. Huxley. Evolution. The modern synthesis. London, George Allen and Unwin Ltd., 1963.

цирные рыбы. Птицы и млекопитающие появились в мезозое, но развитие их происходило в кайнозое. Совокупность доминирующих групп составляет линию прогрессивной эволюции. В настоящее время прогрессивная эволюция, по Гексли, завершена. Прогрессирует лишь линия, заканчивающаяся человеком.

К подобным выводам можно прийти, если рассматривать, как это и делает Гексли, эволюцию в виде совокупности относительно независимых линий развития, независимых «слепых аллей». Но это сильно упрощенная трактовка сложного явления. Понятие прогресс относится не к отдельным таксонам, а ко всему органическому миру в целом. Как уже отмечалось, эволюция органического мира связана с поглощением и трансформацией энергии, вещества и информации, что неизбежно ведет к расширению арены жизни, к усилению ее напора на неорганическую среду.

Говоря о затухании эволюционного процесса, Гексли не только ограничивается эволюцией отдельных линий, он рассматривает лишь морфологический аспект эволюции. Если придерживаться подобной аргументации, биохимик, пожалуй, должен был бы признать остановку эволюционного процесса в докембрийскую эпоху, когда сформировались все основные биохимические аппараты жизни.

Эволюционный процесс, однако, не ограничивается биохимическим и морфологическим аспектами, какими бы важными они не были. Даже если бы формирование морфофизиологической организации живых существ и завершилось, это не означало бы прекращения эволюции. Как уже указывалось, многие высшие организмы вступили на путь эволюции форм поведения. Это качественно новый этап в развитии жизни, на значение которого одним из первых указал в 1922 г. А. Н. Северцов. Роль психического фактора заключается в том, что «при изменении внешних условий животное отвечает на него не изменением своей организации, а быстрым изменением своего поведения и в очень большом числе случаев может приспособиться к новым условиям весьма скоро»²⁰. Наземное животное, например, может стать лазаю-

²⁰ А. Н. Северцов. Эволюция и психика. Собрание сочинений, т. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945, стр. 305.

щим или роющим без изменения своей организации, т. е. в весьма короткий срок. Следовательно, в процессе эволюции у высших организмов создалась такая ситуация, когда «генотип может обеспечить создание механизма (с основными и вспомогательными частями), который при воздействии любой данной среды неизбежно будет адаптироваться именно к этой среде»²¹. Ясно, что при таком положении уже не морфологический аспект характеризует основное направление эволюции после кембрия. Ее главной точкой приложения сделалась нервная система организмов, т. е. орган внутренней интеграции и основной канал поглощения и переработки внешней информации.

Относительно примитивные способы накопления информации в форме преобразования морфологических признаков стали все более и более уступать место накоплению информации с помощью разнообразных органов чувств, что открывает совершенно безграничные возможности эволюционных преобразований без существенных изменений строения.

Очевидно, эволюция могла бы остановиться лишь в том случае, если бы оказались полностью исчерпанными энергия, вещество и потенциал разнообразия внешней неорганической среды. Легко показать, что эти внешние условия прогрессивного развития используются далеко не в полной мере. Главным энергетическим источником жизни служит солнечная радиация. Но, во-первых, она аккумулируется только с помощью хлорофилла. Огромное разнообразие гетеротрофных организмов не способно использовать фотоны света в качестве источника энергии. Во-вторых, утилизируется лишь ограниченная спектральная область излучения Солнца. Используемая энергия сконцентрирована в двух максимумах: синем и красном. В-третьих, коэффициент использования солнечной энергии не более 2—5%, его среднее значение для растительности всего земного шара не превышает 0,1—0,2% (Г. Г. Винберг).

В. И. Вернадский допускал возможность усвоения организмами в качестве энергетического источника естественной радиоактивности. Современные организмы,

²¹ У. Р. Эшби. Конструкция мозга. М., ИЛ, 1962, стр. 339.

исключая, конечно, человека, по-видимому, пока не обладают такой способностью. Однако в принципе она может быть приобретена. Тогда возникнет линия эволюции, относительно независимая от солнечного излучения.

Ориентировочные расчеты В. И. Вернадского показывают, что вещество, входящее в состав тела живых организмов, составляет немногие доли процента вещества биосферы и еще меньшую долю вещества земной коры, т. е. и вещество планеты используется жизнью лишь частично. Разнообразие условий неорганической природы, составляющее потенциал информации, практически беспредельно.

Таким образом, основные источники жизнедеятельности используются жизнью далеко не полностью. Возможности расширения сферы жизни, возникновения новых форм практически безграничны. Всегда будут иметь место приобретение новой информации и ее перекодирование в макросистеме жизни. Поскольку процесс перекодирования включает и процесс концентрирования информации, он неизбежно будет приводить к созданию организмов — концентраторов упорядоченности, т. е. к морфофизиологическому прогрессу и прогрессу различных форм психической деятельности.

Рассматривая проблему темпов эволюции с привлечением палеонтологического материала, И. И. Шмальгаузен, в противоположность Циттелю и Гексли, приходит к выводу, что и в целом, а не только в отдельных ветвях, прогрессивная эволюция идет возрастающими темпами. К аналогичному выводу пришел и известный советский палеонтолог А. Г. Вологдин. Говоря о будущем эволюции, Н. К. Кольцов в 1933 г. писал: «...органическая жизнь на Земле обогатится новыми «высшими» формами, о сложнейшей морфологической и физиологической дифференцировке которых никакая научная фантазия не может дать нам даже приблизительного представления»²².

²² Н. К. Кольцов. Проблема прогрессивной эволюции. «Биологический журнал», 1933, т. 2, вып. 4—5, стр. 500.

Жизнь и второе начало термодинамики

В соответствии со вторым началом термодинамики в изолированных системах наблюдается тенденция к обесценению энергии, выражающаяся в росте энтропии. В организмах не происходит явного возрастания энтропии, напротив, скорее она уменьшается. На эту особенность живых существ указывали и физики, и биологи начиная с конца прошлого века. Многим казалось, что жизнедеятельность организмов явно противоречит возрастанию энтропии. В настоящее время стало очевидным, что в действительности никакого противоречия нет. Организмы не изолированные системы, «...характерным для организмов является их непрерывное взаимодействие с окружающей внешней средой, в силу чего их нужно рассматривать как поточные или открытые системы. Свойственное им стационарное (а не статическое) состояние поддерживается постоянным не потому, что они приблизились к «максимальной энтропии» или что их свободная энергия находится в минимуме (как это происходит при термодинамическом равновесии), а вследствие того, что открытые системы непрерывно получают свободную энергию из внешней среды в количестве, компенсирующем ее уменьшение в системе»²³. Э. Шредингер говорит о питании отрицательной энтропией: «средство, при помощи которого организм поддерживает себя постоянно на достаточно высоком уровне упорядоченности (=достаточно низкому уровню энтропии), в действительности состоит в непрерывном извлечении упорядоченности из окружающей его среды»²⁴.

Жизнь представляет собой форму материи, находящуюся в особом термодинамическом состоянии. Почему? Исследователи, интересовавшиеся этой проблемой, начиная с Л. Больцмана (1886), Н. А. Умова (1902), К. А. Тимирязева (1903), А. Ф. Ауэрбаха (1911), дали на поставленный вопрос совершенно определенный ответ. Живые организмы, в противоположность неживым

²³ А. И. Опарин. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960, стр. 17.

²⁴ Э. Шредингер. Что такое жизнь с точки зрения физики? М. ИЛ, 1947, стр. 106.

телам, обладают способностью к выбору условий, к извлечению упорядоченности их окружающей среды. Эта способность возникла в итоге естественного отбора²⁵.

Известный английский биолог-статистик, один из авторов генетической теории естественного отбора Р. Фишер, в 1930 г. вывел основную теорему естественного отбора. Он обращает внимание на примечательное сходство этой теоремы с выражением второго начала термодинамики. Отличие заключается лишь в том, что на месте энтропии в теореме Фишера стоит степень соответствия условиям, степень приспособленности к условиям. Согласно теореме Фишера в ходе эволюции у живых организмов возрастает способность использовать жизненные ресурсы, что неизбежно выражается в росте организованности органического мира. С точки зрения И. И. Шмальгаузена это происходит следующим образом: «Более активные особи, лучше использующие ресурсы внешней среды для роста, жизни и размножения, вытесняют в процессе смены поколений менее активных особей. Более устойчивые особи, т. е. лучше противостоящие различным вредным влияниям, также вытесняют путем преимущественного размножения менее устойчивых особей. В обоих случаях более упорядоченные формы организации с более низким уровнем энтропии вытесняют менее упорядоченные формы организации с более высоким уровнем энтропии»²⁶. Одним словом, в процессе естественного отбора повышается информационное содержание органического мира, степень его организованности. Приспособленность представляет собой биологическую форму информации. Основная теорема Фишера говорит о росте информационного содержания живой системы в итоге деятельности естественного отбора.

В соответствии со вторым законом термодинамики самопроизвольно происходят лишь процессы, ведущие к обесцениванию энергии, к потере структурности, к дезорганизации. В органическом мире также наблюдаются процессы дезорганизации и распада.

В результате размножения у подавляющего большинства организмов от пары родителей появляется ог-

²⁵ К. А. Тимирязев. Насущные задачи современного естествознания. М., 1908.

²⁶ И. И. Шмальгаузен. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, «Наука», 1968, стр. 139.

ромное количество зародышей, исчисляемое у некоторых рыб и моллюсков миллионами. Из этого количества жизней в условиях стационарности сохраняется лишь две. Остальные гибнут, становясь жертвой многочисленных врагов. Таким образом, сохранение вида достигается ценой гибели подавляющей массы его представителей. Коэффициент выживания составляет немногие доли процента. Это явное выражение роста энтропии.

Для противодействия энтропии организм «должен извлекать упорядоченность из окружающей среды». Хищник вынужден истреблять травоядных животных. На прирост 1 кг биомассы хищника требуется «извлечь упорядоченность» примерно из 10 кг травоядных. Следовательно, хищник как «самоорганизующаяся система» живет за счет дезорганизации травоядных, вызывая эту дезорганизацию в масштабе, оставляющем далеко позади масштаб собственной самоорганизации. Математики и физики, интересующиеся термодинамическими или только информационными аспектами проблемы, на этом, как правило, ставят точку. Биолога интересуют последствия «дезорганизующей деятельности хищника». Оказывается, хищник не только «дезорганизатор», но и фактор отбора, т. е. фактор, ответственный за прогресс.

Действительно, эволюция травоядных, явно ведущая к морфофизиологическому прогрессу, происходит в итоге «дезорганизующей» деятельности хищника. Таким образом, «извлечение упорядоченности» из живых организмов, их дезорганизация одновременно оказывается организующим фактором. Отсюда важность взаимных отношений между организмами в жизни и в эволюции видов, которые Дарвин далеко не случайно назвал «самыми важными из всех отношений».

Поскольку каждый вид организмов представляет собой лишь отдельное звено в макроэволюционном процессе, ни один из них не может быть ни абсолютным «организатором», ни абсолютным «дезорганизатором». Все они выступают и как факторы «извлечения упорядоченности», а следовательно дезорганизаторы и агенты отбора, т. е. как факторы совершенствования механизмов жизни путем экологического обмена наследственной информацией. Эволюирующая макросистема, очевидно, также не является фактором дезорганизации внешней среды, что с неизбежностью следовало бы из односто-

ронного понимания применимости к явлениям жизни второго закона термодинамики. В процессе макроэволюции изменяется неорганическая среда, однако это изменение никак нельзя назвать дезорганизацией. Скорее можно говорить о преобразующей и реорганизующей роли жизни по отношению к окружающей неорганической природе.

Снова налицо как будто бы противоречие со вторым законом термодинамики, живое «извлекает упорядоченность из внешней среды», а внешняя среда не разрушается, не становится от этого менее упорядоченной. Подобное противоречие возникает, по-видимому, в результате смешения энергетического и информационного аспектов энтропии. Извлечение энергии и вещества неизбежно ведет к истощению источника вещества и энергии. Извлечение информации, напротив, не обедняет источник информации. Можно прочесть книгу (извлечь информацию), причем книга после этого извлечения информации не превратится в тетрадь с чистыми листами. Поскольку, как было уже сказано, в эволюции жизни решающую роль играет накопление информации, а не энергетическая или вещественная стороны, постольку и жизнь не должна быть дезорганизующим фактором. Она и на самом деле не является таковым, особенно если учесть, что поставщиком энергии служит солнечное излучение, практически неиссякаемый источник.

В органическом мире постоянно обнаруживается организующая роль дезорганизации. Н. К. Кольцов, рассматривая проблему прогресса в эволюции, обращает внимание на распространение регрессивных явлений. Однако «огромное значение регрессивных процессов в эволюции животного царства не должно удивлять нас,— пишет он,— так как это явление вытекает из применения второго закона термодинамики, т. е. общей направленности исторического процесса к переходу из сложного в простое»²⁷. Несмотря на тенденцию к регрессу и упрощению, сложность и дифференциация организмов в филогенезе в результате отбора непрерывно возрастает. «Это есть следствие статистических закономерностей, на-

²⁷ Н. К. Кольцов. Проблема прогрессивной эволюции. «Биологический журнал», 1933, т. 2, вып. 4—5.

копления с течением времени редчайших, маловероятных комбинаций, сочетающих сложную дифференцировку генотипа с его стойкостью и с достаточной приспособленностью фенотипа к внешним условиям»²⁸.

Как явления микроэволюции, свойственные отдельным видам, регресс и дегенерация, действительно, не могут трактоваться иначе как выражение «общей направленности исторического процесса к переходу из сложного в простое». Однако будучи рассмотрены в плане макроэволюции, они приобретают иное значение. Увеличивая гетерогенность живого, его неравномерность, регресс и дегенерация выступают как факторы усложнения всей живой макросистемы. Увеличивая разнообразие биотической среды, они создают предпосылки к морфофизиологическому прогрессу других видов.

Многие часто возникающие мутантные изменения отдельных генов резко снижают жизнеспособность организма. Так как такие мутации нередко представляют собой явные нарушения генной структуры, они могут рассматриваться как деструктивные, снижающие приспособленность организма к среде. Как впервые показал Фишер, естественный отбор стремится уменьшить деструктивный эффект подобных мутаций путем повышения их рецессивности, т. е. ослабления проявления в гетерозиготе. Это достигается путем образования различных компенсационных механизмов, повышающих устойчивость нормы. Согласно И. И. Шмальгаузену и Р. Л. Берг, повышение устойчивости нормы связано с формированием коррелятивных связей в развитии органов, с общим повышением стабильности процесса развития. И в этом случае деструкция генов — явное выражение тенденции к распаду, упрощению — ведет к формированию особенностей, которые представляются несомненно прогрессивными.

Старение многоклеточных организмов, а также, по видимому, смерть индивидов и вымирание отдельных видов многими исследователями также рассматриваются как выражение роста энтропии.

Таким образом, и в органическом мире в отдельных процессах и явлениях наблюдается явная тенденция к упрощению, дегенерации, распаду. Однако это упроще-

²⁸ Там же.

ние, дегенерация и распад нередко выступают как средство повышения организованности. В общем потоке жизни они таковыми являются, по-видимому, всегда. Как говорил о природе Гёте, «жизнь — ее лучшее изобретение; смерть для нее средство для большей жизни»²⁹.

В процессе эволюции у организмов возникали многочисленные приспособления против деструктивного влияния внешних воздействий. В общей форме эти приспособления можно охарактеризовать как способность к саморегуляции.

По И. П. Павлову, организм — в высшей степени саморегулирующаяся система, сама себя поддерживающая, восстанавливающая, направляющая и даже совершенствующая. И. И. Шмальгаузен считает, что организм можно рассматривать как сложную систему, способную к авторегуляции.

Способность к саморегуляции функций особенно отчетливо проявляется у высших организмов. П. К. Анохин в 1935 г., экспериментируя с собаками, соединял нервы, идущие от органов дыхания, с осязательным центром мозга, а осязательные нервы с центром дыхания. Такие животные в ответ на раздражение ноги кашляли; при дыхании у них в такт с грудной клеткой двигалась лапа, через некоторое время, однако, нервные центры «переучивались» и начинали выполнять функции, требуемые для нормальной жизни.

Человек при помощи особых очков может увидеть окружающий мир перевернутым. Первые мгновения испытуемый совершенно теряется, однако через четыре дня все нормализуется, и он уже не терпит никаких неудобств. Если снять очки, мир снова становится перевернутым. Но оказывается, что одного зрения для подобного «переучивания» мозговых центров недостаточно. Испытуемый должен ходить, двигать руками. Если он ездит в кресле на колесиках, «переучивание не происходит». Профессор Э. Ш. Айрапетянц вместе со своими учениками блокировал у собак, обезьян, кур и некоторых других животных поток информации от тех или иных органов чувств, или, как их называют физиологи, анализаторов. В результате подобных операций сохра-

²⁹ И. В. Гёте. Природа. Избранные сочинения. М., Изд-во АН СССР, 1957, стр. 362.

нившиеся органы чувств как анализаторы поступающей извне информации замещали функции утраченных органов чувств. Особенно значительна замещающая роль двигательного анализатора, передающего информацию о двигательных актах. В проявлении свойства взаимного замещения анализаторов Айрапетьянц усматривает «один из физиологических факторов приспособительного процесса в эволюции».

Разнообразие форм поведения, а следовательно, и способность к саморегуляции зависят от богатства внутренних связей, «...чем меньше связей в системе, тем меньше у нее возможных форм поведения»³⁰. «Самым существенным фактором в организации любой целостной системы, к какой бы категории эта система ни относилась (машины, организмы, общество), — пишет П. К. Анохин, — является циркуляция в ней информации. Только благодаря непрерывному обмену информацией между отдельными частями системы может осуществляться их организованное взаимодействие, заканчивающееся полезным эффектом»³¹.

Способность к саморегуляции обеспечивает адаптивный ответ и на такие внешние воздействия, которые, по-видимому, никогда не встречались в жизни не только особи, но и вида. Диким медведям никогда, конечно, не приходилось кататься на велосипеде. Однако их можно этому научить. Дыхательный центр мозга не участвовал непосредственно в возбуждении двигательной активности лапы, однако, будучи связан с нервами, идущими от лапы, он быстро «переучивается» и начинает регулировать функции движения. Крыса, лишенная всех конечностей, в природе вряд ли могла выжить, но в опытах Э. А. Асратяна она не только выжила, но научилась двигаться, катаясь и переворачиваясь.

Как показывают классические опыты И. П. Павлова с собаками, лишенными органов чувств, исследования П. К. Анохина, работы Э. А. Асратяна, Э. Ш. Айрапетьянца, саморегуляция осуществляется лишь в тех случаях, когда в организм поступает информация из внешней среды. По-видимому, саморегуляция, в своей основе

³⁰ У. Р. Эшби. Конструкция мозга. М., ИЛ, 1962, стр. 319.

³¹ П. К. Анохин. Физиология и кибернетика. Сб. «Философские вопросы кибернетики». М., Соцэкономиздат, 1961, стр. 280.

приспособительная реакция, невозможна без поступления внешней информации. Так как способность к саморегуляции — свойство, несомненно противодействующее возрастанию энтропии, поступление и переработка внешней информации — способ борьбы с ростом энтропии. Таким образом, и на этом пути мы приходим к тому же выводу, к которому в свое время пришел Шредингер: жить — значит извлекать упорядоченность из внешнего мира.

Машина — произведение человеческого ума и рук — во время работы «питается» чистой энергией. Постепенно она изнашивается. Чтобы вернуть машине прежнюю работоспособность, требуется заменить износившиеся части на новые, иначе говоря, дать ей новую упорядоченность взамен утраченной. Организм в отличие от машины поглощает информацию, усваивая вещество и энергию. Поглощение информации — важное условие жизнедеятельности. С потерей способности поглощать информацию теряется способность к саморегуляции со всеми вытекающими из этого последствиями. Можно сделать и обратный вывод: если способность к поглощению информации представляет собой средство повышения саморегуляции, организмы, поглощающие большую информацию, должны обладать определенными преимуществами. Значит, естественный отбор будет способствовать накоплению информации, т. е. усложнению организации, что фактически и имеет место.

Способность к саморегуляции как явно приспособительный признак развилась путем естественного отбора. Что случится с саморегулирующимися системами, если отбор перестанет действовать? Этот вопрос весьма актуален, так как мы сами принадлежим к организмам, вышедшим из-под контролирующего влияния естественного отбора. Ответ, который дается большинством современных крупных биологов, далек от оптимизма. По мнению американского генетика Меллера, популяции людей, не подверженные естественному отбору, отмечающему отклонения от нормы, должны все больше и больше отягощаться вредными мутантными генами, которые снижают жизнеспособность, обуславливают развитие различных дефектов строения, физиологии и психики. Уже сейчас процент младенцев, рождающихся с серьезными наследственными дефектами, колеблется в разных

странах от 3 до 7. Иначе говоря, без благодетельного естественного отбора человечество неуклонно идет к вырождению — биологической форме возрастания энтропии.

В качестве меры борьбы с надвигающимся злом Меллер предлагает стерилизацию большой массы «неполноценных» граждан, — введение искусственного осеменения проверенной спермой и другие мероприятия, которые сродни методам, применяемым в скотоводстве (Меллер называет это «биологической инженерией»).

К сожалению, ни Меллер, ни его сторонники не приводят исторических свидетельств, подтверждающих их точку зрения. Ведь естественный отбор прекратился в человеческом обществе, как указывает генетик-невропатолог С. Н. Давиденков, 30—50 тысяч лет назад. С. Н. Давиденков допускает, что в итоге прекращения отбора возможна «экспансия наименее приспособленных». Подобная экспансия, по его мнению, обнаруживается в явной «разболтанности» нервной системы, обнаруживаемой у наших предков. Она проявлялась в различных ритуалах, магии, колдовстве, шаманстве. «Экспансия инертных, психастеников и истеричных в человеческой предыстории не только ничем не компенсировалась, но, наоборот, подвергалась особому культу, что привело к своеобразным уклонам духовного развития человека, впервые обращающим на себя внимание в позднемадленскую эпоху»³².

Иначе говоря, первоначально все шло, по-видимому, так, как представлял Меллер. А что получилось потом? Затем начался процесс тренировки высшей нервной деятельности. «Испорченный в свое время генотип при этом процессе блокируется в своем проявлении, генотипически, однако не меняясь... проявление неврозов все больше и больше затрудняется, — пишет Давиденков. — Поведение человека начинает диктоваться воспитанием больше, чем врожденными свойствами его нервной системы... Для участия в коллективе требуется уметь «владеть собой», сдерживать непосредственное проявление

³² С. Н. Давиденков. Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии. Л., Изд-во Гос. ин-та усоверш. врачей, 1947, стр. 151.

своих эмоций»³³. Поэтому период неврозов прошел. Воспитание стало главным фактором формирования человеческой психики. Достижения человечества в области воспитания, культуры, общественного труда, медицины «должны будут победить дефекты наследственности»³³.

Это значит, что люди как сложные саморегулирующиеся системы способны нейтрализовать вредные последствия прекращения естественного отбора путем поглощения специфической внешней информации. Такая информация широким потоком поступает в человеческий организм через семью, школу, вуз, работу, общественные организации, книги, радио, кино, театр, лечебные учреждения и прочие каналы связи человека с весьма сложной средой его обитания. Существенная часть информации идет непосредственно от живой и неживой природы. Особое значение приобретает наука. Полноценным эквивалентом законов естественной саморегуляции может быть только сознательное вмешательство в этот процесс в результате глубокого знания его основных факторов.

Прекращение естественного отбора ведет к накоплению вредных мутаций. Следовательно, нужно научиться управлять мутационным процессом. Один из основателей советской генетики Н. К. Кольцов в речи на Всесоюзном съезде зоологов в Киеве в 1930 г., посвященной экспериментальному получению мутаций, выразил твердую надежду на то, что «удастся еще больше овладеть мутационным процессом и по крайней мере в некоторых случаях направить изменчивость в одном определенном, желательном для нас направлении»³⁴.

Управлять мутациями можно двумя способами: путем вмешательства в изменчивость ДНК и в итоге изменения фенотипической формы выражения мутаций в результате воздействий на физиологию развития организма и на его поведение. С. Н. Давиденков имел в виду второй способ и блестяще продемонстрировал его эффективность. Первый способ — управление изменчивостью ДНК — значительно более труден. «Необходимо найти способы направленного по заранее заданной программе восстановления нормальной структуры данного

³³ С. Н. Давиденков. Указ. соч., стр. 189.

³⁴ Н. К. Кольцов. Организация клетки, М.—Л., Биомедгиз, 1936, стр. 505.

гена из его вредных для человека мутационных аллелей³⁵. Решение этой задачи по ее трудности и значимости кажется фантастическим, далеким от реальных возможностей современной науки. Однако и в этой величайшей проблеме естествознания найдены реальные пути, идя по которым, мы придем к ее решению»³⁶.

Азотистая кислота, например, преобразует аденин ДНК в гипоксантин, что приводит к замене пары аденин — тимин на пару цитозин — гуанин. Это уже плановая перестройка нити ДНК. Обнаружено, что антибиотик — стрептомицин — существенно снижает частоту мутаций, вызванных радиацией и различными химическими факторами. Изучение механизмов реактивации клеток после воздействия различными факторами позволяет подойти к выяснению особенностей саморегуляции на клеточном уровне, открывает пути к возможности управления изменчивостью наследственно значимых структур.

Наука, по-видимому, в недалеком будущем даст средство борьбы с одним из самых страшных призраков, угрожающих человеческому роду, — с вырождением наследственных структур.

Естественный отбор как форма выбора, став на пути потока энергии Солнца, явно задержал рост энтропии. На его основе развилась способность к активному выбору условий жизни, что также служит целям задержки энтропийных процессов. Иначе говоря, способность к выбору условий, особенно к сознательному выбору, достигает той же цели, что и отбор условиями. Для предохранения человечества от вырождения не нужно прибегать к приемам животноводства — нужно научиться управлять изменчивостью!

³⁵ Аллель — одно из устойчивых состояний гена, возникшее в результате мутации.

³⁶ Н. П. Дубинин, Я. Л. Глембоцкий. Генетика популяций и селекция. М., «Наука», 1967, стр. 566.

Глава IV

БИОТИЧЕСКИЙ КРУГОВОРОТ

«До очевидности ясно, что весь смысл жизни на поверхности Земли ... слагается из одновременного и совместного существования двух процессов — создания и разрушения органического вещества»¹.

В. Р. Вильямс

Изменение нормы реагирования организмов на внешние факторы, как показали, в частности, и наши экспериментальные исследования, определяется изменением отношения организмов эволюирующей группы к среде обитания. Важнейший компонент среды обитания — организмы других видов. Следовательно, факторы, обуславливающие изменение нормы реагирования, в большой степени, если не преимущественно, зависят от взаимодействия разноорганизованных живых существ в общем эволюционном потоке. Естественно, возникает вопрос: что же в конце концов эволюирует? Этот вопрос неотделим от другого, еще более общего: что такое жизнь?

Жизнь — круговорот органического вещества

Начнем с того, что отделим понятие жизнь от ряда родственных понятий, таких, как биосфера, живой покров Земли, живое, часть живого.

Неудачи многих попыток определить понятие жизнь часто зависят от того, что вместо определения жизни дается определение живому, точно так же при разработке теории возникновения жизни многие выдающиеся исследователи фактически говорят не о возникновении

¹ В. Р. Вильямс. О задачах микробиологии. Собрание сочинений, т. 8, стр. 249.

жизни, а о возникновении живого организма или даже его отдельной части (гена, молекулы ДНК и т. д.). Естественно, что подобные попытки, несмотря на высокую эрудицию авторов, оказываются не всегда удачными.

Начнем с определения наиболее широкого понятия — биосфера. Под биосферой, согласно В. И. Вернадскому, следует понимать наружную оболочку Земли, подверженную влиянию жизни. В это понятие включаются живые организмы, то, что В. Н. Беклемишев называет живым покровом Земли, и минеральные элементы, вовлеченные в сферу жизни. Биосфера — это специфическим образом организованное единство живого и минеральных элементов. Взаимодействие живого и минеральных элементов проявляется в биогенной миграции атомов, осуществляющейся за счет энергии солнечного излучения. Происходящий в биосфере в течение сотен миллионов лет великий планетарный процесс миграции химических элементов выражается в питании, дыхании, размножении, смерти, разложении живых организмов, в сложном взаимодействии разноорганизованных живых существ. С биогеохимической точки зрения жизнь представляет собой биогенную миграцию атомов, вызванную излучением Солнца.

Жизнь, по В. И. Вернадскому, существует только в биосфере, «вне биосферы мы жизнь научно не знаем и проявлений ее научно не видим. Организм, удаленный из биосферы, есть нереальное, есть отвлеченное логическое построение»². «...Происходящий в биосфере круговорот веществ, энергии и особей осуществляется при участии всех населяющих ее организмов... жизнь организована в планетарном масштабе. Все живые существа — части одного целого, гигантской совокупности живых существ, живого покрова Земли... В каждый данный момент времени, от кембрия до наших дней, живой покров Земли всегда представлял организованное целое, существующее благодаря достаточно сложенному функционированию своих частей»³, — писал В. Н. Беклеми-

² В. И. Вернадский. Биогеохимические очерки. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940, стр. 198.

³ В. Н. Беклемишев. Об общих принципах организации жизни. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., 1964, т. 69 (2), стр. 25—26.

шев. Возникает представление о биотическом круговороте вещества.

В биотический круговорот вовлечено большое количество разнообразных минеральных элементов, среди которых основная роль принадлежит углероду, кислороду, водороду, азоту, фосфору и сере. Жизнь зависит от химических свойств этих элементов.

На теле конечного объема, каковым является Земля, запасы минеральных элементов, однако, не могут быть бесконечными. Если бы они только потреблялись, жизнь рано или поздно должна была бы прекратиться. «Единственный способ придать ограниченному количеству свойства бесконечного,— пишет В. Р. Вильямс,— это заставить его вращаться по замкнутой кривой»⁴. Жизнь использовала именно этот метод. «Зеленые растения создают органическое вещество, незеленые разрушают его. Из минеральных соединений, полученных от распада органического вещества, новые зеленые растения строят новое органическое вещество и так без конца»⁵.

Из представлений американского математика Лотки⁶, В. И. Вернадского, В. Р. Вильямса следует, что жизнь есть не что иное, как круговорот сложных соединений углерода, обусловленный постоянным взаимодействием, «борьбой» двух противоположных процессов — создания и разрушения органического вещества. Согласно В. Р. Вильямсу, солнечная энергия вызывает на Земле два круговорота веществ: большой, или геологический, наиболее ярко проявляющийся в круговороте воды и циркуляции атмосферы, и малый, или биологический, обнаруживаемый в жизненном процессе. Малый биологический круговорот развивается на основе большого абиотического, используя особенности последнего.

—Поверхность Земли получает ежегодно от Солнца около $5 \cdot 10^{20}$ ккал лучистой энергии. Примерно половина этой энергии тратится на испарение воды, приводя в движение большой круговорот. На создание органического вещества расходуется всего 0,1—0,2%. Таким образом, энергия биотического круговорота ничтожно

⁴ В. Р. Вильямс. Агрономия. Собрание сочинений, т. 10, стр. 11.

⁵ Там же.

А. J. Lotka. Elements of physical biology. Baltimore, 1925.

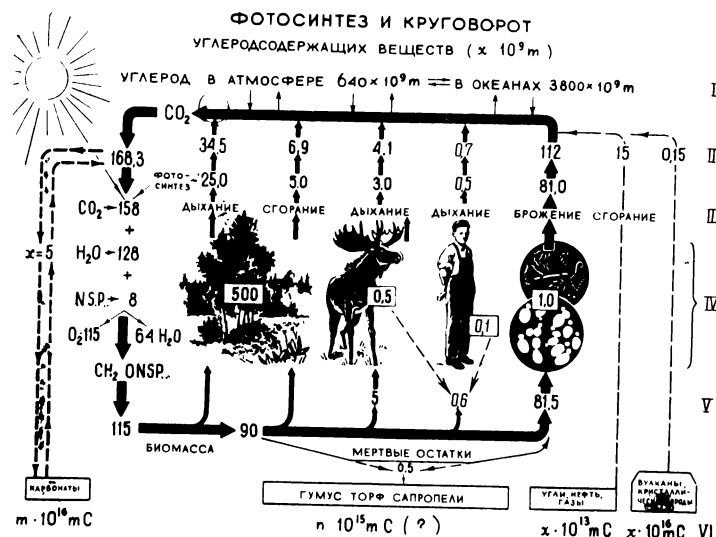


Рис. 28. Фотосинтез и круговорот органических веществ в миллиардах тонн (по А. А. Ничипорючу)

I — вес углерода в составе углекислоты в атмосфере и гидросфере; **II** — количество CO_2 , выделяемое в атмосферу в разных процессах жизнедеятельности; **III** — количество органических веществ, окисляемых в разных процессах; **IV** — группы организмов и вес биомассы организмов каждой группы; **V** — вес пищи и субстратов, потребляемых организмами каждой группы; **VI** — вес углерода в компонентах литосферы

мала по сравнению с энергией, расходуемой на абиотические процессы.

Будучи относительно небольшой, энергия, вовлеченная в биотический круговорот, производит в абсолютном выражении весьма значительную работу. Б. Е. Быховский и А. Г. Банников на основе литературных данных оценивают суммарную годовую продукцию фотосинтеза земного шара в 42 млрд. т органического углерода. А. А. Ничипорович приводит близкую величину: 46 млрд. т. В соответствии с классическим уравнением фотосинтеза $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} = (\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2$ для образования $46 \cdot 10^9$ т органического углерода необходимо, чтобы ежегодно $170 \cdot 10^9$ т углекислоты связывались с $68 \cdot 10^9$ т воды, образуя $115 \cdot 10^9$ т. сухого органического вещества

и $123 \cdot 10^9$ т кислорода. При этом усваивается $44 \cdot 10^{16}$ ккал фотосинтетически активной солнечной радиации.

Однако в процесс фотосинтеза вовлечены не только углекислота и вода. Ежегодно используется около $6 \cdot 10^9$ т азота, около $2 \cdot 10^9$ т фосфора и других элементов минерального питания (калий, кальций, магний, сера, железо, медь, марганец, молибден, кобальт и пр.). Большое количество воды расходуется на испарение. Поэтому фактический круговорот органического вещества, конечно, отличается от ориентировочной схемы, рассчитанной по уравнению фотосинтеза. Схема, приведенная в статье А. А. Ничипоровича (1967 г.) и воспроизводимая выше дает более точное представление о синтезе и деструкции органического вещества на нашей планете (рис. 28).

О масштабах этого процесса можно судить еще и по скорости оборота углекислоты, кислорода и воды. Согласно подсчетам американского ученого Е. Рабиновича, весь кислород атмосферы оборачивается через организмы примерно за 2 тыс. лет, углекислота совершает полный цикл за 300 лет, а вся вода океанов, морей и рек разлагается и восстанавливается в биотическом круговороте за 2 млн. лет. Иначе говоря, за время эволюции не только углекислота и кислород, но и вся вода прошли через живое вещество планеты не одну сотню раз!

Согласно подсчетам В. И. Вернадского, вес живого вещества Земли составляет 10^{12} т, или 10^{18} г. Общая поверхность земного шара равна $5 \cdot 10^{18}$ см². Отсюда на каждый квадратный сантиметр поверхности Земли приходится в среднем около 0,2 г или 2 кг биомассы живых организмов на 1 м². Из сопоставления веса всего живого вещества Земли (10^{12} т) с весом ежегодной продукции за счет фотосинтеза ($1,15 \cdot 10^{11}$ т) следует, что ежегодно возобновляется примерно 0,1 часть биомассы живого, или 10%. Таковы масштабы жизни в грубо количественном выражении. Этот грандиозный процесс циклической трансформации органического вещества, основанный на взаимодействии синтеза и распада живой протоплазмы, и составляет сущность жизни.

В. И. Вернадский неоднократно говорил об организации жизни в планетарном масштабе. Биологический круговорот, основанный на взаимодействии синтеза и

деструкции органического вещества,— одна из самых существенных, если не самая существенная, форма этой организации. Только она обеспечивает непрерывность жизни и ее прогрессивное развитие.

В качестве звеньев биотического круговорота выступают особи и виды организмов разных систематических групп от микроорганизмов до высших представителей растительного и животного мира, взаимодействующие между собой непосредственно и косвенно с помощью многочисленных и многосторонних прямых и обратных связей. Таким образом, понятие жизнь относится не к отдельным организмам, а ко всей совокупности живых существ, связанных определенными взаимоотношениями.

Происхождение биотического круговорота

Возникла ли жизнь как взаимодействие синтетиков и деструкторов, осуществляющееся в форме биотического круговорота, или это взаимодействие стало проявляться лишь после появления жизни на каком-то историческом этапе ее развития? Иначе говоря, что возникло раньше: фотоавтотрофы или гетеротрофы, или те и другие одновременно?

Авторы теорий происхождения жизни, разрабатывавшие этот вопрос на рубеже прошлого и настоящего веков, допускали первичное возникновение фотоавтотрофных организмов в условиях сравнительно простой среды. Подобное решение противоречит фактическому материалу современной биологии. Механизм запасания световой энергии с помощью хлорофилла в процессе фотосинтеза весьма сложен, и предполагать, что он мог сразу возникнуть, нет никаких оснований. Также мало оснований рассматривать в качестве первичных организмов хемосинтетиков.

На смену представлениям о первичности автотрофной формы обмена пришла теория А. И. Опарина, согласно которой сначала появились гетеротрофы. Автотрофы, в частности фотосинтетики, развились позднее. В соответствии с теорией А. И. Опарина и согласно теориям первичного возникновения фотоавтотрофии, биотический круговорот возник после появления жизни.

Принципиально иначе решал проблему В. И. Вернадский. Рассматривая геохимические функции биосферы, он писал: «Среди миллионов видов нет ни одного, который мог бы исполнять один все геохимические функции жизни, существующие в биосфере изначала. Следовательно, изначала морфологический состав живой природы в биосфере должен быть сложным... Первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-нибудь вида организма, а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни. Должны были сразу появиться биоценозы»⁷. Близкие мысли высказал Б. П. Токин. Согласно его представлениям, «уже с самого начала возникновения органического мира мы имеем несомненно не только взаимодействие возникшего живого со своим прародителем, неорганическим миром, но и взаимодействие живых веществ, существ»⁸. Н. П. Наумов, говоря о ранних этапах развития жизни, писал: «Надо полагать, что и тогда жизнь была возможна как круговорот веществ в природе. А ведь этот последний может осуществляться только в сообществах, объединяющих качественно различные организмы. Именно в таких сообществах и могут возникать внутренние противоречия, служащие двигательной силой эволюции»⁹.

Рассматривая проблему устойчивости различных систем с точки зрения кибернетики, Винер считает, что в основе устойчивости обязательно должны лежать круговые процессы с оптимальной обратной связью. Круговорот органического вещества, обусловленный взаимодействием фотоавтотрофов и гетеротрофов, как раз и представляет собой такой круговой процесс. С точки зрения кибернетики проблема происхождения жизни тождественна с проблемой происхождения биотического круговорота.

⁷ В. И. Вернадский. Биогеохимические очерки. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940, стр. 205—207.

⁸ Б. П. Токин. Вопросы биологии. Ташкент, Изд-во САГУ, 1935, стр. 43.

⁹ Н. П. Наумов. Взаимодействие со средой единичных организмов и популяций животных. Сб. «Философские вопросы биологии». М., Изд-во МГУ, 1956, стр. 308.

Жизнь — биотический круговорот. Следовательно, говоря о ее возникновении, нужно иметь в виду возникновение биотического круговорота.

Жизнь на Земле существует в основном за счет энергии солнечного излучения в видимой и отчасти в ближней инфракрасной (некоторые автотрофные бактерии) областях спектра. Посредником между Солнцем и жизнью служит хлорофилл. Совершенно ясно, что жизнь возникла раньше появления хлорофилла. Значит, если придерживаться гипотезы В. И. Вернадского, первыми фотоавтотрофами должны были быть бесхлорофильные формы. Какую энергию они усваивали? Наиболее постоянным источником энергии, ответственным за образование первичных органических соединений в условиях восстановительной атмосферы Земли, было ультрафиолетовое излучение Солнца спектральной области 240 — 290 мкм. Доказана возможность абиогенного синтеза аминокислот, простейших пептидов, нуклеотидов и других важных соединений из углеводов и неорганических солей под влиянием ультрафиолетовых лучей этой области спектра в условиях восстановительной газовой среды.

Логично предположить, что и первичные организмы (может быть, еще коацерваты) использовали энергию ультрафиолетового излучения Солнца области спектра 240—290 мкм. Подобную мысль высказал в 1951 г. американский биолог Г. Блюм. По его мнению, фотосинтез особого рода, существенно отличный от современного, мог возникнуть очень рано в ходе органической эволюции, если даже не в самом ее начале. По Гаффрону — американский исследователь фотосинтеза — первичные фотохимические механизмы, участвовавшие в последовательном создании и накоплении органических веществ, а позже и живых организмов, сначала использовали фотоны ультрафиолета. Лишь по мере изменения солнечного спектра в ультрафиолетовой области (в связи с появлением озона) они должны были постепенно приспосабливаться к использованию меньших квантов света, энергия которых упала с 9 до 1,3 электронвольт на молекулу. В другой статье Гаффрон подразделяет эволюцию энергетики организмов на пять последовательных этапов. На первых двух этапах главными источниками энергии были ультрафиолетовое излучение Солнца,

тепло, электрические разряды. Первичная фотоавтотрофия преемственно связана с фотохимическими реакциями абиогенного фотосинтеза, она развилась на их основе.

В подтверждение гипотезы усвоения протоорганизмами ультрафиолетового света можно привести пять категорий фактов.

1. Основные биологически важные соединения, с помощью которых у всех организмов осуществляется биосинтез, такие как нуклеиновые кислоты, белки, нуклеозидтрифосфаты, большинство коэнзимов, содержат в своем составе кольцевые молекулы с конъюгированными двойными связями. Такие молекулы поглощают фотоны ультрафиолета в спектральной области 240—290 мкм, которая, согласно гипотезе, ответственна за примитивный фотосинтез (рис. 29).

Трудно допустить, чтобы организмы «случайно» выбрали подобные молекулы. Логичнее предположить, что они с помощью подобных структур использовали энергию ультрафиолетового излучения для своих потребностей. Согласно Б. Пюльман и А. Пюльман (французские биофизики), выбор и утилизация соединений с конъюгированными двойными связями в качестве структурных компонентов жизни представляют собой один из наиболее важных квантовых эффектов биохимической эволюции. Такие соединения «обычно обладают ненормально большой способностью запасать энергию и информацию»¹⁰.

Молекулярное строение основных классов биохимически важных соединений с этой точки зрения можно рассматривать как своеобразный «рудимент» ультрафиолетового этапа в развитии жизни на Земле.

Энергетические особенности субмолекулярной структуры кольцевых соединений углерода с конъюгированными двойными связями позволяют понять, почему в качестве основного элемента при построении живых организмов оказался выбранным углерод, а не кремний, хотя последнего в земной коре значительно больше, чем углерода. Кремний не способен к образованию соединений с конъюгированными двойными связями и потому не обладает теми возможностями, которые имеются у углеро-

¹⁰ Н. Винер. Кибернетика. М., изд-во «Советское радио», 1958, стр. 123.

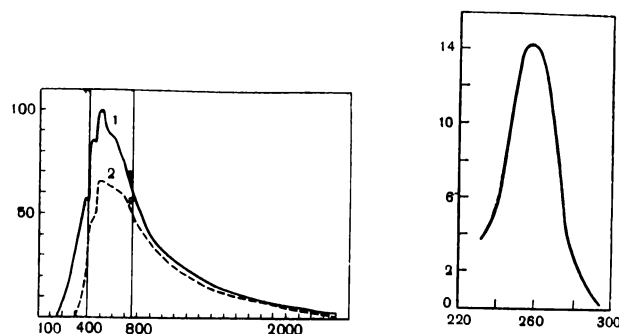


Рис. 29. Распределение энергии в солнечном спектре на границе земной атмосферы (1) и на поверхности Земли (2)

На абсциссе отложена длина волны в миллимикронах: 100—400 — ультрафиолетовые лучи, 400—750 — видимый свет, 750 и далее — инфракрасные лучи. На ординате — спектральная интенсивность в процентах к максимальному излучению. Вертикальные линии — границы видимого света

Рис. 30. Спектр поглощения аденина (максимум поглощения 260 мкм.)

да. Всякие рассуждения о кремниевых организмах принадлежат к области малообоснованных фантазий.

2. Американские исследователи Поннамперума, Саган и Маринер в 1963 г. экспериментально доказали возможность абиогенного синтеза аденозинтрифосфата — АТФ из аденина, рибозы и фосфорной кислоты под влиянием ультрафиолетовых лучей с длиной волны 253,7 мкм. Значит, энергия ультрафиолетовых лучей способна консервироваться в макроэргических связях АТФ (рис. 30).

В АТФ запасается световая энергия в процессе фотосинтеза; это же соединение образуется при окислении органических веществ в ходе гетеротрофного обмена. Следовательно, не только световая энергия через хлорофилл, не только окисление органических веществ при их деструкции приводят к зарядке АТФ. Этот же процесс могут осуществлять ультрафиолетовые лучи, поглощаемые аденином.

Еще в 1951 г. Блюм обращал внимание на возможность абиогенного синтеза АТФ в примитивной атмосфере Земли за счет абсорбции фотонов ультрафиолета. Согласно его представлениям, АТФ мог быть одним из

самых первых соединений, вошедших в состав первичных организмов. Работа Поннамперумы с соавторами подводит фактическую основу под это представление, вместе с тем их материалы свидетельствуют в пользу гипотезы ультрафиолетовой автотрофии как начального этапа развития жизни на Земле.

3. Работа группы американского исследователя фотосинтеза Арнона в 1962 г. доказала, что первыми продуктами фотосинтеза современных растений являются АТФ и НАД — соединения, содержащие аденин и интенсивно поглощающие ультрафиолетовые лучи. Фотосинтез, по Арнону, может быть определен как синтез клеточных веществ за счет химической энергии, полученной при фотохимических реакциях. Такое определение охватывает современный фотосинтез с помощью хлорофилла и примитивный фотосинтез с использованием ультрафиолетовых фотонов.

4. Американский ученый Уайтейкер в 1942 г., а вслед за ним советский исследователь И. Ф. Ковалев и американец Кельнер в 1949 г. обнаружили, что видимый свет устраняет многие повреждения, вызванные коротковолновым ультрафиолетовым излучением, — наблюдается так называемая фотореактивация. Ультрафиолетовое излучение Солнца сопровождается излучением в видимой области, и потому, естественно, использование фотонов ультрафиолета шло при одновременном освещении видимым светом, препятствующим возникновению деструктивных изменений. Трудно понять происхождение фотореактивации и тем более ее почти всеобщее распространение, если игнорировать значение абсорбции фотонов ультрафиолетового излучения (рис. 31).

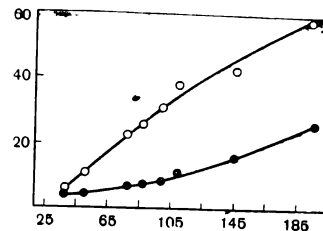
5. Наконец, в пользу гипотезы фотосинтеза в УФ-лучах свидетельствуют факты стимулирующего эффекта слабых доз ультрафиолетового облучения, описанные многими исследователями.

Приведенные пять групп фактов подтверждают гипотезу раннего возникновения фотоавтотрофии. Видимо, жизнь с самого начала развивалась как круговорот веществ, основанный на взаимодействии фотоавтотрофов и гетеротрофов. Космическая энергия солнечного излучения всегда была основным энергетическим источником жизни. Следовательно, возникновение жизни представляет собой становление механизмов кругового процесса

Рис. 31. Видимый свет устраняет повреждения в яйцеклетках водоросли фукуса, возникшие под воздействием ультрафиолетового облучения (фотореактивация)

1 — ультрафиолетовое облучение дозой $2 \cdot 10^4$ эрг/мм², 2 — та же доза + белый свет

На абсциссе часы после оплодотворения, на ординате — процент яйцеклеток с ризоидами



использования фотонов света для длительного сохранения возбужденного состояния. «...Из большого абиотического круговорота веществ на земном шаре вырывается ряд элементов, которые, постоянно увлекаемые в новый, малый по сравнению с большим, биологический круговорот, надолго, если не навсегда, вырываются из траектории большого круговорота и вращаются непрерывно расширяющейся спиралью в одном направлении в малом, биологическом. На безжизненном фоне геологических процессов возникает и развивается жизнь»¹¹.

Если жизнь возникла как биоценоз первичных организмов (может быть, коацерватов), значит она появилась раньше, чем появились отдельные живые существа. Известный английский ученый Бернал говорит о жизни без организмов. Лишь в ходе эволюции отдельные компоненты круговорота начали приобретать все большую и большую самостоятельность, пока не стали организмами.

Многие исследователи, в частности Бернал в 1959 г. и Гафрон в 1964 г., подразделяют процесс становления жизни на несколько стадий. По-видимому, можно говорить о шести основных стадиях развития жизни и живого:

1. Абиогенные химические реакции.
2. Фотохимические реакции, ведущие к элементарным формам накопления энергии.
3. Круговорот соединений углерода, включающий реакции консервации лучистой энергии и ее освобождения, — биотический круговорот, жизнь.
4. Усложнение и усовершенствование компонентов

¹¹ В. Р. Вильямс. Почвоведение. Собрание сочинений, т. 6. М., 1949—52, стр. 71.

круговорота — возникновение организмов, т. е. живых существ.

5. Прогрессивная дифференциация живых существ — морфофизиологический процесс; появление многоклеточных организмов.

6. Развитие нервной системы и органов чувств; возникновение поведенческих реакций.

Соотношение между жизнью и живым не оставалось, следовательно, одинаковым. В ходе развития жизни живое становилось все более и более живым. Оно не могло возникнуть сразу из безжизненной материи. Исходя из подобных представлений, следует согласиться с видным советским ученым Бауэром, что «эволюция заключается в повышении и усилении основных свойств живой материи»¹².

Жизнь находится в непрерывном взаимодействии с неживой природой, от которой она произошла и с которой в силу этого неразрывно связана. В результате подобной преемственности не только жизнь приспособлена к неорганической среде, но и неорганическая среда приспособлена к жизни. В ней заключены источники легко усвояемой энергии, необходимых веществ, потенциал информации. Жизнь, во всяком случае в ее современном виде, не могла бы существовать без круговорота воды, циркуляции атмосферы, морских течений и других явлений неорганической природы.

Из неоспоримого факта взаимной приспособленности жизни и абиотической среды, а также из очевидной невозможности существования отдельных организмов вне биотического круговорота следует принципиальная невозможность панспермии, т. е. распространения жизни в мировом пространстве, путем переноса ее зародышей с одной планеты на другую. Зародыши жизни, занесенные на безжизненную поверхность какой-либо планеты, по гипотезе панспермии Аррениуса, не имеют шансов стать родоначальниками жизни. «Живая среда не могла произойти из единого одноклеточного организма, принесенного из космической среды»¹³, — писал В. И. Вернадский. И это несомненно так. Среда жизни должна

¹² Э. С. Бауэр. Теоретическая биология. М.—Л., Изд-во ВИЭМ, 1935, стр. 205.

¹³ В. И. Вернадский, Биогеохимические очерки. М., Изд-во АН СССР, 1940, стр. 173.

создавать сама жизнь в процессе развития, в ходе взаимодействия с неорганической природой. Только преемственная связь органического и неорганического при становлении жизни может обеспечить им взаимное приспособление, без которого жизнь невозможна. Следовательно, жизнь, во всяком случае до вмешательства в ее течение разумного начала, на разных небесных телах должна возникать и развиваться самостоятельно. Может показаться, что это серьезное ограничение возможностей распространения жизни в космосе. На самом деле скорее следует говорить об обратном.

Если жизнь по своей физической сущности представляет собой круговой процесс использования сложными соединениями углерода лучистой энергии, она с неизбежностью будет развиваться и в условиях, отличных от земных, готовя почву для возникновения живых существ с их относительно замкнутым внутренним обменом, способностью к приспособлению и прогрессивной эволюции. Более того, организация инопланетных обитателей в существенных чертах должна напоминать организацию организмов Земли. По мнению американского биохимика Дж. Уолда, химический состав организмов определяется не только доступностью тех или иных химических элементов. Организмы «вынуждены были сделать» именно тот выбор, который они сделали. По этой причине «не только химические элементы, но и химическая конституция организмов одинакова во всей Вселенной»¹⁴.

Из этого вытекает следствие, касающееся и нашей планеты. В период становления жизни ее очаги могли возникнуть в разных местах в качестве изолированных протобиоценозов. Формы организации жизни, развившейся из разных протобиоценозов, были бы различными, а принципиальные биохимические реакции могли быть и тождественными.

Изучение древнейших отложений позволило констатировать замечательный факт: все основные типы животных возникли в кембрийской системе, переходные звенья между ними не обнаружены. Может быть, это свидетельствует о их происхождении от разных протобиоценозов?

¹⁴ Дж. Уолд. Почему живое вещество базируется на элементах второго и третьего периодов периодической системы? Сб. «Горизонты биохимии». М., «Мир», 1964, стр. 103.

Жизнь и живое

Определив жизнь как биотический круговорот, мы, однако, подошли к этому явлению лишь формально, так как нерасшифрованным осталось понятие «биотический» — живой.

-->Энгельс в «Анти-Дюринге» характеризует живое как постоянное самообновление, непрерывное превращение частей, смена питания и выделения.

Бауэр в 1935 г. видел основное отличие живого от неживого в устойчивом неравновесии живых систем: «...все и только живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии постоянно работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях... Мы обозначим этот принцип, как «принцип устойчивого неравновесия» живых систем... мы не знаем ни одной неживой системы, у которой неравновесное состояние обладало бы признаками устойчивости»¹⁵. И далее: «Структуры живых систем не являются равновесными... следовательно, для сохранения их, т. е. условий системы, необходимо их постоянно возобновлять, т. е. постоянно затрачивать работу»¹⁶.

Устойчиво неравновесными, по Э. С. Бауэру, являются отдельные молекулы живой структуры. А. Г. Гурвич в 1944 г. распространил принцип устойчивого неравновесия на системы молекул: «...все возникающие в живых системах существенные молекулярные комбинации чисто временны и непрерывно заменяются новыми»¹⁷. Мысль о неравновесном характере живых организмов подчеркивает и Винер в 1948 г., говоря о их метастабильности: «Бесспорно, энзим и живой организм одинаково метастабильны. Стабильное состояние энзима наступает, когда он перестает действовать, а стабильное состояние живого организма наступает, когда он умирает»¹⁸.

¹⁵ Э. С. Бауэр. Теоретическая биология. М.—Л., Изд-во ВИЭМ, 1935, стр. 43—44.

¹⁶ Там же, стр. 55.

¹⁷ А. Г. Гурвич. Теория биологического поля. М., «Советская наука», 1944, стр. 25.

¹⁸ Н. Винер. Кибернетика. М., «Советское радио», 1958, стр. 80.

Принцип устойчивого неравновесия можно распространить и на более высокие уровни организации живого. Ведь и на уровне организмов жизнь осуществляется в результате постоянной смены особей, гибели одних, рождения других. По-видимому, главное отличие биотического круговорота от любого другого, в частности от круговорота воды, как раз и заключается в том, что он происходит на всех уровнях в итоге устойчивого взаимодействия противоположных процессов: синтеза и деструкции молекул, рождения и гибели особей, появления и отмирания видов. Одним словом, «жизнь может быть только там, где есть вместе и синтез и органическое разрушение»¹⁹.

Таким образом, и в основе большой системы, которую мы называем жизнью, и в основе малых систем, звеньев большой системы организмов, лежит один и тот же принцип — единство противоположных процессов синтеза и деструкции. Это единство поддерживается многосторонним взаимодействием различных систем, процессов путем перекрещивающихся прямых и обратных связей между ними, взаимодействием, всегда выражающимся в форме круговых процессов.

Изучение жизнедеятельности на молекулярном и субмолекулярном уровнях позволяет сделать еще один шаг в направлении выяснения сущности жизни. С энергетической субмолекулярной точки зрения биотический круговорот, или как его называет известный венгерский биохимик А. Сент-Дьердьи, энергетический цикл жизни, «состоит в том, что электроны сначала поднимаются на более высокий энергетический уровень фотонами, а затем в живых системах падают обратно на свой основной уровень, отдавая при этом порциями свою избыточную энергию, которая приводит в действие всю машину жизни»²⁰. Жизнь с этой точки зрения представляется как упорядоченный непрерывный круговой поток электронов, вызванный излучением Солнца.

Жизнедеятельность организмов в свою очередь имеет в основе сложную систему окислительных и восстано-

¹⁹ К. Бернар. Курс общей физиологии. СПб., Изд-во Билибина, 1878, стр. 110.

²⁰ А. Сент-Дьердьи. Введение в субмолекулярную биологию. М., «Наука», 1964, стр. 30.

вительных реакций, также сопровождающихся переносом электронов. По Ключверу, наиболее существенный признак живого состояния — это наличие в частях клетки непрерывного и направленного движения электронов.

Упорядоченный и закономерный поток электронов, вызванный излучением Солнца, — жизнь — происходит, следовательно, в итоге их закономерного и строго упорядоченного перемещения в малых системах — организмах, клетках, частях клеток (особенно в митохондриях). Поэтому жизнь может осуществляться лишь посредством веществ, способных воспринимать фотоны, переводить их энергию в энергию электронного возбуждения с относительно длительным временем возбуждения (функция восприятия энергии). Эта энергия должна превращаться в энергию химических связей (функция аккумуляции энергии). Затем ее следует передать по пищевой цепи от фотоавтотрофов через гетеротрофов к деструкторам (функция связи и транспорта энергии). При этом жизненный субстрат должен воспроизводить свою структуру вопреки постоянным химическим превращениям, мутациям и гибели особей (функция наследственности). Такими функциями обладает система из асимметрично построенных биополимеров — белков и нуклеиновых кислот. В этой системе сложные белки обеспечивают все функции жизни, за исключением воспроизведения.

Способность к воспроизведению имеет особенно большое значение, тем более что осуществляется она с помощью механизмов, не встречающихся в неживой природе. В основе воспроизведения лежит синтез белка, протекающий, как мы видели, при посредстве нуклеиновых кислот.

Обсуждая проблему синтеза белка, Н. К. Кольцов в 1927 г. пришел к выводу о малой вероятности возникновения сложных белковых молекул, содержащих тысячи аминокислотных остатков, расположенных в определенной последовательности, путем обычных химических реакций. Новые молекулы белка должны, по мнению Кольцова, штамповаться на каком-то шаблоне, на матрице. Новейшие исследования полностью подтвердили идею Кольцова. Действительно, синтез белка осуществляется по матричному принципу. В качестве матрицы выступает нить ДНК. Последовательность азотистых оснований нити ДНК обуславливает последовательность

азотистых оснований в различных классах РНК, что в свою очередь строго детерминирует последовательность аминокислотных остатков в синтезирующихся белках.

Матричный принцип обеспечивает упорядоченность синтетических процессов, строгую специфичность синтезируемых продуктов и большую скорость синтеза. «Принцип матричного синтеза,— пишет В. А. Энгельгардт,— это явление фундаментальной, принципиальной важности. Здесь, как нигде более, выступает специфика химизма живого по сравнению с неживыми системами»²¹. Не отменяя принцип обычной химии, матричный принцип вносит нечто совершенно новое, «что мы более нигде в природе не встретим: возможность строжайшего неизбежного упорядочения последовательных этапов чрезвычайно длинной реакционной цепи»²².

Матрицы, обнаруживаемые в последовательности азотистых оснований нуклеиновых кислот, являются составной частью клеточного механизма воспроизведения. Имеются факты, указывающие «на сложность механизма регуляции белкового синтеза и на участие в этом процессе как компонентов самой клетки, так и компонентов окружающей среды. В этом процессе получается гармоничное сочетание взаимодействий организма и среды»²³. Белок и нуклеиновая кислота, изъятые из системы, перестают быть живыми. Стоит снова вспомнить следующую мысль Н. К. Кольцова, высказанную им на III Всесоюзном съезде зоологов в 1927 г. Он говорил: «Клетка есть механизм, состоящий из многих различных веществ, каждое из которых в отдельности не является живым и в той же мере лишено жизни, как и всякое другое вещество»²⁴. Кристалл вируса табачной мозаики, конечно, вещество, а не существо, хотя оно и обладает инфекционными свойствами.

Жизнь, следовательно, не просто форма высокоорганизованной материи. Это форма высокой и достаточно специфичной организации соединений углерода, включающих в качестве структурных единиц кольцевые молеку-

²¹ В. А. Энгельгардт. Пути химии в познании явлений жизни. «Химия и жизнь», 1965, № 7—8, стр. 102.

²² Там же, стр. 103.

²³ А. Н. Белозерский. Молекулярная биология — новая ступень познания природы. М., «Знание», 1967, стр. 57.

²⁴ Н. К. Кольцов. Организация клетки. М.—Л., Биомедгиз, 1936, стр. 463.

лы с двойными связями, что обеспечивает восприятие энергии и ее передачу к местам синтезов, воспроизведение и авторегуляцию. Передача энергии осуществляется с помощью различных механизмов от миграции электрона до пожирания хищником своей жертвы.

Говоря о высших уровнях передачи энергии и вещества, следует, однако, помнить, что прямая передача по пищевой цепи осуществляется в форме взаимодействия организмов, объединенных многосторонними прямыми косвенными и обратными связями.

Жизнь представляет собой круговорот, совершаемый взаимодействующими (по принципу прямых и обратных связей) системами сложных асимметричных соединений углерода, находящимися в устойчивом неравновесии (живые организмы). В силу этого они способны в качестве звеньев биотического круговорота в условиях определенной неорганической среды воспроизводить свою организацию, используя энергию электронного возбуждения молекул фотонами света (непосредственно или с помощью других живых систем), вещество и информацию, поступающие из окружающей среды.

Жизнь существует за счет постоянного притока из окружающей среды энергии, вещества и информации. Энергия, преимущественно фотоны света, используется в процессе жизни однократно, она течет через систему. Как считают А. Лотка и В. И. Вернадский, энерговооруженность жизни с ходом эволюции должна возрастать. Организмы, приобретшие способность усваивать новую порцию фотонов или лучше использующие химическую энергию, запасенную в других организмах, получают преимущества и в ходе эволюции. Они постепенно включаются в биотический круговорот, рационализируя его, увеличивая суммарный поток энергии через живую систему.

Вещество, входящее в круговорот жизни, испытывает постоянные превращения. В результате расширения сферы жизни в течение геологических периодов, очевидно, происходило увеличение массы вещества, вовлеченного в биотический круговорот. Однако прямой зависимости развития жизни от массы вовлеченного в жизненный круговорот вещества не наблюдается, во всяком случае в настоящее время. В некоторые периоды жизни происходило явное ее уменьшение, например захороне-

ние массы живого в каменном угле и в других ископаемых биогенного происхождения. По-видимому, по мере расширения жизни имеет место включение в биотический круговорот все новых и новых минеральных элементов, увеличивающих химическое разнообразие субстрата жизни.

Живой покров Земли представляет собой сложную иерархию структур от субмолекулярных и молекулярных до морфофизиологических и биоценологических. Каждая структура и уровень, как мы видели, обладают характерной способностью накапливать и хранить запас информации, способствующей выживанию. Консервация информации в форме молекулярных, морфофизиологических структур в характерных чертах биотического круговорота является наиболее важной особенностью органической эволюции.

Большая система — биотический круговорот, т. е. жизнь — развивается в итоге взаимодействия малых систем, организмов, видов. Поэтому совершенствование большой системы осуществляется путем развития подчиненных систем и их частей. Наиболее активные группы, связанные многообразными связями с остальными, вступают на путь морфофизиологического прогресса. Их высокая организованность, способность точно и тонко реагировать на все изменения в окружающей среде порой порождают иллюзию эмансипации от среды. Однако в действительности они, как мы видели, связаны со своим окружением наиболее многосторонними и глубокими прямыми и обратными связями. Их кажущаяся независимость выступает как форма весьма совершенной зависимости. В силу этого морфологическая эволюция становится одним из важных направлений эволюции жизни. Она позволяет в огромной степени расширить возможность накопления информации, что ведет к развитию способности активно выбирать условия жизни, к совершенствованию высшей нервной деятельности.

Жизнь — четырехмерный континуум относительно дискретных систем

Возникнув более двух миллиардов лет назад, жизнь не прекращается. Ныне живущие организмы представляют собой прямых потомков первичного протобиоценоза

или протобиоценозов. «...Подобно тому как жизнь нового существа есть не что иное, как продолжение жизни существ, ему предшествовавших, и протоплазма его есть также не что иное, как распространение протоплазмы его предков. Это все та же протоплазма, это все одно и то же существенно»²⁵, — писал Клод Бернар. Современные данные о принципиальном сходстве основного субстрата жизни всех организмов придают мысли замечательного французского физиолога особую актуальность. Они показывают, что, несмотря на поражающее многообразие форм жизни, в ее основе лежат одни и те же круговые процессы перемещения электронов, роднящие нас не только с отдельными предками, но и со всеми ныне живущими организмами. «...поскольку мы признаем реальную прямую или косвенную материальную непрерывность всех видов, — писал в 1956 г. итальянский зоолог Колози, — то совокупность всех видов современности и прошлого составляет, так сказать, один организм, сложенный из комплекса частей (видов), дифференцировавшихся, но связанных между собой»²⁶.

Мысли Клода Бернара и Колози, сопоставленные с представлением о биотическом круговороте, позволяют еще более глубоко ощутить внутреннюю интимную взаимосвязь экологических и генеалогических отношений между организмами. Жизнь начинает рисоваться в виде спирали, состоящей из двух основных ветвящихся стволов (фотоавтотрофов и гетеротрофов). В отличие от ветвей деревьев, ветви жизни находятся в постоянном взаимодействии друг с другом, образуя экологическую сеть. Спираль движется за счет квантов света; в нее постоянно вовлекаются минеральные элементы, образуя вместе со спиралью биосферу. Поглощая все новые и новые порции энергии, трансформируя вещество, используя различные источники информации, жизнь расширяется. Постоянно возникает противоречие между потенциально безграничной способностью к размножению — так называемым давлением жизни — и ограниченными возможностями на каждом данном историческом этапе исполь-

²⁵ К. Бернар. Курс общей физиологии. СПб., Изд-во Библиина, 1878, стр. 172.

²⁶ G. Golosi. Filogenesi e sistematica XXVIII Convegno dell'Unione Zoologica Italiana. Napoli — Salerno, 1956, 799.

зовать новые материальные средства к существованию. Это противоречие между живым и неживым исторически разрешается на базе изменчивости и естественного отбора путем овладения все новыми и новыми источниками жизнедеятельности, что ведет к прогрессивному расширению взаимодействия между биотическим и абиотическим, к постоянным перестройкам биотических отношений и среды жизни, к накоплению информации.

Взаимодействие живого и неживого осложняется тем, что неживое изменяется не только под влиянием жизни, но и по своим собственным законам. Это — вековые изменения климата, перераспределение морей и суши в периоды интенсивного горообразования, сопровождающегося также вспышками вулканизма, обогащающими атмосферу углекислотой, изменение интенсивности космического излучения и т. п.

При изменениях в неорганической среде, вызванных разными причинами, — биотическими и абиотическими, не все организмы оказываются в равной степени способными продолжать свое существование. Согласно данным палеонтологии, вымирают, как правило, относительно специализированные виды. Односторонние и узкие связи со средой заменяются более широкими и многосторонними. Содержание жизни все время меняется.

Таким образом, жизнь представляет собой своеобразное единство детерминированности (определенности) и случайности. Законы детерминизма обеспечивают передачу накопленной информации и, следовательно, сохранение достигнутого. Однако поскольку в результате жизнедеятельности и абиогенных причин изменяется среда, строгий детерминизм вступает в противоречие с реальностью. Законы случайности, проявляющиеся в изменчивости, ведут к разрушению достигнутого, создавая предпосылки для выхода из противоречия и приобретения новой информации. Сохранение жизни, следовательно, возможно лишь при постоянном изменении ее содержания. Эволюция — неотъемлемая особенность жизни.

Движущие силы/ и приспособительная форма эволюционного процесса

В биологии было много попыток ответить на вопрос об основных движущих факторах эволюции. Для одних жизнь развивается, повинаясь некоему жизненному порыву. Для других ее развитие тождественно с ростом. Третьи в качестве движущих сил называют наследственную изменчивость, отбор и изоляцию. Наконец, четвертые на первое место выдвигают естественный отбор. При этом, к сожалению, не всегда ясно различаются два понятия: движущие силы эволюционного процесса и его приспособительная форма. Вода в реке течет, подчиняясь силе тяжести, форма реки определяется ландшафтом местности, обуславливающим конфигурацию ее берегов. Без берегов рек не бывает, но не берега движут воду в реке.

Органическую эволюцию движет никогда не затухающее противоречие между безграничной способностью к воспроизведению и ограниченной возможностью на каждом данном историческом этапе использовать материальные ресурсы внешней среды. Активная сторона противоречия — способность к воспроизведению, обусловленная синтезом макромолекул протоплазмы, т. е. то, чем живой организм отличается от тел неживой природы.

Вслед за Эразмом Дарвином, часто независимо от него, столь различные исследователи, как Чарльз Дарвин, В. И. Вернадский, Н. К. Кольцов, Т. Г. Морган, Дж. Гексли, почти в одних и тех же выражениях говорили о способности к умножению своего рода, как о наиболее характерном свойстве живых существ при сопоставлении их с телами неживой природы. И. И. Шмальгаузен пишет о способности к самовоспроизведению как о само собой разумеющейся предпосылке эволюционного процесса.

Есть, однако, исследователи, которые сомневаются в этом. По мнению американского математика Фёрстера²⁷, способность к самовоспроизведению — это только частичное проявление более общего принципа, лежащего в основе жизни. В качестве такового он предлагает счи-

²⁷ Г. Фёрстер. Биологика. Сб. «Проблемы бионики». М., «Мир», 1965.

тать способность образовывать коалиции, понимая под «коалицией» организацию элементов, которые при объединении способны совершить то, чего каждый из них в отдельности никогда не смог бы достичь. Однако Фёрстер ошибается. Во-первых, под способностью к самовоспроизведению он разумеет половое размножение, что, конечно, не тождественно понятию воспроизведения в его современном понимании. Во-вторых, можно согласиться с Фёрстером, что понятие «коалиция» имеет более широкий смысл, чем понятие «самовоспроизведение». Однако, очевидно, живой будет далеко не всякая коалиция, а лишь такая, которая способна к воспроизведению своей организации.

Способность к воспроизведению может быть осуществлена лишь будучи облеченной в форму приспособительного процесса. Первое условие, которое должно выполняться и фактически выполняется, это наличие биотического круговорота, основанного на взаимодействии фотосинтетиков и деструкторов. Длительно воспроизводиться могут только круговые процессы. Поэтому и жизнь с ее способностью к воспроизведению могла возникнуть и развиваться лишь в форме круговорота органического вещества. После работ Вернадского, Лотки, а также в связи с проникновением в биологию идей кибернетики, этот вывод становится все более и более очевидным. Пожалуй, следуя за Фёрстером, можно было бы назвать круговорот органического вещества своеобразной коалицией, но вряд ли это целесообразно, коалиция — понятие статическое, а жизнь — динамична.

Способность к воспроизведению приводит к тому, что можно назвать «давлением жизни». В результате «давления жизни» происходил и происходит захват наследственно гетерогенным живым новых мест. Захват нового места (нового источника вещества или энергии) неизбежно сопровождается изменениями живого. Если это изменение в новых условиях жизнеспособно, оно сохранится, если нет — погибнет. В случае выживания организм приобретает информацию о новом способе взаимодействия со средой.

В каждом поколении путем проб и ошибок происходят попытки захвата новых источников жизни. С. И. Малышев, в частности, нарисовал вероятный путь становления высших групп перепончатокрылых (пилиль-

щики, наездники, осы, муравьи, пчелы) из сапрофитов и примитивных растительноядных перепончатокрылых. При этом исходные типы не все и не всегда полностью утрачиваются. Идет постоянное выдвижение новых форм путем приспособления к новым условиям жизни. Биотический круговорот неизбежно превращается во все расширяющуюся спираль, вовлекающую в свою сферу еще не освоенные ресурсы жизни. Совершенствуется способность к саморегуляции, которая выступает как приспособляемость к условиям на базе сложной организации. Так как сохраняется только жизнеспособное новое, отбор закрепляет достигнутое. При этом не обязательно, чтобы все новые признаки были приспособительными.

Естественный отбор, как об этом неоднократно писал Дарвин, не может вызывать изменчивость. Однако закрепляя признаки, он придает наследственной изменчивости определенную фенотипическую форму, тем самым предопределяя дальнейшие эволюционные возможности. Обуславливая приспособительную форму эволюционного процесса, естественный отбор выступает как творческий фактор эволюции.

Теория естественного отбора создана Ч. Дарвиным более 100 лет назад. Однако и по сей день биологи различных научных направлений по-разному оценивают значение этого агента. Для одних «Отбор, несомненно, является единственным и достаточным фактором, вызывающим эволюционный прогресс». По мнению других, «Отбор сам по себе ничего создавать и ничего усиливать не может. Он не является творческим фактором исторического развития». Третьи допускают, что «даже без естественного отбора эволюция могла бы иметь место». Такое различие во взглядах зависит от того, что разные исследователи вкладывают в метафорическое выражение «естественный отбор» неодинаковое содержание.

Что такое естественный отбор? Сущность этого процесса заключается в том, что особи, различающиеся своими наследственными особенностями, живя в определенных условиях, оставляют разное число потомков. Говоря коротко, естественный отбор — это дифференциальная размножаемость особей различных генотипов.

Преимущественное размножение особей одних генотипов по сравнению с другими зависит от особенностей

среды. При отборе на холодоустойчивость в описанных ранее опытах выживали личинки не тех генотипов, что при отборе на повышенную жизнеспособность при обычной температуре. Таким образом, естественный отбор представляет собой выражение и результат взаимодействия двух систем. Одна система — популяция различных в наследственном отношении организмов, т. е. система, характеризующаяся различными конкурирующими тенденциями развития. Вторая система — внешняя среда, преимущественно организмы других видов. Специфика среды обуславливает, какая из конкурирующих тенденций получит развитие. Внешне это выражается в переживании одних и гибели других.

Естественный отбор при таком его понимании в принципе не отличается от факторов индивидуального развития особи. В самом деле, клеточное ядро характеризуется различными, явно конкурирующими процессами. Специфика цитоплазмы — декорг — определяет, какие из процессов получают преимущественное развитие. Клетка в системе многоклеточного организма также характеризуется наличием различных потенций. Какая из этих потенций будет выбрана и получит развитие, зависит от места клетки в системе организма. Организм «выбирает» из набора тенденций тенденции, соответствующие ему. Когда зачаток глаза (глазной бокал), растущий от зачатка мозга, изнутри касается поверхностного слоя клеток, клетки уплотняются и превращаются в зачаток хрусталика глаза. Если воспрепятствовать контакту, хрусталик не развивается. Можно зачаток глаза пересадить в другое место, под слой клеток будущей кожи. В этом случае под глазным бокалом вместо кожи развивается хрусталик. Иначе говоря, клетки будущей кожи обладают несколькими возможностями развития. Взаимодействие с глазным бокалом направляет их специализацию в сторону хрусталика. Наконец, специфика развития, заключенная в генотипе, реализуется по-разному в зависимости от особенностей среды. Среда определяет (т. е. в сущности тоже «выбирает»), какая из возможностей развития осуществится.

Сколько ни различны приведенные примеры в них действительно, обнаруживается нечто общее: возникновение нового в результате взаимодействия двух активных, обладающих многими потенциями систем. Сходство уве-

личивается, если не ограничиться изменениями только одной системы (популяция, функция ядра, специализация клетки, формообразование хрусталика). Другая система «среда» в итоге взаимодействия с первой также изменяется. Изменяются и среда жизни популяции, и цитоплазма, и окружение клеток, и глазной бокал. Иначе говоря, во всех случаях мы имеем дело с обменом специфичностью, или, если угодно, информацией, между взаимодействующими членами системы более высокого порядка (биоценоз, клетка, ткань, организм).

Сходство между развитием зародыша из яйца и эволюцией под контролем естественного отбора оказывается значительно бóльшим, чем кажется при одностороннем подходе к этим процессам. Во всех случаях возникновение нового — развитие — оказывается результатом взаимодействия сложных активных частей системы.

В начале нашего века широким распространением пользовались взгляды французского философа Бергсона. Хорошо подметив слабые стороны эволюционных концепций неоламаркизма и неodarвинизма, телеологических взглядов на жизнь, Бергсон ввел понятие «творческий порыв». Жизнь возникла как незатухающий творческий порыв, обуславливающий появление все новых и новых форм: «Жизнь есть изобретение, подобно сознательной деятельности, подобно последней, она есть непрерывное творчество»²⁸. Начальный «порыв жизни... сохраняясь на эволюционных линиях, между которыми он делится, и есть глубокая причина изменений, тех по крайней мере, которые правильно передаются, которые скапливаются, которые создают новые виды... жизнь — это прежде всего тенденция действовать на неорганизованную материю. Направление этого действия, без сомнения, не предопределено; отсюда непредвидимое разнообразие форм, которое жизнь, развиваясь, сеет на своем пути»²⁹.

Бергсон — идеалист. Его концепция «жизненного порыва» близка к «энтелехии» Аристотеля, к «жизненной силе» виталистов. Однако сквозь идеалистическую оболочку представлений Бергсона проглядывает верная

²⁸ А. Бергсон. Творческая эволюция. СПб., изд-во «Русская мысль», 1914, стр. 21.

²⁹ Там же, стр. 79, 86.

мысль, вполне приемлемая для ученого-материалиста. Это представление о принципиальном отличии живого от неживого. Если, однако, для идеалиста Бергсона это отличие выглядит как отличие жизни от материи, то материалист здесь усматривает различие форм организации материи. Способность к самовоспроизведению, отличающая все живые тела от неживых, и представляет собой материальное воплощение бергсоновского «жизненного порыва». Она и создает тот напор жизни, который неизбежно приводит к появлению все новых и новых форм. Заменяв идеалистическое понятие «жизненный порыв» материалистическим — «способность к воспроизведению», мы можем вместе с Бергсоном сказать: «Нет сомнения, что жизнь, в своем целом, есть эволюция, то есть непрерывное преобразование, ...необходимым условием эволюции является приспособление к среде». Это приспособление создается в результате естественного отбора на основе созданных естественным отбором различных способов саморегуляции или, наконец, в итоге сознательной перестройки форм жизни человеком.

Моделирование жизни

В последнее время, особенно в связи с огромными успехами кибернетики, появилась идея создания самовоспроизводящихся машин. При разработке этой идеи возникло весьма многозначительное противоречие, на которое указал в 1960 г. один из основателей кибернетики американский математик Джон фон Нейман. При самовоспроизведении автоматов неизбежно должно наблюдаться некоторое уменьшение сложности, ведущее к вырождению. Между тем «организмы воспроизводят себя, то есть воспроизводят новые организмы, без уменьшения сложности. Кроме того, встречаются продолжительные периоды эволюции, в течение которых сложность даже возрастает. Таким образом, между правдоподобием наших выводов и очевидностью фактов налично явное несоответствие, если не хуже»³⁰.

³⁰ Д. Нейман. Общая и логическая теория автоматов. М. Физматгиздат, 1960, стр. 93.

Подобное несоответствие возникает от того, что живые организмы, строго говоря, также не являются самовоспроизводящимися системами. Они воспроизводят себя лишь в условиях очень сложной среды, в биосфере.

Таким образом, способна к самовоспроизведению только жизнь в целом. Лишь она обладает свойством непрерывного исправления ошибок с помощью естественного отбора. Естественный отбор не только неумолимо «исправляет ошибки в кодировании», он подхватывает все новое, увеличивающее устойчивость системы на основе углубления взаимодействия между организмами разных систематических категорий и расширения связей с неорганической средой — поставщиком энергии, вещества и информации. Естественный отбор ответствен и за совершенствование различных форм саморегуляции. Любой из современных организмов, изъятый из биосферы, не только не будет самовоспроизводиться и самоорганизовываться, он не будет жить (погибнет или перейдет в состояние анабиоза).

Воспроизведение и усовершенствование живых существ возможны лишь на конвейере биотического круговорота. То же, в еще большей степени, относится к воспроизведению клеток, белковых молекул, которые обладают способностью к воспроизведению также только в условиях сложной среды — живого организма, клетки — или в искусственной среде, созданной человеком.

Процессу воспроизведения организмов, клеток, белковых молекул в некоторых отношениях аналогичен процесс изготовления машин и предметов потребления. Автомшины также производятся с помощью конвейера, а способ их изготовления имеет некоторые черты воспроизводящей и совершенствующейся системы. Вышедшие из строя автомшины заменяются новыми, устаревшие конструкции уступают место более совершенным. Завод, выпускающий автомшины, поглощает энергию, вещество (сырье) и информацию, которая поступает не только от конструкторского бюро (аналог наследственности), но и от потребителей машин и от других заводов, выпускающих аналогичную продукцию. Причина сходства производства машин с процессом воспроизведения живых организмов заключается в том, что изготовление машин находится под контролем человеческого общества — производственной организации живых

организмов. Являясь своеобразным инструментом общественной жизни, процесс производства имеет черты, характерные для жизни. Он представляет собой новый этап в развитии биотического круговорота. Благодаря производству человек начинает использовать энергию, вещество и информацию от источников, недоступных биотическому круговороту (энергия ветра, падающей воды, атомная энергия), изобретает конструкции, не встречающиеся у организмов (колесо, пропеллер).

Математикам, пытающимся моделировать самовоспроизведение, следует иметь перед собой в качестве образца не отдельные организмы, а всю сложную систему жизни. Здесь положение аналогично шутливому требованию известного советского математика А. Н. Колмогорова: для того чтобы автомат стал писать стихи на уровне больших поэтов, нужно промоделировать все развитие культурной жизни общества!

Принципиально важен вопрос, из каких элементов можно моделировать живую систему. Это, конечно, зависит от того, что в данной системе считать наиболее существенным. По мнению А. Н. Колмогорова, наиболее существенны функциональные отношения. Требуется, чтобы «определение жизни и мышления было освобождено от произвольных предпосылок о конкретной природе лежащих в их основе физических процессов, чтобы это определение было чисто функциональным». При последовательном проведении подобной точки зрения «моделирование способа организации материальной системы не может заключаться не в чем ином, как в создании из других материальных элементов новой системы, обладающей в существенных чертах той же организацией, как и система моделируемая. Поэтому достаточно полная модель живого существа по справедливости должна называться живым существом, модель мыслящего существа — мыслящим существом»³¹.

Математик А. Н. Колмогоров не может ощущать тех трудностей, которые возникают при подобной постановке вопроса у биолога. В самом деле, чтобы быть живой, модель должна включаться в биотический кругово-

³¹ А. Н. Колмогоров. Жизнь и мышление как особые формы существования материи. Сб. «О сущности жизни». М., «Наука», 1964, стр. 52.

рот, притом независимо от человека. Это возможно, по-видимому, лишь в том случае, если она будет построена из тех же элементов, что и остальные живые организмы. Иначе говоря, построить модель живого означает синтезировать живой организм. Хотя наука до этого еще и не дошла, нет оснований принципиально отрицать подобную возможность. Для того чтобы модель была независимой от биотического круговорота, она должна промоделировать уже не живой организм, а всю сложную систему жизни. Потребуется промоделировать весь эволюционный процесс. Весьма сомнительно, чтобы подобное моделирование могло осуществиться на базе «других материальных элементов».

В основе жизнедеятельности лежат не только механические, тепловые, гидростатические закономерности, но и закономерности квантовые. Львиная доля энергетики живой системы связана с квантовыми переходами, с движением электронов в макромолекулярных системах. При этом существенно не то, что эти системы макромолекулярны, а то, что они построены из определенных атомов, обладающих свойствами, «особенно пригодными» для процессов, лежащих в основе жизнедеятельности.

Исходя из подобных соображений биолог скептически относится к возможности полного моделирования жизни и живого на основе других материальных элементов. Это, конечно, не означает невозможности моделирования отдельных частных процессов и проявлений жизнедеятельности. Моделирование окружения — весьма широко распространенное свойство эволюирующих организмов. Экологический механизм передачи генотипической информации — один из основных методов моделирования организмом биотического окружения.

Человек в процессе развития общества также продолжает моделировать окружение: используя шкуры убитых животных, строя жилища, вырабатывая ткани. Моделирование особенностей жизни привело к развитию сельского хозяйства, к созданию пород и сортов организмов. Сейчас мы моделируем более сложные явления вплоть до термоядерных реакций, получения мутаций и синтеза частиц вируса из белка и нуклеиновой кислоты. С развитием кибернетики моделирование окружения превращается в целенаправленный процесс.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизнь — это круговорот органического вещества, обусловленный взаимодействием процессов синтеза и деструкции. В ее основе лежит деятельность низших организмов — одноклеточных синтетиков и деструкторов. Они способны осуществлять биотический круговорот и одни, без участия многоклеточных. Высшие организмы, создающие многообразие жизни, представляют собой сравнительно поздно развивающуюся надстройку на прочном фундаменте одноклеточных. Неравномерность в развитии жизни ведет к ее многокомпонентности, повышает устойчивость живого. Число связей в системе увеличивается. Однако, поскольку распределение связей неравномерно, это не препятствует развитию всей системы.

Движет жизнь противоречие между безграничной способностью к размножению и ограниченностью материальных ресурсов, могущих быть использованными. Противоречие разрешается путем овладения новыми источниками вещества и энергии, а следовательно, и новой информацией. Изменчивость — предпосылка, а отбор — способ закрепления новой информации.

Благодаря способности к самовоспроизведению живое, приспособляясь к новым условиям, все время выходит за пределы замкнутого цикла. Однако это приводит не к разрушению циклической структуры жизни, а к расширению круговорота. Круг превращается в спираль. При этом повышается организованность жизни, возрастает запас внутренней информации, что открывает возможности для поглощения дополнительной информации. Освоение жизнью материальных источников неорганической среды становится **все** более полным. В этом заключается прогресс жизни.

Качественно новый этап в развитии биотического

круговорота наступил с развитием человеческого общества.

Вначале человеческая деятельность оказывала малое влияние на окружающую природу. Но уже добывание огня выделило наших предков из ряда других животных. Значение этого факта заключается не только в том, что с помощью огня человек защитил свое жилье от хищников и не в том, что огонь позволил первобытным людям расселиться в районы с более холодным климатом и пережить периоды оледенения. Научившись добывать и поддерживать огонь, люди приобрели способность к полной деструкции органических остатков, т. е. научились делать то, что до них могли делать лишь микроорганизмы. Это дало возможность, с одной стороны, вовлечь в круговорот органические вещества, слабо используемые микроорганизмами (например, залежи горючих ископаемых), и развивать промышленность и транспорт, с другой — нейтрализовывать вредные отходы промышленного производства. Впервые в истории жизни один вид организмов оказался способным не только что-то создавать, но и полностью разрушать созданное.

С развитием человеческой культуры ускорилась перестройка биотических отношений, выражающихся, в частности, в замене части естественных биоценозов искусственными; в результате развития промышленности и транспорта в биосфере появились вещества, часто ядовитые, не включающиеся непосредственно в биотический круговорот с помощью живых деструкторов, что ведет к разрушению циклической структуры жизни.

Величайшее открытие нашего века — освобождение энергии атома — представляет собой новый источник нарушения биотического круговорота. Повышенная радиоактивность среды увеличивает темп мутационного процесса, ведущего к разрушению важных, тысячелетиями складывающихся, наследственно значимых структур клетки. Перед человечеством вырисовывается угроза голода, самоотравления, разрушения биологической основы наследственности.

Весьма актуальной становится проблема разумного управления обменом веществ между биосферой и человеческим обществом. Делается все более очевидным, что либо мы научимся сознательно регулировать наши отношения с природой и тогда человечеству обеспечено не-

ограниченное по времени существование и прогрессивное развитие, либо, если мы это сделать не сумеем, природа исключит людей из числа существ, достойных ее внимания, как она это делала не раз со многими видами организмов.

В ходе эволюции жизни на Земле ясно обнаруживаются две основные тенденции: усиление воздействия живого на неорганическую природу путем выработки новых приспособлений, и включение с помощью организмов-деструкторов (преимущественно микроорганизмов) каждого нового завоевания жизни в биотический круговорот. Взаимодействие этих тенденций обеспечило прогрессивное развитие жизни на нашей планете в течение миллиардов лет.

Преследуя цель неограниченного по времени прогрессивного развития человеческого общества, видимо, следует в отношениях с живой природой руководствоваться теми же тенденциями. В качестве их человеческого эквивалента можно назвать творческий поиск нового, разумное планирование нововведений, постоянное исправление повреждений биосферы, вызванных человеческой деятельностью. Также необходимо постоянно заботиться о повышении продуктивности зеленого покрова планеты. Нужно не противопоставлять производство живой природе, а привлекать ее на свою сторону; ее регулирующие возможности весьма велики и нет оснований их игнорировать.

Иначе говоря, каждое новое завоевание разума на пути научно-технического прогресса следует включать в круговорот вещества и энергии между человеком и природой. Оно должно не разрушать биосферу (не говоря уже об организме человека), а содействовать ее развитию; каждое завоевание человека обязано одновременно быть и завоеванием биосферы. Человек перестраивает природу и будет ее еще интенсивнее перестраивать, но делать это нужно разумно, учитывая основные принципы ее организации и ведущие тенденции развития.

Эволюцию органического мира можно подразделить на несколько этапов. Первый этап — возникновение биотического круговорота — биосферы; второй этап — усложнение циклической структуры жизни в результате появления надстройки из многоклеточных организмов. Эти два этапа осуществлялись под воздействием чисто

биологических факторов и могут быть названы периодом биогенеза. Третий этап — появление человеческого общества. Разумная по своим намерениям, деятельность людей в масштабе биосферы в большинстве случаев оказывается малоразумной, более того, разрушительной. Однако разумное, плановое начало уже пробивается сквозь стихийное, анархическое; идет постоянное, временами мучительное, превращение биосферы в сферу разума — ноосферу³⁴ (от греческого слова ноос — разум). На наших глазах совершается переход от эволюции, управляемой стихийными биологическими факторами (период биогенеза), к эволюции, управляемой человеческим сознанием, — к периоду ноогенеза. На этом, четвертом, этапе человеческое общество возьмет штурвал эволюции в свои руки. Биосфера превратится в ноосферу, а органическая эволюция пойдет по пути ноогенеза. Необходимая предпосылка к переходу на этот этап — коммунистическое преобразование общества.

Таким образом, борьба за идеалы коммунизма является и борьбой за преодоление противоестественного антогонизма между человеческим обществом и природой.

Совершенно очевидно, что назревающий серьезный конфликт между человеком и живой природой может быть разрешен не путем возврата к полудикому состоянию, не в итоге замены биосферы совокупностью технических устройств (своеобразной техносферой), а как результат ноогенеза, т. е. сознательного управления биосферой с помощью более совершенной техники. Следовательно, управление природой, ее активная охрана достигается не вопреки социально-техническому прогрессу, а на его основе. Ноогенез невозможен без социально-технического прогресса. Плохая техника и малоудовлетворительная организация общества должны уступить место лучшему общественному строю и более совершенной технике.

Ноогенез означает развитие не только природы и общества, но и каждой отдельной человеческой личности. При этом материальные, эстетические и этические принципы, лежащие в основе управления природой, неизбежно становятся и принципами сохранения и совершенствования высших материальных и духовных ценностей человеческой культуры.

³⁴ В. И. Вернадский. Несколько слов о ноосфере. «Успехи соврем. биологии», 1944, т. 18, вып. 2.

ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К.* Проблема центра и периферии в современной физиологии нервной деятельности. В сб. «Проблема центра и периферии». Горький, 1935.
- Анохин П. К.* Физиология и кибернетика. Сб. «Философские вопросы кибернетики». М., Соцэкономиздат, 1961.
- Арнон Д. И.* Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза. Труды V Международного биохимического конгресса. Симпозиум VI. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Астауров Б. Л.* Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster*.— Журнал эксп. биол., 1927, т. 3, в. 1—2.
- Айрапетьянц Э. Ш.* Опыт сравнительного изучения принципа замещаемости в межанализаторной интеграции. Сб. «Вопросы сравнительной физиологии анализаторов», вып. 1, Изд-во ЛГУ, 1960.
- Бауэр Э. С.* Теоретическая биология. М.—Л. Изд-во ВИЭМ, 1935.
- Беклемишев В. Н.* Об общих принципах организации жизни. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., 1964, т. 69 (2).
- Белозерский А. Н.* Молекулярная биология — новая ступень познания природы М., изд-во «Знание», 1967.
- Беляев Д. К.* О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их назначение для теории эволюции и селекции животных, № 10 Изд-во Сиб. отд. АН СССР, 1963.
- Берг Р. Л.* Корреляция между мутабельностью и регуляторной способностью организма и ее эволюционное значение. Изв. АН СССР, отд. биол. наук, 1945, № 3.
- Берг Р. Л.* Проблема целостности живых систем в трудах И. И. Шмальгаузена.— Проблемы кибернетики, 1966, № 16.
- Бергсон А.* Творческая эволюция. СПб., изд-во «Русская мысль», 1914.
- Бернал Д.* Проблема стадий в биогенезе. Труды Международного симпозиума «Возникновение жизни на Земле». М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Бернал Д.* О возможной роли космоса в происхождении жизни на Земле. Труды V Международного биохимического конгресса, М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Бернар К.* Курс общей физиологии. Жизненные явления, общие животным и растениям. СПб., 1878.
- Бор Н.* Атомная физика и человеческое познание. М., ИЛ, 1961.
- Браше Ж.* Биохимическая цитология. М., ИЛ., 1960.
- Браше Ж.* Живая клетка. Сб. «Живая клетка». М., изд-во «Мир», 1966.

- Бреслер С. Е. Введение в молекулярную биологию. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Быховский Б. Е., Банников А. Г. Международная биологическая программа. «Природа», 1967, № 5.
- Вавилов Н. И. Критический обзор современного состояния генетической теории селекции растений и животных, Генетика, 1965, № 1.
- Вейсман А. Лекции по эволюционной теории. СПб., 1918.
- Вернадский В. И. Биогеохимические очерки. М., Изд-во АН СССР, 1940.
- Вернадский В. И. Несколько слов о ноосфере. Успехи соврем. биологии, 1944, т. 18, в. 2.
- Вильсон Э. Клетка. Том I и II. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1936—1940.
- Вильямс В. Р. Собрание сочинений. М., 1949—1952.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, Изд-во АН БССР, 1960.
- Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем. Зоологический журнал 1962, т. 41., вып. 11.
- Винер Н. Кибернетика. М., изд-во «Советское радио», 1958.
- Винер Н. Кибернетика и общество. М., ИЛ., 1958.
- Гаффрион Г. Эволюция фотосинтеза. Труды V Международного биохимического конгресса. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Гендерсон Л. Ж. Среда жизни. Л., ГИЗ, 1924.
- Гербицкий Н. Л. Теория биологического прогресса осетровых и ее применение в практике осетрового хозяйства. Ученые записки ЛГУ. Изд-во ЛГУ, 1962.
- Гертуиг О. Современные спорные вопросы биологии. Эволюция или эпигенез? М., 1895.
- Гертуиг О. Наследственность и развитие, 1910.
- Гурвич А. Г. Теория биологического поля. М., «Советская наука», 1944.
- Давиденков С. Н. Эволюционно-генетические проблемы в невропатологии. Л., Изд-во Гос. ин-та усовер. врачей, 1947.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. Соч., т. III. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
- Дарвин Э. Храм природы. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. М., Учпедгиз, 1941.
- Дубинин Н. П. Дарвинизм и генетика популяций.— Успехи соврем. биол., 1940, т. 13 № 2.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., Атомиздат, 1966.
- Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. М., «Наука», 1967.
- Жикоб Ф. и Моно Ж. Биохимические и генетические механизмы регуляции в бактериальной клетке. Сб. «Молекулярная биология». М., «Наука», 1964.
- Имшенецкий А. А. Успехи общей микробиологии. Сб. «Достижения советской микробиологии». М., Изд-во АН СССР, 1959.
- Камшилов М. М. Является ли плейотропия свойством гена? — Биологический журнал, 1935, т. 4., № 1.
- Камшилов М. М. Отбор в различных условиях проявления признака.— Биологический журнал, 1935, т. 4, № 6.
- Камшилов М. М. К вопросу об отборе на холодоустойчивость. Журнал общей биологии, 1941, т. 2, № 2.

- Кастлер Г. Возникновение биологической организации. М., «Мир», 1967.
- Клюйвер А., Ван-Ниль К. Вклад микробов в биологию. М., ИЛ, 1959.
- Кожанчиков И. Об условиях возникновения биологических форм *Gastroidea viridula*. Труды Зоол. ин-та. АН СССР, 1941, т. IV, вып. 4.
- Колмогоров А. Н. Жизнь и мышление как особые формы существования материи. Сб. «О сущности жизни». М., «Наука», 1964.
- Кольцов Н. К. Проблема прогрессивной эволюции.— Биологический журнал, 1933, т. 2, вып. 4—5.
- Кольцов Н. К. Организация клетки. М.—Л., Биомедгиз, 1936.
- Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1944.
- Малиновский А. А. Роль генетических и фенотипических явлений в эволюции вида. Плейотропия. Известия АН СССР, 1939, № 4.
- Малышев С. И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.—Л., «Наука», 1966.
- Маркс К. и Энгельс Ф. Немецкая идеология. М., Госполитиздат, 1956.
- Мейер Н. и Мейер З. Об образовании биологических форм у *Chrysopa vulgaris* Schr (Neuroptera).— Зоологический журнал, 1946, т. XXV, вып. 2.
- Морган Т. Г. Экспериментальные основы эволюции. М., Биомедгиз, 1936.
- Наумов Н. П. Взаимодействие со средой единичных организмов и популяций животных. Сб. «Философские вопросы биологии», М., Изд-во МГУ, 1956.
- Нейман Дж. Общая и логическая теория автоматов. М., Физматгиз, 1960.
- Нейман Д. Вычислительная машина и мозг. Кибернетич. сборник, I, М., ИЛ, 1960.
- Нейфак А. А. Происхождение митохондрий и проблема самовоспроизводящихся структур в клетке. Сб. «Митохондрии», М., «Наука», 1966.
- Ничипорович А. А. Фотосинтез.— Природа, 1967, № 6.
- Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- Павлов И. П. Ответ физиолога психологам. Полное собрание трудов. Т. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- Пасынский А. Г. Биофизическая химия. М., «Высшая школа», 1963.
- Промптов А. Н. Плейотропная геновариация *Polymetopha* у *D. funebris*. Журн. эксп. биол., 1929, т. 5, в. 3—4.
- Промптов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
- Равен Х. П. Оогенез, «Мир», 1964.
- Рабинович Е. Фотосинтез. М., ИЛ, 1951.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.—Л., Биомедгиз, 1934.
- Северцов А. Н. Эволюция и психика. Собрание сочинений, т. III, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.

- Сент-Дьердьи А. Введение в субмолекулярную биологию. М., «И» 1964.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М.— Л., Сельхозгиз, 1948.
- Сукачев В. Н. Опыт экспериментального изучения межби. борьбы за существование у растений. Тр. Петергоф. биол. т. 15, 1935.
- Тимирязев К. А. Витализм и наука. Избранные сочинения, т. III, М., Сельхозгиз, 1949.
- Тимофеев — Ресовский Н. В. О фенотипическом проявлении генотипа. Журн. эксп. биол., 1925, т. I, в. 3—4.
- Токин Б. П. Вопросы биологии. Ташкент. Изд-во САГУ, 1935.
- Baur E. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, 1911.
- Blum H. P. Time's arrow and evolution. Princeton, New Jersey, 1951.
- Colosi G. Filogenesi e sistematica XXVIII Convegno dell'Unione Zoologica Italiana, Napoli — Salerno, 1956.
- Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930.
- Huxley J. S. Evolution. The modern synthesis. London, 1963.
- Johannsen W. Elemente der exacten Erblchkeitslehre. Jena, 1926.
- Lotka A. J. Elements of Physical Biology. Baltimore, 1925.
- Müller H. J. Redintegration of the Symposium on Genetics, Paleontology and Evolution. In: «Genetics, Paleontology and Evolution», New-York, 1963.
- Nirenberg M. and Hattae J. The dependence of cell — free protein synthesis in E. coli upon naturally occurring or synthetic polynucleotides. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1961, v. 47, N 10.
- Bonnamperuma C., Sagan C., Mariner R. Synthesis of Adcrocetriphosphate under possible primitive earth conditions. «Nature», 1963, v. 199, N 4890.
- Pullman B. and Pullman A. Electronic delocalisation and biochemical evolution. «Nature», 1962, v. 196, N 4860.
- Thorpe W. Ecology and future of systematics. In: «The New Systematics» Oxford, 1940.
- Wald C. The Origin of life. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1964, v. 52, N 2.
- Уолд Дж. Почему живое вещество базируется на элементах второго и третьего периодов периодической системы? Сб. «Горизонты биохимии». М., «Мир», 1964.
- Фабр Ж. А. Жизнь насекомых. М., Учпедгиз, 1963.
- Фёрстер Г. О самоорганизующихся системах и их окружении. Сб. «Самоорганизующиеся системы». М., «Мир». 1964.
- Фёрстер Г. Био-логика. Сб. «Проблемы бионики». М., «Мир», 1965.